

La Relevancia de la Conservación del Nicho para la Estimación de Áreas Potenciales de Invasión por Especies de Plantas Exóticas

The Relevance of the Niche Conservatism on the Estimation of the Potential Invasion Areas by Exotic Plants

Estefany Goncalves ¹, Ileana Herrera ^{2,*}

INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Fecha de recepción: 21 de enero de 2020.

Fecha de aceptación: 21 de febrero de 2020.

Resumen

La conservación de nicho es un supuesto fundamental para generar modelos de distribución de especies exóticas y estimar zonas de riesgo de invasión. Estos modelos estiman los requerimientos climáticos de una especie invasora y ubican estos requerimientos fuera de su región nativa, de esta manera, al suponer que la especie no ha cambiado su nicho, se identifican posibles áreas de alto riesgo de invasión. En este trabajo se analiza la conservación de nicho y sus implicaciones en la estimación del riesgo de invasión. La conservación de nicho se repite en muchos grupos taxonómicos, es un patrón que varía a lo largo de un continuo y es afectado por la escala o punto de referencia en el cual se esté trabajando. El supuesto de conservación de nicho no siempre se cumple, lo cual debe ser considerado al predecir áreas con riesgo de invasión, de lo contrario estas áreas podrían ser subestimadas.

Palabras Clave:

Ecología; Modelos de distribución; Nicho; Plantas invasoras; Conservación de nicho.

Clasificación JEL: Q57.

Abstract

Niche conservatism is considered a fundamental assumption to generate species distribution models and to estimate areas of invasion risk. These models estimate the climatic requirements of an invasive species and place these requirements outside its native region, thus, if the species has not changed its niche, possible areas of high risk of invasion are identified. This paper analyzes the concept of niche conservatism and its implications of the use of this theoretical assumption in estimating the risk of invasion. It was found that niche conservatism is repeated in many taxonomic groups, is a pattern that varies along a continuum and is affected by the scale or reference point on which it is working. The niche conservatism assumption is not always met, there are exceptions, which should be considered when using species distribution models to predict areas at risk of being invaded, otherwise these areas could be underestimated.

Keywords:

Distribution models; Ecology; Invasive species; Niche; Niche conservatism.

JEL Classification: Q57.

¹ Universidad de Chile, Facultad de Ciencias. Depto. Ciencias Ecológicas, Laboratorio de Ecología Geográfica, Las Palmeras 3425 Ñuñoa, Santiago, 7800003, Santiago, Chile. Santiago, Chile.

² Universidad Espíritu Santo. Escuela de Ciencias Ambientales, Samborondón, Ecuador.

* *Autor de correspondencia:*
Ileana Herrera, Universidad de Especialidades Espíritu Santo. Escuela de Ciencias Ambientales. Vía La Puntilla km 2.5.
E-mail: herrera.ita@gmail.com
Tlf: (593-4) 283 5630.

ENLACE DOI:
<http://dx.doi.org/10.31095/investigatio.2020.13.10>

Introducción

En Ecología, uno de los objetivos principales es entender los patrones de distribución y abundancia de los organismos. Una de las herramientas conceptuales que ha contribuido a comprender dichos patrones, es el concepto del nicho ecológico de una especie, el cual tiene múltiples definiciones, pero la más aceptada y utilizada es la propuesta por Hutchinson (1957), la cual define al nicho como el conjunto de condiciones ambientales que le permiten a una especie persistir en un sitio particular. El concepto de nicho resume, en líneas generales, todos los factores ambientales necesarios que influyen en la supervivencia, crecimiento y reproducción de una especie.

Una especie a lo largo de su historia evolutiva puede enfrentar cambios ambientales que generan nuevas condiciones; bajo este escenario la especie puede persistir o extinguirse. La persistencia de la especie podría ser originada por un aumento en su rango de tolerancia, lo que se podría traducir también como una expansión del nicho ecológico de la especie (Futuyma y Moreno, 1988). Sin embargo, el rango de tolerancia, así como otras características intrínsecas de la especie, tienden a cambiar muy lentamente o inclusive mantenerse constantes a lo largo del tiempo evolutivo (Holt y Gains, 1992).

