

# Distribución de especies. Un punto de vista teórico

## Species Distribution. A Theoretical Point of View

Manuel Falconi<sup>1</sup>, Luis Osorio-Olvera<sup>2</sup> y Rusby G. Contreras-Díaz<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup> *Departamento de Matemáticas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.*

<sup>2</sup> *Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.*

<sup>3</sup> *Posgrado en Ciencias Biológicas. Unidad de Posgrado, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.*

Fecha de recepción del manuscrito: 16/07/2021

Fecha de aceptación del manuscrito: 02/08/2021

Fecha de publicación: 31/08/2021

**Resumen**— Entender los mecanismos y procesos que determinan la distribución de las especies, su abundancia y los patrones de biodiversidad que generan, es uno de los grandes retos para la ecología y de manera particular para la biogeografía. Si bien en la literatura existen varios cuerpos teóricos que tratan de explicar tales mecanismos, la formalización de cómo se relacionan los procesos fundamentales de la ecología (fisiología, conducta, demografía y dispersión) con los patrones espaciales de la biodiversidad, es un campo aún en desarrollo. En este trabajo exponemos algunos problemas relevantes en la modelación de nichos ecológicos y áreas de distribución; estos incluyen la conceptualización teórica de la relación entre nicho ecológico y los atributos de adecuación, el efecto de las interacciones bióticas, el movimiento y los mecanismos de defensa de la presa en los patrones espaciales de co-presencia de las especies. Se muestran resultados de diversos análisis que los autores han obtenido en el estudio de estos problemas con el uso de la modelación matemática.

**Palabras clave**— Teoría de Nicho Ecológico, Distribución de Especies, Centroide del Nicho, Modelos de Distribución y Abundancia, Modelos Metapoblacionales

**Abstract**— Understanding mechanisms and processes that determine the distribution and abundance of species as well as biodiversity patterns over time are one of the most interesting and challenging problems in Ecology, and particularly in Biogeography. Although in scientific literature diverse theoretical bodies have been proposed to explain these mechanisms, the formalization of how fundamental ecological processes (physiology, behavior, demography, and dispersal) and the spatial patterns of biodiversity are related is a field that remains in continuous development. In this work, we describe some of the relevant problems that arise from modeling the ecological niche and the spatial distribution of biodiversity. These problems include the theoretical conceptualization of the relationship between fitness attributes and the ecological niche, the effect of biotic interactions, dispersal and, defense mechanisms on the spatial distribution of a set of species that share a given environment. Results of various analyzes obtained by the authors in the study of these problems with the use of mathematical modeling are shown.

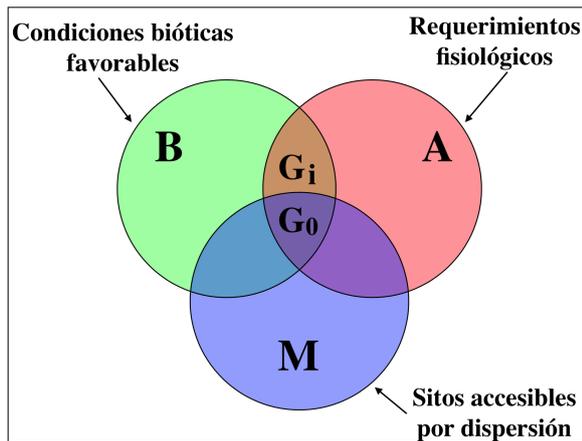
**Keywords**— Ecological Niche Theory, Species Distributions, Niche-Centroid, Models of Species Distributions and Abundance, Metapopulation models

## INTRODUCCIÓN

Entender los mecanismos y procesos que determinan la distribución de las especies, su abundancia y los patrones de biodiversidad que generan, es uno de los grandes retos para los ecólogos y biogeógrafos (Brown, 1995). Si bien en la literatura existen varios cuerpos teóricos que tratan de explicar tales mecanismos, la formalización de cómo se relacionan los procesos fundamentales de la ecología (fisiología, conducta, demografía y dispersión) con los

patrones espaciales de la biodiversidad, es un campo aún en desarrollo.

La idea de representar el área de distribución de una especie como parte de un proceso ecológico, histórico, evolutivo y geográfico data desde los tiempos de Darwin, quien formalizó la hipótesis de un solo centro de origen (Darwin, 1902, chap. 12); hoy, gracias a las contribuciones de científicos como Grinnell (Grinnell, 1917), Elton (Elton, 1927), Hutchinson (Hutchinson, 1957) y MacArthur (Ma-



**Figura 1: El diagrama BAM.** En él se ilustra el área ocupada de una especie como la intersección de sus tres componentes, los bióticos, abióticos y movimientos ( $G_0 = B \cap A \cap M$ ); el área invadible  $G_i$  ocurre en los sitios que son favorables tanto biótica como abióticamente, pero que la especie no ha podido acceder ( $B \cap A \cap M^c$ ).

cArthur, 1972), se sabe que la presencia de una especie en una localidad determinada depende en gran medida de su "nicho ecológico" (Soberón, 2007), y que factores como las interacciones bióticas y el acceso a sitios con condiciones idóneas delimitan el área de distribución. Siguiendo este orden de ideas, Soberón y Peterson (2005) proponen el diagrama **BAM** (Fig. 1), un marco conceptual que, sintetizando ideas clásicas, ha servido como punto de referencia para entender la dinámica de las áreas de distribución. Así, el área ocupada por una especie  $G_0$  ocurre en aquellos sitios en la geografía  $G$  que cumplen por lo menos tres condiciones: 1) el efecto neto de las interacciones bióticas (**B**) en la razón de cambio poblacional permite el crecimiento de una población; 2) que estos sitios posean condiciones abióticas (**A**) dentro de los rangos de tolerancia fisiológica, de modo tal que en presencia de fuentes de alimento, la tasa de natalidad es mayor que la de mortalidad; 3) finalmente, una condición aparentemente trivial pero necesaria es que estos lugares hayan sido accesibles (**M**) en periodos relevantes para la especie. Una zona del diagrama **BAM** que tiene importancia para el estudio de las invasiones biológicas es el área invadible  $G_i$  y representa aquellos sitios donde hay condiciones bióticas y ambientales favorables para la especie, sin embargo, no ha podido llegar.

Cada componente del **BAM** está estrechamente relacionado con un concepto de ecología clásica, así **B** hace referencia al nicho eltoniano (Chase y Leibold, 2003), el cual considera el efecto de las interacciones bióticas en la razón de cambio poblacional; **A** al nicho fundamental Grinnelliano ( $N_F$ ), el cual está definido como una función matemática que mapea un vector de variables ambientales a valores de adecuación ("fitness") (Maguire, 1973); y (**M**) a los factores históricos y biogeográficos que permitieron la llegada de la especie a distintos sitios por medio de la dispersión (Sanín y Anderson, 2018).

