

Artículo Científico

Comparando el nicho ambiental en el género *Metepeira* F. O. Pickard-Cambridge: un caso de diferenciación de nicho entre especies hermanas

Comparing the environmental niche in the genus *Metepeira* F. O. Pickard-Cambridge: a case of niche differentiation between sister species

Andrés Taucare-Ríos ¹

¹Centro de Investigación en Medio Ambiente (CENIMA), Universidad Arturo Prat, Casilla 121, Iquique, Chile. E-mail: and.taucare26@gmail.com

ZooBank: urn:lsid:zoobank.org:pub:9526B34F-E79C-4F02-9773-6E3A848062D0

Resumen. Se modela la distribución potencial y se entregan nuevos registros de *Metepeira galatheae* (Thorell) y *M. tarapaca* Piel. Se describe el nicho climático para ambas especies y la similitud de nicho entre ambas especie fue evaluado. El modelo predice que el rango de distribución de *M. tarapaca* abarca desde el Desierto de Atacama hasta el sur del Perú con alta idoneidad en climas desérticos. Por otro lado, *M. galatheae* abarca un amplio espectro de climas desde el norte de Chile hasta el sur de Argentina. Ambas especies pueden ser consideradas como generalistas, pero tienen una baja similitud de nicho. Aunque son especies muy emparentadas, no se encontró conservatismo de nicho ecológico.

Palabras clave: Amplitud de nicho, arañas, clima, modelación de nicho ecológico, similitud de nicho.

Abstract. The potential distribution is modeled and new records of *Metepeira galatheae* (Thorell) and *M. tarapaca* Piel are given. The climatic niche for both species are described and the niche similarity between both species was evaluated. The model predicts that the distribution of *M. tarapaca* ranges from the Atacama Desert to the south of Peru with high suitability in desert climates. On the other hand, *M. galatheae* covers a wide spectrum of climates from northern Chile to southern Argentina. Both species can be considered as generalists; but have a low niche similarity. Although they are closely related species, ecological niche conservatism was not found.

Key words: Climate, ecological niche modeling, niche breadth, niche similarity, spiders.

Introducción

Un objetivo básico de la ecología es entender los factores que determinan la distribución y abundancia de los organismos (Andrewartha y Birch 1954). En este escenario, el clima es uno de los factores más importantes para la distribución de las especies, especialmente en ectotermos (Woodward 1987; Kearny y Porter 2009). A partir del clima es posible aproximarse al nicho ecológico, el cual puede ser definido como el conjunto de condiciones ambientales que necesita una especie para sobrevivir y reproducirse (Hutchinson 1957; Kearny 2006). Si podemos determinar el conjunto de condiciones que comprenden el nicho de un organismo entonces podemos hacer predicciones sobre la distribución y abundancia de una especie en el espacio geográfico (Guisan y Thuiller 2005; Elith y Leathwick 2009). Sin embargo, las especies no ocupan todos los entornos teóricamente posibles disponibles, y el nicho fundamental no siempre coincide con el nicho realizado (Hutchinson 1959; Soberón y Peterson 2005).

La comprensión y delimitación de la distribución espacial de las especies considerando el componente climático es una herramienta sumamente importante para abordar

Recibido 10 mayo 2017 / Aceptado 11 julio 2017 / Publicado online 14 julio 2017

Editor Asociado: José Mondaca E.