La tendencia de un taxa de mantener su nicho ecológico durante el tiempo es lo que se denomina conservación de nicho (Wiens y Graham, 2005). Existen

múltiples factores a nivel poblacional que podrían favorecer la conservación de nicho, tales como: selección natural, flujo génico, pleiotropía y falta de variabilidad genética (Wiens, 2004). El supuesto de conservación de nicho de una especie exótica tiene grandes aplicaciones en la predicción de invasiones biológicas, ya que la identificación de posibles áreas con riesgo de invasión, se basa en detectar zonas con condiciones ecológicas (principalmente climáticas) similares a aquéllas asociadas a la distribución de la especie en su región nativa (Peterson y Vieglais, 2001), asumiendo entonces, que la especie ocupará en la región exótica las mismas condiciones climáticas que ocupa en su región nativa, es decir, el nicho se conserva (Jiménez-Valverde *et al.*, 2011). Sin embargo, se han dado casos donde este escenario no ocurre y las zonas de mayor riesgo de invasión no son las zonas realmente ocupadas por la especie en la región donde fue introducida, este fenómeno podría sugerir que el nicho de la especie ha cambiado durante el proceso de invasión.

El estudio de los factores que podrían favorecer el cambio de nicho de una especie permitiría responder preguntas importantes en evolución, biología de la conservación, inclusive en ecología de invasiones biológicas (Wiens *et al.*, 2010). En el caso de las invasiones biológicas, las especies exóticas se enfrentan a condiciones ambientales nuevas, sin la presencia de depredadores directos o patógenos, lo que facilitaría la modificación del nicho ecológico a través de un cambio en el nicho realizado,

debido a que la especie podría invertir más energía en establecerse en el hábitat receptor que en defenderse de sus enemigos naturales (Keane y Crawley, 2002).

Broennimann *et al.* (2007) fue el primero en demostrar el cambio de nicho durante el proceso de invasión de una especie de planta exótica. Este autor afirmó que no era posible predecir la distribución de la planta *Centaurea maculosa* en la región introducida (Estados Unidos) basándose únicamente en datos climáticos provenientes de la región nativa (Europa). Posteriormente, Petitpierre *et al.* (2012) demostró que esta imposibilidad de predicción se debía a cambios en el nicho climático de la especie, originados por cambios en el nicho alcanzado (Hutchinson, 1957), es decir, cambios en la distribución de la especie, ya que esta última se encontraba mayoritariamente en zonas en la región exótica con condiciones climáticas diferentes a las de la región nativa. Tomando en cuenta estos hallazgos, queda evidente la necesidad de evaluar si la especie conserva su nicho y, por lo tanto, determinar si es posible predecir la distribución de una especie en la región exótica a partir de la distribución nativa. Así mismo, es necesario evaluar las implicaciones de no considerar, en la predicción de áreas vulnerables a la invasión, la posibilidad de que una especie exótica presente algún cambio en el nicho.

En este trabajo se analizará la conservación de nicho y las implicaciones que tiene el uso de este supuesto teórico en la estimación del riesgo de invasión de especies de plantas exóticas.

Materiales y métodos

Se realizaron tres búsquedas bibliográficas en el Google Scholar (<https://scholar.google.com/>) e ISI Web Of Science (<https://webofknowledge.com>), utilizando las siguientes palabras claves: i) “Niche conservatism”, ii) “Niche stasis” y iii) “Niche shift”. Las búsquedas bibliográficas resultaron en (i):1159, (ii):6 y (iii):413 artículos respectivamente, sumando un total de 1578 artículos de los cuales se seleccionaron solo los que se realizaron con especies invasoras (97).

Resultados y discusión

Conservación de nicho

Los requerimientos ecológicos de las especies tienden a cambiar muy lentamente o inclusive a no cambiar, es decir, una especie tiende a mantener los rasgos ecológicos asociados a su nicho a lo largo del tiempo y el espacio. Por ejemplo, si una especie dada está adaptada a los ambientes húmedos, difícilmente aumente su intervalo de tolerancia a un ambiente seco. Este es el caso de especies de árboles en el periodo Cuaternario, que en respuesta a los cambios climáticos tendieron a establecerse en ecosistemas alejados, con climas similares a los que tenían sus hábitats originales, que adaptarse al clima cambiante (Pearman *et al.*, 2008). También, los registros fósiles apoyan la tesis de que los requerimientos de una especie se mantienen en el tiempo. Una revisión realizada por Eldredge *et al.* (2005) mostró que muchas especies no se extinguieron o cambiaron morfológicamente

en respuesta al cambio climático, sino en vez de eso, movieron su área de distribución geográfica manteniendo su ambiente ancestral (Wiens *et al.*, 2010).