Diferentes configuraciones en este esquema **BAM** revelan la importancia de cada uno de los procesos ecológicos

mencionados. Así, habrá especies en las que los factores bióticos sean los que delimiten su distribución, algunas en las que las barreras al movimiento lo hagan y otras en las que los tres factores sean determinantes (Peterson, 2012; Soberón et al., 2017). Si bien, lo anterior representa algunos de los cimientos de una teoría sobre las áreas de distribución, varias preguntas de interés teórico y práctico sobre cada elemento **BAM** aún no están resueltas, por ejemplo para **A**: ¿cuál es la forma del nicho fundamental Grinnelliano? y ¿cómo es la relación entre los atributos de adecuación y la posición de una población en el espacio de nicho?; sobre **M**, ¿cuál es la relación entre la dispersión y la capacidad de acceder a sitios donde las condiciones ambientales **A** son favorables? y finalmente, sobre **B**, ¿cuál es el efecto de los mecanismos de interacción como los de la relación depredador-presa en la relación nicho-adequación de las especies que interactúan?

## LA FORMA DEL NICHO Y SU RELACIÓN CON LA ADECUACIÓN

Para entender cómo se relacionan el nicho y adecuación es necesario introducir algunas ideas conceptuales sobre los nichos. Aunque existen diversas concepciones de nicho (ver definiciones), en este trabajo distinguiremos tres tipos de nichos: el *fundamental*  $N_F$ , el *fundamental existente*  $N^*$  y el *realizado*  $N_R$ . El primero hace referencia a todo el conjunto de condiciones ambientales, que denotamos con  $\vec{e}$  (un vector constituido por variables como la temperatura, precipitación, pH, entre otras), donde la tasa de crecimiento es positiva  $r(\vec{e}) > 0$ ; este nicho está definido por la fisiología de las especies, en general se conjetura que tiene una forma convexa donde solo hay un punto  $\vec{\mu}$  donde la adecuación es máxima (Jiménez et al., 2019); es decir, donde  $r(\vec{e}) < r(\vec{\mu}) = r_{max}$  para todo  $\vec{e} \neq \vec{\mu}$  y además se espera que  $r(\vec{e})$  decrezca como una función de la distancia al punto  $\vec{\mu}$ . Por otra parte, el nicho fundamental existente  $N^*$ , es el conjunto de condiciones ambientales presentes en un tiempo  $t$ , donde la tasa de crecimiento es positiva; este concepto es de particular interés en la modelación de nichos y áreas de distribución, ya que permite considerar el efecto de los cambios ambientales (i.e. cambio climático) en las áreas de distribución geográfica. El nicho realizado  $N_R$  se refiere a las condiciones ambientales en las cuales la especie puede subsistir bajo el efecto de las interacciones bióticas. Las condiciones ambientales que comprende el nicho fundamental son en general más amplias que las del nicho realizado debido a que las interacciones actúan como factores restrictivos (Soberón y Nakamura, 2009). De hecho, tanto el nicho fundamental existente como el realizado son subconjuntos del nicho fundamental (Soberón y Arroyo-Peña, 2017); es decir,

$$N_F \supseteq N^* = N_F \cap E(t, G) \supseteq N_R,$$

donde  $E(t, G)$  es el conjunto de todas las condiciones ambientales al tiempo  $t$  en el área  $G$ .

En este orden de ideas, un problema que es de especial interés en la biogeografía, es la modelación de  $N_F$  y los atributos de adecuación, por medio de técnicas estadísticas que utilizan información ambiental en escalas geográficas (extensiones de por lo menos decenas de  $km^2$ ). Aquí el espacio geográfico  $G$  se divide mediante una retícula regular

constituida por  $i = 1, \dots, n$  parches. Cada parche  $i$  está caracterizado por condiciones ambientales que tienen un efecto en la adecuación  $r_i$  y por lo tanto, en la distribución. Debido a que es difícil obtener datos demográficos a lo largo de la distribución geográfica para la mayoría de las especies, estos métodos, conocidos como modelos de nicho ecológico (MNE), utilizan presencias y en ocasiones ausencias para estimar una función de idoneidad ambiental  $S$ , que relaciona los valores ambientales ( $\bar{e}_i$ ) de estas observaciones con la adecuación, bajo el supuesto de que las combinaciones más frecuentes donde se ha observado a la especie, son las que tienen mayor adecuación. Generalmente la función  $S(\bar{e}_i)$  toma valores en el intervalo  $[0, 1]$ , donde uno es el punto de mayor adecuación y cero significa no nicho o cero adecuación. Estas herramientas de modelación, han permitido la estimación de las distribuciones potenciales de muchas especies (Peterson, 2011), sin embargo, al carecer de los componentes dinámicos de la distribución (los movimientos e interacciones bióticas) no son capaces de tener estimaciones precisas de la distribución y de los atributos de adecuación.

Por medio de los así llamados MNE, diversos estudiosos han tratado de mostrar con evidencia empírica la conjetura de que existe una relación entre la salida de estos modelos y la abundancia (un atributo de adecuación); sin embargo, los resultados a favor de esta son variados. Por ejemplo, Dallas *et al.* (2017) y otros (Santini *et al.*, 2018; Dallas y Hastings, 2018), encontraron poca evidencia que apoye a la conjetura en las especies que analizaron (118 de 1419 y 20 de 118, respectivamente). Por otro lado, Martínez-Meyer *et al.* (2013) y diversos autores (Yáñez-Arenas *et al.*, 2012; Osorio-Olvera *et al.*, 2020; Altamiranda-Saavedra *et al.*, 2020; Ángeles-González *et al.*, 2021), han hallado soporte a la misma, remarcando que la relación podría depender de otros factores como el grupo taxonómico, sus características biológicas y sus capacidades de dispersión. En Osorio-Olvera *et al.* (2019), los autores estudiaron diversas causas por las cuales la relación nicho-abundancia es difícil de observar; dichas causas van desde los mecanismos dinámicos de las distribuciones como los metapoblacionales, hasta los métodos empleados para estimar la función de idoneidad utilizada para relacionar la abundancia con el nicho. En la siguiente sección retomamos un par de trabajos donde investigamos el efecto de la dispersión, la estructura espacial de las idoneidades y la función de idoneidad  $S$ , en la relación nicho-abundancia.