Cuando los requerimientos -el nicho- de una especie permanecen constantes o muy similares en el tiempo, se dice que para la especie existe conservación de nicho. La conservación de nicho se refiere a la conservación o invariabilidad en el nicho alcanzado de la especie, ya que sin información precisa sobre los límites fisiológicos y el uso de recursos de la especie, es prácticamente imposible cuantificar su nicho fundamental (Cooper *et al.*, 2010). Existen múltiples estudios que evidencian la conservación de nicho en plantas, mamíferos (Martínez-Meyer *et al.*, 2004), aves (Peterson y Nyári, 2007), peces (Mcnyset, 2009), entre otros. De hecho, la conservación de nicho ha sido empíricamente visto o de cierta forma es intuitivo, ya que hemos llegado a asociar algunas familias taxonómicas de plantas con ambientes particulares, por ejemplo: la familia Poaceae es asociada a praderas y pastizales, la familia Ericaceae al brezal y Zosteraceae (pasto de mar) a comunidades marinas (Donoghue, 2008).

Sin embargo, la conservación de nicho no es una regla y existen excepciones. El nicho de una especie podría cambiar en el tiempo y en el espacio, dependiendo de las condiciones ecológicas que se presenten y la capacidad de la especie de cambiar sus requerimientos ante nuevas condiciones. Esta capacidad de las especies viene dada por características ecológicas y por el potencial evolutivo de las mismas,

mediado por la plasticidad fenotípica, diversidad genética, entre otras características (Futuyma y Moreno, 1988). De hecho, el cambio de nicho puede explicar la diversificación de nuevas especies en un grupo taxonómico (Donoghue, 2008).

Muchas de las posibles causas teóricas de la conservación de nicho se basan en procesos a nivel poblacional, como la migración y la dinámica fuente-sumidero, y a nivel genético como la pleiotropía. Por ejemplo, si individuos de una población fuente migran hacia otras condiciones nuevas, formarán lo que se denomina una población sumidero (Holt, 1996). Estas poblaciones sumidero representan poblaciones con una adaptación potencial a nuevos ambientes, lo que podría permitir un cambio o ampliación en el nicho de la especie. Sin embargo, se ha determinado que las poblaciones sumidero tienen menor probabilidad de adaptación, dado que la diversidad genética de estas poblaciones es limitada por el flujo génico desde la población fuente (Sexton *et al.*, 2009). Inclusive existe evidencia de que, aunque el flujo génico sea extensivo, la adaptación es baja en poblaciones sumidero. Por ejemplo, Sambatti y Rice (2006) demostraron que un flujo génico extensivo tampoco permite la especiación local de poblaciones de la planta *Helianthus exilis* bajo diferentes condiciones ambientales.

MDE y la predicción de áreas de riesgo de invasión por plantas exóticas

Los modelos de distribución de

especies representan una excelente herramienta para determinar el riesgo de invasión en un área (Peterson y Vieglais, 2001). Para esto construyen modelos de distribución de especies siguiendo tres pasos: (1) se estima el nicho climático de la especie, a través de registros de presencia de la especie en su región nativa; (2) se evalúa estadísticamente la habilidad predictiva del modelo, determinando la cantidad de registros de presencia que no fueron predichos por el modelo en la región nativa y (3) se proyecta el modelo a otras áreas de interés fuera de la región nativa de la especie (Benito de Pando, 2011).

Thuiller *et al.* (2005) desarrollaron modelos de distribución para 96 taxones de plantas (especies y subespecies) endémicas de Sudáfrica e invasoras a nivel mundial. Estos modelos los proyectaron a nivel global y obtuvieron que las zonas con climas altamente adecuados para las especies son áreas

pequeñas a nivel global pero que coinciden con áreas de alta diversidad vegetal. En la Figura 1 se muestra que el mayor número de especies invasoras provenientes de Sudáfrica se encontraron en áreas con alto riesgo de invasión. A su vez, estas áreas pertenecen a regiones con mayor actividad turística y comercialización de productos de origen vegetal. Estos resultados indican que el clima es el factor principal que permite definir el área potencial de invasión y si este factor es combinado con variables de influencia humana daría resultados aún más precisos.