### **Algunas Definiciones de nicho**

#### **Definición 1 (Nicho Fundamental Grinnelliano)**

*Conjunto de condiciones ambientales donde tasa de crecimiento es positiva, es decir,  $r > 0$  (Soberón y Nakamura, 2009).*

**Definición 2 (Nicho Eltoniano)** *Rol funcional de una especie en la comunidad, resultado de la dinámica de las interacciones tipo consumidor-recurso. También llamado “nicho funcional” (Elton, 1927).*

**Definición 3 (Nicho Hutchinsoniano)** *Espacio abstracto y multidimensional donde tanto las variables bióticas y abióticas constituyen los ejes del espacio de nicho de la especie*

*(Hutchinson, 1957).*

**Definición 4 (Nicho Fundamental Existente)** *Subconjunto del nicho fundamental que incluye las condiciones ambientales bajo las cuales la tasa intrínseca de crecimiento es positiva, en un espacio geográfico y en un tiempo determinado (Soberón y Nakamura, 2009).*

**Definición 5 (Nicho Realizado)** *Condiciones ambientales bajo las cuales la especie puede subsistir en la presencia de competidores u otras especies con las que interactúa negativamente y factores restrictivos (Soberón y Nakamura, 2009).*

## **LA DISPERSIÓN Y SU EFECTO EN LOS ATRIBUTOS DE ADECUACIÓN**

Es importante notar que los trabajos empíricos mencionados anteriormente, tratan de explicar los patrones de abundancia como función de la distancia al centro del nicho ecológico, sin modelar de manera explícita los otros factores **BAM**; es decir, el efecto del movimiento y de las interacciones bióticas. A continuación presentamos algunas predicciones teóricas sobre el efecto de la dispersión en la relación nicho-abundancia, obtenidas a partir de la simulación numérica utilizando modelos metapoblacionales. El primer modelo que presentamos es uno a tiempo y espacio discreto, mientras que el segundo es a tiempo continuo y espacio discreto. En general en ambos modelos suponemos:

- Existe una relación entre la estructura interna del nicho ecológico fundamental  $\mathbf{N}_F$  y los atributos de adecuación de una población (Maguire, 1973).
- El nicho ecológico a través de los parámetros demográficos determina las posibilidades de que una especie pueda colonizar un área geográfica determinada (Osorio-Olvera *et al.*, 2016).
- El espacio geográfico  $\mathbf{G}$ , está dividido por una retícula discreta constituida por  $i = 1, 2, \dots, n$  celdas.
- Hay una función matemática que permite relacionar un punto en la geografía con un punto en el espacio ambiental (ecológico) abstracto (Colwell y Rangel, 2009).
- Cada celda  $i$ , está caracterizada por diversas condiciones ambientales que tienen un efecto en la tasa intrínseca de crecimiento  $r_i$ .
- Las poblaciones en las celdas crecen de acuerdo a un modelo metapoblacional donde hay un proceso de dispersión

### **Modelo a tiempo y espacio discreto**

El modelo que presentamos a continuación se utilizó en (Osorio-Olvera *et al.*, 2016) para estudiar la relación entre abundancia poblacional y posición en el espacio de nicho bajo diferentes escenarios de dispersión en un espacio con  $n$  parches. El modelo está dado por

$$N^i(t+1) = \mathbf{S}^i \mathbf{M} N^i(t) + \Delta^i \left( N^i \right), \quad (1)$$

donde  $S_i$  es una matriz diagonal con la idoneidades de cada estadio.  $M$  es la matriz de proyección poblacional con entradas  $(a_{r,s})$ ;  $N^i(t)$  es un vector con el número de individuos de cada estadio en el parche  $i$ .

$$S^i = \begin{pmatrix} S_1^i & 0 & \dots & 0 \\ 0 & S_2^i & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & S_m^i \end{pmatrix} \quad (2)$$

Finalmente  $\Delta^i(N^i)$  es el flujo neto de inmigrantes a  $i$ .

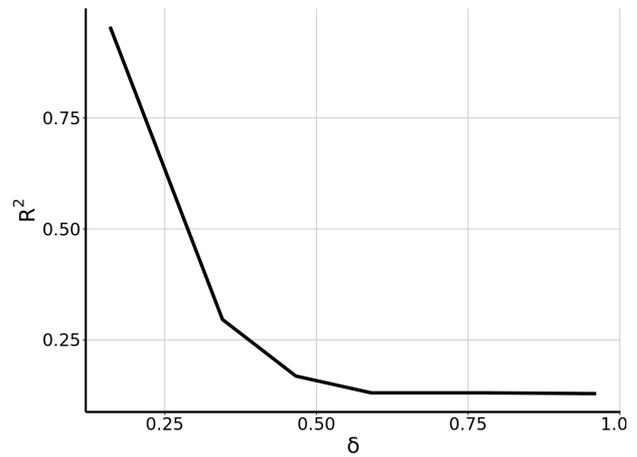
$$\Delta^i(N^i) = \left( \sum_{i,h} \Delta_{i,h} N_1^i(t), \sum_{i,h} \Delta_{i,h} N_2^i(t), \dots, \sum_{i,h} \Delta_{i,h} N_m^i(t) \right). \quad (3)$$

con  $\Delta_{i,h} N_s^i(t) = \delta_{i,h} N_s^i(t) - \delta_{h,i} N_s^i(t)$ . Los parámetros  $\delta_{i,h}$  y  $\delta_{h,i}$  determinan la proporción de inmigrantes y emigrantes, respectivamente en un parche  $i$  y están determinados por un kernel de dispersión que depende de la distancia.

Los resultados de la simulación numérica muestran que a pesar de que el modelo de la Ecuación (1) está diseñado para que haya una relación entre nicho y abundancia, la dispersión es un mecanismo que regula su fortaleza, de tal modo que entre más grande sea la proporción de individuos que se dispersan, la relación tiende a hacerse más débil (Fig. 2). Lo anterior sugiere una conjetura acerca de las condiciones en las que los procesos demográficos y de dispersión pueden hacer que la correlación entre abundancia y distancia al centroide del nicho se oscurezca; por ejemplo, se espera que las especies cuyas tasas de migración son altas, muestren una correlación baja entre abundancia y nicho. Esto concuerda con los hallazgos recientes de Osorio-Olvera et al. (2020), quienes estudiando diversos grupos de aves, encontraron que tanto el tamaño del nicho y la capacidad de dispersión influyen en la fuerza de la relación; de manera particular, se encontró que el patrón nicho-abundancia es menos marcado en especies migratorias y en las que presentan nichos amplios. Este resultado se relaciona con otros obtenidos anteriormente (Pulliam, 2000), donde también se hace énfasis del papel de la migración en la persistencia de poblaciones sumidero. Pese a que el modelo (1) es sencillo, notamos su relevancia para obtener conjeturas plausibles de los mecanismos que determinan la distribución de las especies y su abundancia. Un aspecto relevante del modelo (1) en términos ecológicos, es que considera de manera explícita que hay una idoneidad ambiental diferenciada a lo largo de las etapas de desarrollo (ecuación 2), lo cual ha sido poco explorado, en gran parte por la falta de datos empíricos.

### Modelo a tiempo continuo y espacio discreto

En Osorio-Olvera et al. (2019) utilizamos un modelo metapoblacional a tiempo continuo en un espacio discreto para mostrar la forma en que diversos factores naturales pueden modificar la relación esperada entre abundancia y distancia al centro del nicho. Estudiamos por una parte, el efecto de tener barreras biológicas al proceso de dispersión y por otra, el papel de la estructura espacial de las idoneidades en la dinámica de crecimiento de las poblaciones que se



**Figura 2:** Valores del coeficiente de determinación  $R^2$  de la relación nicho-abundancia como función de la proporción de individuos  $\delta$  que se dispersan de un parche a otros. Imagen modificada de (Osorio-Olvera et al., 2016).

desarrollan en un área donde ocurren las simulaciones. Para ello, creamos una especie hipotética, cuyo nicho fundamental presenta dos sitios de alta idoneidad ubicados cerca del centroide; además, se considera que en el espacio geográfico, estos sitios se encuentran claramente separados por parches donde la idoneidad es cero (Fig. 3, para saber los detalles de cómo se creó la especie *ver* (Osorio-Olvera et al., 2019)).

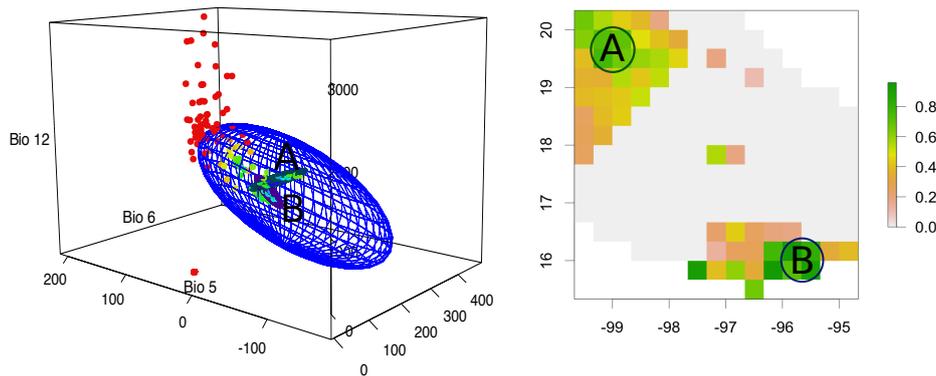
El mecanismo para modelar el papel de las barreras biológicas a la dispersión, fue el efecto Allee (Keitt et al., 2001). Estudiamos dos casos de interés general: el primero fue un escenario donde todos los parches son accesibles (no hay efecto Allee) y el segundo uno donde el efecto Allee es lo suficientemente fuerte como para evitar la llegada de los propágulos de A a B, y viceversa. A continuación mostramos el modelo

$$\dot{x}_i = (r_i x_i - a_i x_i^2) (x_i - M_i) + \sum_h \delta_{hi} x_h - \sum_h \delta_{ih} x_i, \quad (4)$$

donde  $\dot{x}_i$  es la tasa de cambio de la población en la celda  $i$  en el tiempo  $t$ . La tasa intrínseca de crecimiento en el parche  $i$  es  $r_i$ . El factor de densidad-dependencia es  $a_i$ . El efecto Allee es  $M_i$ . La tasa de inmigración a la celda  $i$  es  $\delta_{hi}$ .

El análisis estadístico de las simulaciones numéricas, mostró que la relación entre distancia al centroide del nicho y la abundancia, depende en gran parte de la capacidad de los propágulos de colonizar sitios con baja idoneidad, ya que estos son utilizados como *stepping stones* para alcanzar las zonas de alta idoneidad. En este modelo, el mecanismo que regula dicha capacidad es el efecto Allee. Para el caso donde  $M = 0$ , los propágulos son capaces de invadir prácticamente todos los parches que conforman la arena; la relación nicho-abundancia se hace más fuerte conforme las poblaciones en los parches alcanzan su estado de equilibrio (Fig. 4).

Por otro lado, cuando  $M_i > 0$ , se comienza a observar zonas no colonizables, de modo tal que, si  $M_i$  es suficientemente grande, la especie tendrá una distribución muy



**Figura 3:** El nicho fundamental y el mapa de idoneidad de la especie hipotética. Panel izquierdo: el elipsoide azul representa al el nicho fundamental de la especie ( $N_F$ ), definido por la temperatura del mes más cálido (Bio 5), la temperatura en el mes más frío (Bio 6) y la precipitación anual acumulada (bio12); los puntos rojos son las combinaciones ambientales del espacio geográfico que caen fuera del nicho; y en naranja, verde y azul los puntos que caen dentro de éste. Panel izquierdo: valores de idoneidad de los parches en el espacio geográfico; la intensidad del verde corresponde a sitios con mayor idoneidad (más cercanos al centroide). A y B denotan el mismo conjunto de parches tanto en el espacio de nicho como en el geográfico. Observando los dos paneles se puede notar que A y B están muy cercanos en el espacio de nicho, pero que a su vez están separados por regiones no idóneas.

**Figura 4:** Simulación numérica de la relación entre abundancia y distancia al centroide del nicho para las poblaciones modeladas sin efecto Allee. A la izquierda, se muestra el mapa de la distribución geográfica de la abundancia como función del tiempo. A la derecha, la relación estadística entre distancia al centroide del nicho y la abundancia para distintos tiempos

restringida. Más aún, la relación entre distancia al centroide del nicho y abundancia tiende a cero, pese a que la especie hipotética fue diseñada para que presentara esta relación (Fig. 5). Lo anterior es interesante desde un punto de vista de la teoría ecológica, ya que se pueden utilizar estos mecanismos para simular atributos específicos de la distribución de las especies, por ejemplo; en Owens et al. (2013), los autores notaron que las especies pueden ser clasificadas de acuerdo con la relación que guardan los componentes **BAM**. Estos autores distinguen por lo menos tres tipos de especies: 1) las especies *Hutchinsonianas*, caracterizadas porque tienen la capacidad de acceder a todos los sitios en el área **G** (la distribución de estas especies está determinada

principalmente por **A**); 2) las especies *Wallaceanas*, en las cuales su distribución está fuertemente determinada por su baja capacidad de dispersión (la distribución depende mucho de **M**), por lo que les es muy difícil de acceder sitios idóneos, alejados de su área de distribución nativa; 3) finalmente, las del **BAM** clásico (ver Fig. 1), donde los tres factores se sobrelapan parcialmente y ninguno de ellos domina la distribución.