Implicaciones de la falla del supuesto de conservación de nicho en la predicción de áreas con riesgo de invasión

Uno de los supuestos principales de los modelos de distribución de especies, para predecir áreas con riesgo de ser invadidas, es que el nicho de las especies

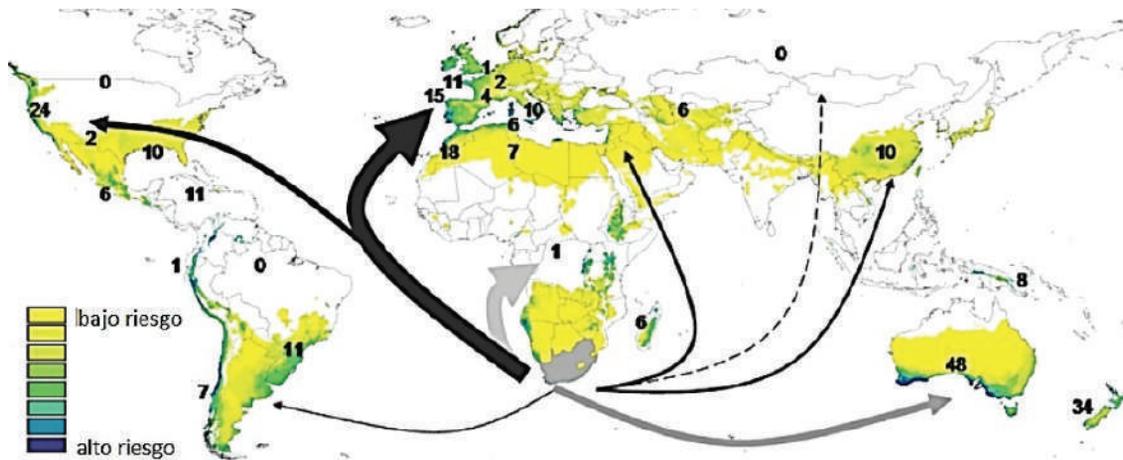


Figura 1. Probabilidad de riesgo de invasión. De menor a mayor riesgo se muestran las áreas mapeadas en una escala de amarillo a azul oscuro. Los números indican el número de especies de plantas sudafricanas registradas como invasoras en áreas naturales en una región dada. Las flechas y su grosor indican el grado de introducción debido al incremento en el turismo y el color de las flechas (desde gris hasta negro) indica el grado de introducción debido a la comercialización de productos de origen vegetal. Imagen tomada de Thuiller *et al.* (2005).

no cambia y se mantiene constante en el tiempo, lo que hemos llamado conservación de nicho y que, a pesar de ser un patrón, existen excepciones. En la literatura se han presentado algunos casos donde el supuesto principal detrás de estos modelos no se cumple y, como resultado se obtiene una subestimación de la distribución potencial de la especie en regiones fuera de su área de distribución nativa. Broennimann *et al.* (2007) afirmaron que no era posible predecir la distribución de la planta *Centaurea maculosa* en la región introducida (Estados Unidos) basándose únicamente en datos climáticos provenientes de la región nativa (Europa). Posteriormente, Petitpierre *et al.* (2012) sugieren que no es posible predecir el área de distribución potencial de un 15% (N=50) de las especies de plantas que invaden en

Estados Unidos, debido a que durante el proceso de invasión el nicho de estas especies había cambiado. Este cambio se evidencia por el hecho de que la distribución de las especies en su región nativa está asociada a unas condiciones climáticas diferentes, a las que se encuentran en la región donde la especie invade. Inclusive, este autor también reportó que algunas especies pueden invadir regiones con condiciones climáticas que no existen en su región nativa (Petitpierre *et al.*, 2012). Estos autores, encontraron que el nicho climático alcanzado de la planta *Centaurea stoebe* en su región nativa, región invadida y la superposición de ambos nichos (Figura 2 A-C) permite identificar que la especie ocupa condiciones climáticas en la región invadida diferentes a las que ocupa en la región nativa. Esta diferencia en la