El modelo del Sistema (4) puede ser utilizado como base para generar/modelar especies *Hutchinsonianas* o *Wallaceanas*, utilizando como mecanismo al efecto Allee.

En la siguiente sección analizaremos cómo los mecanismos de interacción biótica (el componente **B** del **BAM**) pueden influir en los patrones de abundancia y distribución de las especies.

### SOBRE LOS MECANISMOS DE INTERACCIÓN

Como se ha explicado en las líneas anteriores, la relación teórica entre el nicho y la tasa de crecimiento de una especie puede alterarse debido a múltiples factores como son las variaciones ambientales, condiciones geográficas y la biodiversidad del medio que necesariamente introduce mecanismos de interacción que afectan la distribución de las especies. La literatura donde se tratan estas cuestiones es muy abundante y en constante desarrollo, ya que el campo de investigación es muy amplio como resultado, por ejemplo, del gran número de interacciones entre especies y entre organismos de una misma población.

Un fenómeno de interés cuya importancia ha sido resaltada en muchos estudios es la reproducción estacional. En Quintero et al. (2014), los autores estudian como la disponibilidad de alimentos regula o interactúa con los distintos ciclos reproductivos que muestran algunas especies y el impacto que esto tiene en la diferenciación genética de las mismas. En Blé et al. (2011), los autores analizan la dinámica de una población con dos estaciones reproductivas *A* y *B* por cada unidad de tiempo (un año), con el fin de analizar el efecto de la superposición de dos dinámicas reproductivas diferentes en el crecimiento poblacional de una especie semépara. La población se reproduce en la estación de acuerdo con un modelo logístico con parámetro *a* y en la estación *B* con parámetro *b*. El modelo resultante que determina el tamaño población anual es la composición de dos aplicaciones logísticas  $F_a(x) = ax(1-x)$  y  $F_b(x) = bx(1-x)$ . Se encontró que largos periodos con una escasa reproducción en una de las estaciones puede llevar a la extinción de la población, aún cuando haya una rica reproducción en la otra. El modelo muestra la *Coexistencia de dinámicas*; es decir, dos poblaciones bajo las mismas condiciones ambientales puede mostrar fluctuaciones anuales diferentes que solo dependen de su densidad inicial. Este hecho contrasta fuertemente con los resultados que se obtienen cuando la superposición de las dos dinámicas es aleatoria; en Blé et al. (2007) se utilizó como modelo el proceso de Markov  $X_n = F_a \circ F_b^{c_n} \circ F_a \circ \dots \circ F_b^{c_i}$ , en el que  $\{c_i | i \in \mathbf{N}\}$  es un proceso de Poisson y se demostró que para cierto subconjunto de la región de parámetros  $[a, b] \times [a, b]$ , el sistema tiene una única medida invariante, por lo tanto, el comportamiento asintótico es el mismo para casi cualquier densidad inicial.

Las especies no viven aisladas; por el contrario, forman complejas redes de interacción que conducen a que las fuerzas evolutivas inducidas por el medio ambiente se alteren e induzcan nuevos mecanismos adaptativos que permitan la supervivencia de la especie, aunque tal vez alejados de aquellas que determinan su nicho fundamental. Uno de estos mecanismos, es el comportamiento diferenciado de los individuos en ciertas etapas etarias de su desarrollo como ya se mencionó en este trabajo (ver Sistema (1)). A. Hastings en Hastings (1983) y Hastings (1984) ha resaltado la importancia de la

depredación selectiva por grupo de edad de la presa, como factor que promueve la persistencia de las poblaciones. A lo largo de su ciclo de vida, los cambios de tamaño y morfología que presentan los individuos de algunas especies tienen efectos importantes en la dinámica poblacional. Por ejemplo, B. Ebenman en Ebenman y Persson (1988) analiza cómo estos cambios afectan la competencia intraespecífica entre los diferentes grupos de edad y las consecuencias de esto sobre las variaciones temporales de la población. Más allá del interés teórico que guarda el entender la relación entre estructura de edad y crecimiento poblacional, la comprensión de este proceso puede ser útil para el manejo y conservación de las especies, ver Lingle et al. (2008), Quinn y Cresswell (2004). Los mecanismos y características de la depredación diferenciada por edad de la presa son muy variados y lo que uno observa actualmente, es el resultado de la coevolución de las especies involucradas. En Falconi et al. (2015), se consideró una presa con dos clases de edad: la densidad de la clase no reproductiva es denotada con *x* y la densidad de la clase reproductiva es *y*. Los juveniles presentan un mecanismo de defensa denso-dependiente y cada clase interfiere en la actividad de captura del depredador, de modo que la tasa de depredación sobre una clase, disminuye si la densidad de la otra aumenta. Con el propósito de estudiar el efecto en la supervivencia del depredador de la riqueza del medio en el que se desarrolla la presa se analizó el modelo

$$\begin{aligned} \dot{x} &= r\left(1 - \frac{x}{K}\right)y - vx - \frac{xz}{1+x^2+y}, \\ \dot{y} &= vx - \mu y - \frac{\gamma y}{1+x+y}, \\ \dot{z} &= \left(\frac{\gamma x}{1+x^2+y} - \frac{\lambda y}{1+x+y} - D\right)z. \end{aligned}$$

Una alta población de la clase adulta o reproductiva afecta de dos formas a la tasa de crecimiento del depredador: 1) hace que aumente la tasa de crecimiento de la clase juvenil y por lo tanto, se refuerza su mecanismo de defensa; y 2) se incrementa la interferencia sobre la depredación de la clase juvenil. Así, el depredador se extingue ya que el beneficio que obtiene de *x* disminuye y no lo puede compensar el incremento de su tasa de reproducción debido a *y*, si  $\lambda < D$ . Más aún, si la tasa de mortalidad de la clase reproductiva es suficientemente baja, la coexistencia de las dos especies es posible solo si la riqueza del medio, no es muy pequeña ni muy grande. En el primer caso, porque no habría suficiente biomasa para alimentar al depredador y en el segundo caso, como resultado de la riqueza del medio, la población de presas sería grande y entonces los efectos de defensa e interferencia se incrementarían a niveles no soportables para el depredador. La interferencia entre depredadores de distintas especies es también un tema relevante en la distribución de las especies y se ha tratado en Falconi et al. (2020).

La forma en la que la depredación influye en la distribución de las especies depende en buena medida de la conducta particular que haya desarrollado para perseguir a su presa. La eficiencia de la búsqueda también ha recibido atención por sus consecuencias en la adaptación de ambas especies; sin embargo, evaluar esta eficiencia es en general complicado, debido entre otros factores, a que las estrategias de búsqueda pueden cambiar por las condiciones ambientales, las cuáles

**Figura 5:** Simulación numérica de la relación entre abundancia y distancia al centroide del nicho para las poblaciones modeladas con efecto Allee ( $M = 10$ ). A la izquierda, se muestra el mapa de la distribución geográfica de la abundancia como función del tiempo. A la derecha, la relación estadística entre distancia al centroide del nicho y la abundancia para distintos tiempos

presentan a menudo bruscas fluctuaciones, ver Bartumeus et al. (2002), Zollner y Lima (1999). En Ross y Winterhalder (2015), han contrastado la estrategia de *búsqueda activa* con la de *sentarse y esperar* cuando las presas y depredadores se mueven aleatoriamente. De acuerdo con este trabajo, la búsqueda activa se correlaciona bien con presas que se mueven a bajas velocidades; en cambio, la emboscada es una mejor estrategia para presas veloces. Esta última estrategia también se ve favorecida si la interferencia aumenta debido a la velocidad del depredador. En Zoroa et al. (2011), se hace un estudio comparativo de estas dos estrategias utilizando la teoría de juegos. Establecer si ciertos rasgos, por ejemplo de conducta, conducen a diferencias funcionales es un tema que resulta de interés en la Ecología; un trabajo en esta dirección es War et al. (2012), en el que los autores analizan una numerosa cantidad de especies de arácnidos y encontraron que las diferencias funcionales crecen si las diferencias en las estrategias de caza, crecen y concluyen que estas estrategias influyen en las redes tróficas por medio de interacciones depredador-presa específicas.

El movimiento de los individuos inducidos por la emisión de sustancias químicas es una característica presente en una gran variedad de especies; es frecuente que las plantas atraigan a sus polinizadores por la emisión de sustancias volátiles. En muchas especies, la búsqueda de alimento está regulada por los olores que emanan de los recursos. Con ensayos de laboratorio, en Dormont et al. (2006) mostraron que los escarabajos se dirigían hacia los volátiles del estiércol del mismo tipo que preferían en el campo. Los elementos volátiles también son utilizados por algunas especies como mecanismos indirectos de defensa, ya que estos sirven para atraer a los enemigos de sus depredadores; véase War et al. (2012) y la bibliografía ahí citada.

Ambos aspectos, estrategias de búsqueda de la presa y defensa indirecta inducidos por la emisión de volátiles, se abordan en Anaya et al. (2021) en una red tritrófica. El recurso es consumido por un mesodepredador, y este es depredado por un superdepredador. Las tres especies se dispersan en un medio  $S$  de acuerdo con la ley de difusión de Fick. Para simular un medio ambiente variable, la riqueza  $K$  del medio es una función positiva, definida en  $S$ . Las densidades del recurso, del mesodepredador y del superdepredador se denotan con  $u, v, w$ , respectivamente. Para estudiar el efecto de la defensa indirecta del recurso, en el modelo se considera que este produce un volátil que es percibido por el superdepredador y lo induce a moverse en la dirección del gradiente de  $u$ ; así, la dispersión de  $w$  queda determinada por  $d_2\Delta w - \nabla \cdot (\chi_1(u, w)\nabla u)$ , en la que  $\chi_1(u, w)$  es la sensibilidad del superdepredador al volátil; en el modelo,  $\chi_1(u, w)$  es una función creciente de  $u$  y  $w$  y depende de un parámetro  $q$  que mide la rapidez con que el superdepredador se mueve hacia el recurso. Se analiza la dinámica del modelo en tres escenarios: E1) las tres especies viven en un mismo sitio por lo que no hay difusión ni atracción; E2) Las tres especies se difunden en una región acotada sin flujo hacia el exterior y no hay atracción, i.e  $q = 0$ ; E3) Las tres especies se difunden y el recurso atrae al superdepredador ( $q > 0$ ). El análisis del modelo en los casos E2) y E3) se realiza bajo condiciones sobre los parámetros que en el escenario E1) conducen a la extinción del superdepredador. Los resultados dan evidencia del rol que juega la migración en la supervivencia de las poblaciones y distribución de las especies. En el escenario E1, aunque inicialmente la población del recurso decrece fuertemente y ambos depredadores mantienen altos niveles, finalmente el superdepredador tiende a extinguirse; esto se explica porque la tasa de depredación del superdepredador es pequeña respecto a su tasa de mortalidad. En la situación correspondiente a E2) es el mesodepredador el que mantie-

ne una baja densidad y las tres especies tienden a sobrevivir. Aparentemente, la dispersión de las tres especies produce un flujo de mesodepredadores hacia zonas de baja densidad lo que permite que el número de encuentros con los superdepredadores sea suficientemente alto, y evita que la población de mesodepredadores aumente en estos sitios. Este mecanismo hace que la población de meso y superdepredadores se distribuyan homogéneamente y el recurso se concentre en las zonas de mayor capacidad de carga del ambiente. Esta distribución espacial de las especies cambia si se considera el escenario E3; la atracción del superdepredador hacia el recurso favorece que el meso depredador tienda a ocupar espacios distintos al del superdepredador, el cual se concentra en los sitios de mayor densidad del recurso. En la naturaleza, un ejemplo que no es completamente análogo al caso E3, porque no hay un volátil (aparentemente) de por medio, pero en términos del patrón espacial es parecido, ha sido observado con los guepardos (*Acynonyx jubatus*) y los perros salvajes africanos (*Lycan pictus*), los cuales evitan las áreas con alta densidad de presas porque estas son sitios donde competidores y superdepredadores, como las hienas manchadas (*Crocuta crocuta*) y los leones (*Panthera leo*), alcanzan densidades poblacionales altas (Laurenson, 1994; Creel y Creel, 1996; Mills y Gorman, 1997).