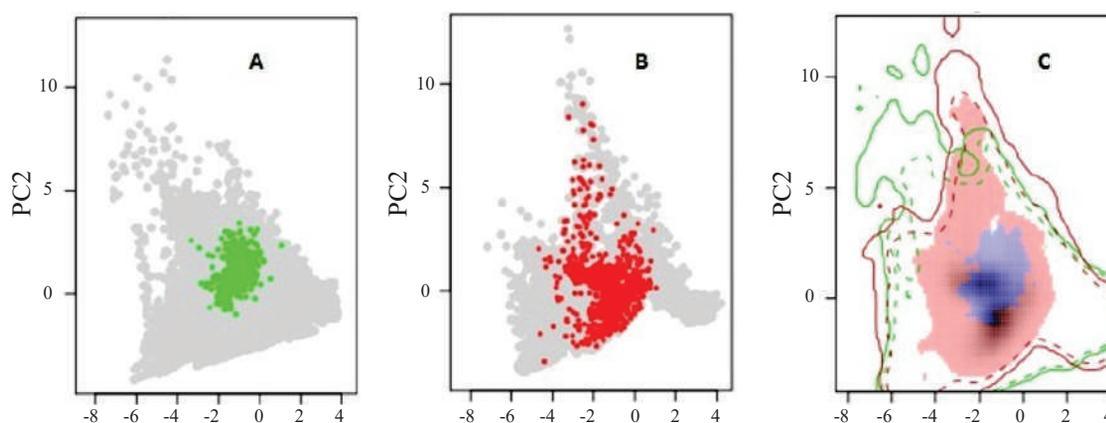


Figura 2. Representación del nicho climático alcanzado de la planta *Centaurea stoebe* en el espacio multidimensional obtenido a través de un Análisis de Componentes Principales. puntos verdes: nicho climático obtenido a partir de la distribución de la especie en la región nativa, puntos grises: rango de variables ambientales presente en la región nativa. B) puntos rojos: nicho climático obtenido a partir de la distribución de la especie en la región invadida, puntos grises: rango de variables ambientales presente en la región invadida. C) ambos rangos ambientales y nichos climáticos superpuestos en una cuadrícula de 100 x 100, la línea verde delimita el rango de variables ambientales en la región nativa, la línea roja delimita el rango de variables ambientales en la región invadida, la sombra roja es dibujada a partir de los puntos rojos en B y la sombra azul es dibujada a partir de los puntos verdes en A, el color azul representa el nicho en la región nativa y el color rojo representa el nicho en la región invadida, por lo tanto, la sombra roja indica las condiciones climáticas que la especie ocupa en la región invadida, estas últimas son mayores que las condiciones climáticas que la especie ocupa en la región nativa (sombra azul), lo cual indica que hay una expansión o una amplitud en el nicho de esta especie. Figura tomada de Petitpierre *et al.* (2012).

ocupación de las condiciones climáticas iniciales representa un cambio en el nicho de la especie, definido por Petitpierre *et al.* (2012) como expansión del nicho, ya que la especie se “expande” hacia nuevas condiciones climáticas, las cuales no ocupaba en su región nativa.

Con la aproximación utilizada por Broenniman *et al.* (2007) y Petitpierre *et al.* (2012) es posible detectar la falta de conservación de nicho. Sin embargo, no se puede determinar si la variación se debe a cambios en el nicho alcanzado o en el nicho fundamental. El nicho alcanzado es delimitado por las condiciones bióticas, abióticas y la accesibilidad de la especie a dichas condiciones (Figura 3 A). El nicho de la especie puede ser originado por un cambio en el nicho alcanzado y/o fundamental. Por ejemplo, en la Figura 3B se muestra con una flecha el movimiento de la especie hacia áreas con condiciones bióticamente adecuadas pero que estaban fuera de su nicho fundamental, es decir, hacia áreas con condiciones abióticas

nuevas. por lo tanto, la sobrevivencia de la especie en estas áreas depende de un incremento en su rango de tolerancia, lo cual aumenta los límites de su nicho fundamental (Rödder y Lötters, 2009).

Por otro lado, en la Figura 3C se muestra con una flecha el aumento en las capacidades dispersivas de la especie, lo cual le permite establecerse en áreas nuevas, bióticamente adecuadas y dentro de su nicho fundamental (Rödder y Lötters, 2009). Así mismo, la especie podría explorar mejor su nicho fundamental moviéndose a áreas donde ha ocurrido una perturbación y han disminuido los competidores o depredadores (círculo derecho en la Figura 3C).