## CONCLUSIONES Y REFLEXIONES

En este trabajo se hace una revisión de estudios donde los autores utilizan modelos matemáticos como herramientas para ayudar a entender el papel de diferentes mecanismos ecológicos en la distribución de las especies. Se puso especial énfasis, en aquellos que influyen la relación entre posición en el espacio de nicho con los atributos de adecuación desde el contexto del diagrama **BAM**; en particular, se estudió la relación entre distancia al centroide del nicho y la abundancia poblacional, y se hizo mención tanto a trabajos empíricos que han reportado resultados donde no se observa un patrón claro sobre la existencia de la relación, como otros en los que es posible observarla, aunque suele ser débil. Con base en los análisis (numéricos y matemáticos) de los modelos presentados aquí, conjeturamos que en la naturaleza es difícil observar la relación nicho-abundancia, debido a que hay una gran variedad de procesos que la pueden oscurecer, como por ejemplo, el efecto Allee, conductas diferenciadas por estadio, tipos de interacción biótica, la forma en que covarían los mecanismos de interacción y migración, entre otros. Por lo tanto, lejos de querer mostrar solo con datos empíricos la existencia de la relación, consideramos que es de vital importancia comprender el papel de cada uno de estos mecanismos en la dinámica espacio-temporal de las poblaciones que conforman el área de distribución de cada especie. Es de esperarse que haya especies en las que un mecanismo tenga mayor relevancia que otros; por ejemplo, se ha documentado que especies de aves no migratorias cuyos nichos son pequeños, suelen presentar relaciones nicho-abundancia más fuertes, que aquellas con nichos amplios y con estaciones migratorias marcadas (Osorio-Olvera et al., 2020). Es importante también notar, que la relevancia de los mecanismos de distribución y abundancia es dinámica, por lo que puede cambiar a lo largo del tiempo, presentándose así, casos donde en un periodo

determinado los tres factores **BAM** tengan importancia similar en la determinación de la distribución y abundancia, sin embargo perturbaciones sobre ellos (como lo pueden ser extinciones asociadas a factores de estocasticidad ambiental y/o demográfica (Dallas y Santini, 2020)), cambien de manera dramática estas relaciones. Lo anterior se ha observado en una serie de experimentos realizados por Paine (Paine, 1966, 1969, 1974), donde la extracción selectiva del depredador (*Pisaster ochraceous*), provocaba el rápido crecimiento de su presa principal (*Mytilus californianus*) y la extinción local de varias especies por exclusión competitiva (aquí es claro que el factor **B** toma un papel determinante).

Con todo lo anterior, en este trabajo se ha buscado resaltar la importancia de fortalecer la relación entre los estudios teóricos sobre la dinámica poblacional de las comunidades ecológicas y los trabajos experimentales y de campo, con el fin de entender mejor los patrones empíricos que se observan en la naturaleza.

## AGRADECIMIENTOS

A todos nuestros colegas que directa o indirectamente han impulsado el desarrollo de estas ideas. En particular, agradecemos a Nestor Anaya, Guilmer González, Jorge Soberón, Townsend Peterson, Enrique Martínez Meyer, Carlos Yáñez Arenas, Andrés Lira Noriega, Ángela Nava y Octavio Rojas, con quienes hemos tenido colaboraciones, discusiones e impartido cursos sobre estos temas. RGC-D al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. RGC-D y LO-O agradecen a Blitzi por su apoyo moral.

## BIBLIOGRAFÍA

- [1] Altamiranda-Saavedra, M., Osorio-Olvera, L., Yáñez-Arenas, C., Marín-Ortiz, J. C., y Parra-Henao, G. (2020). "Geographic abundance patterns explained by niche centrality hypothesis in two Chagas disease vectors in Latin America". *PLoS ONE*, 15(11).
- [2] Anaya, N., Falconi, M., y G., G. (2021). "Chemotactically Induced Search and Defense Strategies in a Tritrophic System". *Preprint*, pp. 15.
- [3] Ángeles-González, L., Martínez-Meyer, E., Rosas, C., Guarneros-Narváez, V., López-Escamilla, A., Osorio-Olvera, L., y Yáñez-Arenas, C. (2021). "Long term environmental data explain better the abundance of the red octopus (*Octopus maya*) when testing the niche centroid hypothesis". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, pp. 1–43.
- [4] Bartumeus, F., Catalan, J., Fulco, U., Lyra, M., y Viswanathan, G. (2002). "Optimizing the encounter rate in biological interactions: Lévy versus Brownian strategies". *Physical review letters*, 88(9):4.
- [5] Blé, G., Castellanos, V., y Falconi, M. (2007). "Asymptotic measures of random logistic maps". *Journal of Difference Equations and Applications*, 13(1):1–13.
- [6] Blé, G., Castellanos, V., y Falconi, M. (2011). "On the coexisting dynamics in the alternate iteration of two logistic maps". *Dynamical Systems*, 26(2):189–197.
- [7] Brown, J. H. (1995). *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- [8] Chase, J. M. y Leibold, M. A. (2003). *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. Interspecific Interactions. University of Chicago Press.
- [9] Colwell, R. K. y Rangel, T. F. (2009). "Hutchinson's duality: The once and future niche". *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106(2):19651–19658.
- [10] Creel, S. y Creel, N. M. (1996). "Limitation of African Wild Dogs by Competition with Larger Carnivores". *Conservation Biology*, 10(2):526–538.
- [11] Dallas, T., Decker, R. R., y Hastings, A. (2017). "Species are not most

- abundant in the centre of their geographic range or climatic niche". *Ecology Letters*, 20:1526–1533.
- [12] Dallas, T. A. y Hastings, A. (2018). "Habitat suitability estimated by niche models is largely unrelated to species abundance". *Global Ecology and Biogeography*, 27:1448–1456.
- [13] Dallas, T. A. y Santini, L. (2020). "The influence of stochasticity, landscape structure and species traits on abundant–centre relationships". *Ecography*, 43(9):1341–1351.
- [14] Darwin, C. (1902). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, Or, The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. Nineteenth Century Collections Online (NCCO): Science, Technology, and Medicine: 1780-1925. G. Richards.
- [15] Dormont, L., Rapior, S., McKey, D. B., y Lumaret, J.-P. (2006). "Influence of dung volatiles on the process of resource selection by coprophagous beetles". *Chemoecology* 2006 17:1, 17(1):23–30.
- [16] Ebenman, B. y Persson, L. (1988). "Size-Structured Populations : Ecology and Evolution". pp. 284.
- [17] Elton, C. (1927). *Animal Ecology*. Sedgwick and Jackson, London.
- [18] Falconi, M., Huenchucón, M., y Vidal, C. (2015). "Stability and global dynamic of a stage-structured predator–prey model with group defense mechanism of the prey". *Applied Mathematics and Computation*, 270:47–61.
- [19] Falconi, M., Vera-Damián, Y., y Vidal, C. (2020). "Predator interference in a Leslie–Gower intraguild predation model". *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 51:102974.
- [20] Grinnell, J. (1917). "The niche-relationships of the California Thrasher". *Auk*, 34:427–433.
- [21] Hastings, A. (1983). "Age-dependent predation is not a simple process. I. Continuous time models". *Theoretical Population Biology*, 23(3):347–362.
- [22] Hastings, A. (1984). "Age-dependent predation is not a simple process. II. Wolves, ungulates, and a discrete time model for predation on juveniles with a stabilizing tail". *Theoretical Population Biology*, 26(2):271–282.
- [23] Hutchinson, G. E. (1957). "Concluding Remarks". *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(0):415–427.
- [24] Jiménez, L., Soberón, J., Christen, J. A., y Soto, D. (2019). "On the problem of modeling a fundamental niche from occurrence data". *Ecological Modelling*, 397:74–83.
- [25] Keitt, T. H., Lewis, M. a., y Holt, R. D. (2001). "Allee effects, invasion pinning, and species' borders." *American Naturalist*, 157(2):203–216.
- [26] Laurenson, M. K. (1994). "High juvenile mortality in cheetahs (*Acinonyx jubatus*) and its consequences for maternal care". *Journal of Zoology*, 234(3):387–408.
- [27] Lingle, S., Feldman, A., Boyce, M., y Wilson, W. (2008). "Prey behavior, age-dependent vulnerability, and predation rates". *The American naturalist*, 172(5):712–725.
- [28] MacArthur, R. (1972). *Geographical Ecology*. Harper & Row, New York.
- [29] Maguire, B. (1973). "Niche response structure and the analytical potentials of its relationship to the habitat". *American Naturalist*, 107(954):213–246.
- [30] Martínez-Meyer, E., Díaz-Porras, D., Townsend, P., y Yáñez-Arenas, C. (2013). "Ecological niche structure and rangewide abundance patterns of species". *Biology Letters*, 9.
- [31] Mills, M. G. L. y Gorman, M. L. (1997). "Factors Affecting the Density and Distribution of Wild Dogs in the Kruger National Park". *Conservation Biology*, 11(6):1397–1406.
- [32] Osorio-Olvera, L., Soberón, J., y Falconi, M. (2019). "On population abundance and niche structure". *Ecography*, 42:1415–1425.
- [33] Osorio-Olvera, L., Yáñez-Arenas, C., Martínez-Meyer, E., y Peterson, A. T. (2020). "Relationships between population densities and niche-centroid distances in North American birds". *Ecology Letters*, 23:555–564.
- [34] Osorio-Olvera, L. A., Falconi, M., y Soberón, J. (2016). "Sobre la relación entre idoneidad del hábitat y la abundancia poblacional bajo diferentes escenarios de dispersión". *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(3):1080–1088.
- [35] Osorio-Olvera, L., Lira-Noriega, A., Soberón, J., Peterson, A., Falconi, M., Contreras-Díaz, R. G., Martínez-Meyer, E., Barve, V., y Barve, N. (2020). "ntbox: an R package with graphical user interface for modeling and evaluating multidimensional ecological niches". *Methods in Ecology and Evolution*, 11(10):1199–1206.
- [36] Owens, H. L., Campbell, L. P., Dornak, L. L., Saupe, E. E., Barve, N., Soberón, J., Ingenloff, K., Lira-Noriega, A., Hensz, C. M., Myers, C. E., y Peterson, A. T. (2013). "Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas". *Ecological Modelling*, 263(0):10–18.
- [37] Paine, R. T. (1966). "Food Web Complexity and Species Diversity". *The American Naturalist*, 100(910):65–75.
- [38] Paine, R. T. (1969). "The *Pisaster*-*Tegula* interaction: prey patches, predator food preference, and intertidal community structure". *Ecology*, 50(6):950–961.
- [39] Paine, R. T. (1974). "Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator." *Oecologia*, 15:93–120.
- [40] Peterson, A. T. (2011). "Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence". *Journal of Biogeography*, 38(5):817–827.
- [41] Peterson, A. T. (2012). "Phylogeography is not enough: The need for multiple lines of evidence". *Frontiers of Biogeography*, 1(1).
- [42] Pulliam, H. (2000). "On the relationship between niche and distribution". *Ecology Letters*, 3(4):349–361.
- [43] Quinn, J. L. y Cresswell, W. (2004). "Predator hunting behaviour and prey vulnerability". *Journal of Animal Ecology*, 73(1):143–154.
- [44] Quintero, I., González-Caro, S., Zalamea, P. C., y Cadena, C. D. (2014). "Asynchrony of seasons: Genetic differentiation associated with geographic variation in climatic seasonality and reproductive phenology". *American Naturalist*, 184(3):352–363.
- [45] Ross, C. y Winterhalder, B. (2015). "Sit-and-wait versus active-search hunting: A behavioral ecological model of optimal search mode". *Journal of theoretical biology*, 387:76–87.
- [46] Sanín, C. y Anderson, R. P. (2018). "A framework for simultaneous tests of abiotic, biotic, and historical drivers of species distributions: Empirical tests for north american wood warblers based on climate and pollen". *American Naturalist*, 192(2):E48–E61.
- [47] Santini, L., Pironon, S., Maiorano, L., y Thuiller, W. (2018). "Addressing common pitfalls does not provide more support to geographical and ecological abundant–centre hypotheses". *Ecography*.
- [48] Soberón, J. (2007). "Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species". *Ecology Letters*, 10(12):1115–1123.
- [49] Soberón, J. y Arroyo-Peña, B. (2017). "Are fundamental niches larger than the realized? Testing a 50-year-old prediction by Hutchinson". *PLOS ONE*, 12(4):e0175138.
- [50] Soberón, J. y Nakamura, M. (2009). "Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions." *Proceedings of the National Academy USA*, 106 Suppl:19644–19650.
- [51] Soberón, J., Osorio-Olvera, L., y Peterson, A. T. (2017). "Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución". *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(2):437–441.
- [52] Soberón, J. y Peterson, A. T. (2005). "Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas". *Biodiversity Informatics*, 2:1–10.
- [53] War, A. R., Paulraj, M. G., Ahmad, T., Buhroo, A. A., Hussain, B., Ignacimuthu, S., y Sharma, H. C. (2012). "Mechanisms of plant defense against insect herbivores". *Plant Signaling & Behavior*, 7(10):1306.
- [54] Yáñez-Arenas, C., Martínez-Meyer, E., Mandujano, S., y Rojas-Soto, O. (2012). "Modelling geographic patterns of population density of the white-tailed deer in central Mexico by implementing ecological niche theory". *Oikos*, 121(March):2081–2089.
- [55] Zollner, P. A. y Lima, S. L. (1999). "Search Strategies for Landscape-Level Interpatch Movements". *Ecology*, 80(3):1019.
- [56] Zoroa, N., Fernández-Sáez, M. J., y Zoroa, P. (2011). "A foraging problem: Sit-and-wait versus active predation". *European Journal of Operational Research*, 208(2):131–141.