Otras características particulares y asociadas al potencial evolutivo de las especies pueden favorecer que el nicho de una especie cambie y evolucione dando origen a nuevas especies y a la posibilidad de estas de ocupar nuevos ambientes (Donoghue, 2008). Especialmente, en las

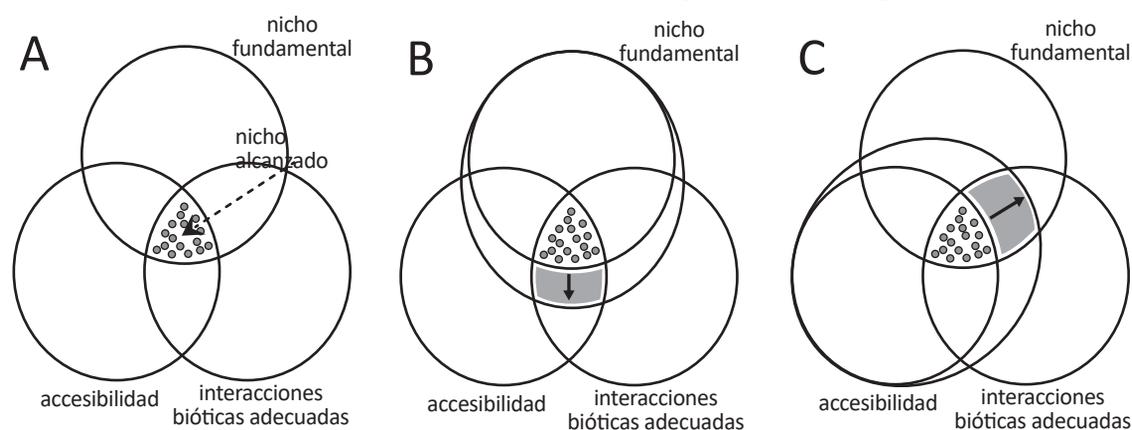


Figura 3. Diagrama de los factores que influyen en la distribución de una especie (nicho alcanzado) y sus posibles cambios. A) relación entre el nicho fundamental, las interacciones bióticas adecuadas y la accesibilidad en el espacio ecológico. El nicho alcanzado está expresado en gris y viene dado por los registros de presencia en la región nativa expresados en puntos grises más oscuros. B) incremento en el nicho fundamental resultado por una expansión del nicho alcanzado. C) mayor utilización del nicho fundamental debido al aumento en la accesibilidad a nuevas áreas dentro del mismo. Figura tomada de (Rödder y Lötters, 2009).

plantas el proceso de hibridación y la aleloploidia podrían favorecer el cambio de nicho. La hibridación permite la unión de diferentes combinaciones genéticas (Ellstrand y Schierenbeck, 2000) y ha explicado el cambio de nicho en especies de plantas invasoras. Por ejemplo, Mukherjee *et al.* (2011) indicaron que la disimilitud entre el nicho en la región nativa y el nicho en la región invadida del Pimentero Brasileño (*Schinus terebinthifolius*) es debidos a cambios genéticos, gracias a la hibridación en Florida de dos tipos parentales genéticos, provenientes de poblaciones separadas en la región nativa, posteriormente la selección natural actuó seleccionando los genotipos adaptados al clima de Florida.

Aunque no sea un proceso común y dependa de múltiples factores, el cambio en el nicho de una especie tiene grandes implicaciones en la estimación de zonas de riesgo a través de los modelos de distribución de especies. La implicación más importante del cambio de nicho de especies invasoras es que con los modelos de distribución podríamos obtener una subestimación de las zonas de riesgo.

Por ejemplo, si la especie de estudio ya se encuentra invadiendo en una región de interés y se busca estimar zonas de posible expansión, estas zonas podrían no ser predichas correctamente, debido a que no se tiene información de cómo la especie podría cambiar el nicho o hacia qué condiciones climáticas se podría expandir. Sin embargo, para esta situación, Peterson *et al.* (2011) recomiendan utilizar todos los registros

de presencia de la especie, tanto de la región nativa como de la región invadida. Esto proporcionará más información al modelo ya que si la especie se está adaptando a nuevas condiciones climáticas en la región invadida, estas serán proporcionadas al modelo a través de los datos de presencia en esta región. Sin embargo, esto no resuelve del todo el problema, ya que el modelo generará una distribución potencial de la especie, pero no se tiene certeza de si esta puede cambiar en el futuro, afectando los planes de manejo que se propongan posteriormente. Por esta razón se debe comprobar si existe conservación de nicho o no antes de realizar los modelos de distribución. De esta forma, las conclusiones obtenidas tendrán en cuenta esta dinámica de nicho, serán más realistas, y permitirán proponer hipótesis importantes en el campo de la ecología de invasiones.

Existen muchos estudios de distribución potencial de especies invasoras bajo escenarios de cambio climático (*p.ej.*: Taylor *et al.*, 2012). En uno de estos estudios, se concluye una posible expansión de la planta invasora *Lantana camara* en Sudáfrica y China bajo el cambio climático predicho para el año 2080 (Taylor *et al.*, 2012). Esta predicción fue realizada suponiendo que la especie conserva su nicho en el tiempo. Sin embargo, esto no ha sido comprobado, por lo cual hacer predicciones de su distribución dentro de 70 años podría incorporar el error de subestimar la distribución potencial de la especie. Otra manera de mejorar los modelos para predecir zonas de expansión en la región

invadida es incorporando como variable la influencia humana (Beans *et al.*, 2012). Estos autores demostraron que los modelos de distribución de una planta invasora (*Lonicera japonica*) construidos únicamente con variables climáticas subestiman la distribución de la especie invasora en la región invadida, con respecto a los modelos que incorporaron tanto variables climáticas como de influencia humana. Estos últimos modelos predijeron correctamente la distribución de la especie invasora en la región invadida.

Por último, si se tiene una especie introducida cuya región nativa no se conoce, se pueden utilizar los modelos de distribución de especie basados en las ocurrencias de la región invadida y reconocer así los posibles orígenes de introducción (Jiménez-Valverde *et al.*, 2011) y de esta forma aplicar políticas de cerrado de vías de transporte desde esas zonas, evitando el aumento en el número de introducciones, ya que esto incrementa la probabilidad de éxito de invasión de la especie introducida (Mukherjee *et al.*, 2011).

Para resumir, los modelos de distribución de especies pueden ser utilizados para identificar áreas con riesgo de ser invadidas por una especie particular y así predecir y evitar invasiones futuras. Cuando es requerido que una planta se introduzca a una región por razones comerciales, horticulturales, entre otras y se busca responder la pregunta de si esta podría convertirse en invasora, se puede utilizar los modelos para determinar si existe similitud

climática entre regiones y así, concluir que no puede ser introducida. Esto serviría especialmente si se requiere obtener un argumento práctico adicional, que muestre las consecuencias de la posible introducción de esa especie y así fomentar el uso de especies autóctonas o nativas. La implicación de un cambio de nicho en esta situación realmente no existe, ya que la especie no cambiará de nicho en la región invadida (no ha sido introducida) y los registros de presencia en la región nativa bastarán para hacer una predicción adecuada de la distribución potencial de la especie en la zona a la cual se busca introducir.

Conclusiones

Existe controversia alrededor del concepto de conservación de nicho, su definición y los métodos para probar su presencia, lo cual se debe a que la conservación de nicho varía a lo largo de un continuo y es afectado por la escala o punto de referencia en el cual se está trabajando. La conservación de nicho es un supuesto teórico, no alejado de la realidad, ya que se repite en un alto número de grupos taxonómicos. El supuesto de conservación de nicho tiene gran aplicación en la predicción del área de distribución potencial de especies invasoras, dado que permite el uso de modelos de distribución de especies para determinar zonas con posible riesgo de invasión. El supuesto de conservación de nicho no siempre se cumple, existen excepciones, por lo tanto, su comprobación podría ser imprescindible para estimar sin subestimar la distribución potencial de especies invasoras.

Referencias

- Beans C.M., Kilkenny F.F. y Galloway L.F. (2012) Climate suitability and human influences combined explain the range expansion of an invasive horticultural plant. *Biological Invasions*, 14, 2067–2078.
- Broennimann O., Treier U.A., Müller-Schärer H., Thuiller W., Peterson A.T. y Guisan A. (2007) Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*, 10, 701–709.
- Cooper N., Jetz W. y Freckleton R.P. (2010) Phylogenetic comparative approaches for studying niche conservatism. *Journal of Evolutionary Biology*, 23, 2529–2539.
- Donoghue M.J. (2008) A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 11549–11555.
- Eldredge N., Thompson J.N., Brakefield P.M., Gavrillets S., Jablonski D., Jackson J.B., Lenski R.E., Lieberman B.S., McPeck M.A. y Miller III W. (2005) The dynamics of evolutionary stasis. *Paleobiology*, 31, 133–145.
- Ellstrand N. y Schierenbeck K. (2000) Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97, 7043–7050.
- Futuyma D.J. y Moreno G. (1988) The Evolution of Ecological Specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, 207–233.
- Holt R. (1996) Demographic constraints in evolution: Towards unifying the evolutionary theories of senescence and niche conservatism. *Evolutionary Ecology*, 10, 1–11.
- Holt R. y Gains M. (1992) Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: implications for the evolution of fundamental niches. *Evolutionary Ecology*, 6, 433–447.
- Hutchinson G.E. (1957) Concluding remarks. En: *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, pp 415–427.
- Jiménez-Valverde A., Peterson A., Soberón J., Overton J., Aragón P. y Lobo J. (2011) Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biological Invasions*, 13, 2785–2797.
- Keane R. y Crawley M. (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 164–170.
- Martinez-Meyer E., Townsend Peterson A. y Hargrove W.W. (2004) Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 305–314.
- Menyset K.M. (2009) Ecological niche conservatism in North American freshwater fishes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 96, 282–295.
- Mukherjee A., Williams D.A., Wheeler G.S., Cuda J.P., Pal S. y Overholt W.A. (2011) Brazilian peppertree (*Schinus terebinthifolius*) in Florida and South America: evidence of a possible niche shift driven by hybridization. *Biological Invasions*, 14, 1415–1430.
- Pearman P.B., Guisan A., Broennimann O. y Randin C.F. (2008) Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 149–158.
- Peterson A.T. y Nyári Á.S. (2007) Ecological niche conservatism and pleistocene refugia in the thrush-like mourner, *Schiffornis* sp., in the neotropics. *Evolution*, 62, 173–183.
- Peterson A., Soberón J., Pearson R.G., Anderson R., Martinez-Meyer E., Nakamura M. y

- Araújo M.B. (2011) *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press: Oxford.
- Peterson A. y Vieglais D.A. (2001) Predicting Species Invasions Using Ecological Niche Modeling: New Approaches from Bioinformatics Attack a Pressing Problem. *BioScience*, 51, 363–371.
- Petitpierre B., Kueffer C., Broennimann O., Randin C., Daehler C. y Guisan A. (2012) Climatic Niche Shifts Are Rare Among Terrestrial Plant Invaders. *Science*, 335, 1344–1348.
- Rödler D. y Lötters S. (2009) Niche shift versus niche conservatism? Climatic characteristics of the native and invasive ranges of the Mediterranean house gecko (*Hemidactylus turcicus*). *Global Ecology and Biogeography*, 18, 674–687.
- Sambatti, J. B. y Rice, K. J. (2006). Local adaptation, patterns of selection, and gene flow in the Californian serpentine sunflower (*Helianthus exilis*). *Evolution*, 60(4), 696–710.
- Sexton J.P., McIntyre P.J., Angert A.L. y Rice K.J. (2009) Evolution and Ecology of Species Range Limits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 415–436.
- Taylor S., Kumar L. y Reid N. (2012) Impacts of climate change and land-use on the potential distribution of an invasive weed: a case study of *Lantana camara* in Australia. *Weed Research*, 52, 391–401.
- Taylor S., Kumar L., Reid N. y Kriticos D.J. (2012) Climate Change and the Potential Distribution of an Invasive Shrub, *Lantana camara* L. *PLoS ONE*, 7, e35565.
- Thuiller W., Richardson D.M., Pysek P., Midgley G.F., Hughes G.O. y Rouget M. (2005) Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, 11, 2234–2250.
- Wiens J.J. (2004) Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*, 58, 193–197.
- Wiens J.J., Ackerly D.D., Allen A.P., Anacker B.L., Buckley L.B., Cornell H.V., Damschen E.I., Jonathan Davies T., Grytnes J.-A., Harrison S.P., Hawkins B.A., Holt R.D., McCain C.M. y Stephens P.R. (2010) Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13, 1310–1324.
- Wiens J.J. y Graham C.H. (2005) Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 519–539.