numerosas preguntas en ecología, biogeografía y evolución (Guisan y Thuiller 2005) y son fundamentales para la conservación de la biodiversidad (Samways 2005; Acosta 2008). En la mayoría de los casos, los registros de las colecciones resultan en una evaluación inexacta de los rangos distribucionales de las especies (Nelson *et al.* 1990; Graham *et al.* 2004; Acosta 2008). En ausencia de registros de distribución completos, el modelado de nicho ecológico integrando las ocurrencias con los Sistemas de Información Geográfica (SIG) puede proporcionar información valiosa sobre el rango distributivo de los taxones, especialmente en aquellos casos en que se tienen pocos registros (Raxworthy *et al.* 2003). Un modelo basado en el concepto de “nicho” o ENM (Environmental Niche Model), representa una aproximación al nicho ecológico de una especie de acuerdo a las dimensiones ambientales estudiadas. En este sentido, los ENM han sido utilizados para predecir la distribución potencial de los organismos, enlazando registros o abundancia de especies con restricciones ambientales o características espaciales determinados por el clima (Guisan y Zimmermann 2000; Acosta 2008; Elith y Leathwick 2009). Además, en los últimos años, ENM también se han utilizado para responder a preguntas evolutivas sobre el conservadurismo y divergencia de nichos entre taxones relacionados, midiendo el grado de similitud del nicho climático (Peterson *et al.* 1999; Warren *et al.* 2008).

Se sabe que especies estrechamente relacionadas y morfológicamente similares comparten requerimientos ecológicos que pueden prevenir su coexistencia por medio de la competencia (MacArthur 1972). Cuando dos o más especies se encuentran en simpatria, se generan mecanismos de segregación para debilitar la competencia, y así reducir la zona geográfica de contacto entre ellos (Chesson 2000). Por otro lado, hay factores evolutivos que pueden jugar un rol importante en la distribución geográfica y en la extensión de las zonas de contacto entre especies estrechamente emparentadas (Wiens y Graham 2005).

Los estudios publicados que utilizan modelos de distribución de especies son especialmente escasos en arañas neotropicales, centrándose especialmente en especies de Argentina y Brasil (Rubio *et al.* 2010; Días *et al.* 2011; Rubio y Acosta 2011). En Chile recientemente se ha estimado la distribución potencial de *Loxosceles laeta* (Nicolet, 1849) y *Scytodes globula* (Nicolet, 1849) de las familias Sicariidae y Scytodidae, respectivamente. En el primer caso se destaca la importancia de las temperaturas, mientras que para la segunda especie fueron las variables relacionados con las precipitaciones los determinantes más importantes en su distribución (Canals *et al.* 2016).

El género *Metepeira* F. O. Pickard-Cambridge, 1903, tiene actualmente 44 especies descritas. Estas arañas se encuentran desde Argentina a Canadá, incluyendo islas del Caribe (World Spider Catalog 2017). La última revisión realizada por Piel (2001) señala que este género es un grupo monofilético, destacando por su alta diversidad el grupo “nigriventris” que incluye las siguientes especies: *Metepeira nigriventris* (Taczanowski, 1878); *M. tarapaca* Piel, 2001; *M. calamuchita* Piel, 2001; *M. galathea* (Thorell, 1891) y *Metepeira karkii* Tullgren, 1901. En Chile hay cinco especies reportadas: *Metepeira compsa* (Chamberlin, 1916); *M. karkii*; *M. rectangula* (Nicolet, 1849); *M. tarapaca* y *M. galathea* presente en Chile y Argentina. Las especies hermanas: *M. galathea* y *M. tarapaca* del grupo “nigriventris” están estrechamente emparentadas y son morfológicamente muy similares (Piel 2001). Dado a su similitud morfológica se ha pensado inclusive que pueda tratarse de una misma especie (William Piel, com. pers. 2016); sin embargo, observaciones de campo sugieren un comportamiento distinto de *M. tarapaca* tanto en la construcción de la tela como en la forma del ovisaco; además de su comportamiento colonial (Piel 2001) marcando cierta diferenciación con sus especie hermana.

Es interesante que ambas especies sobreponen su distribución cerca de la Región de Antofagasta (23°S - 70°O), hallándose principalmente en arbustos y vegetación baja (Piel 2001). Entre las plantas más comunes utilizadas por estas especies, pueden citarse el espino (*Acacia caven*), algarrobo (*Prosopis chilensis*), el tamarugo (*Prosopis tamarugo*) y el maqui (*Aristotelia chilensis*). Curiosamente, los registros de *M. galathea* no van más al norte de esta latitud, mientras que los registros de *M. tarapaca* aumentan considerablemente. Este patrón geográfico puede ser atribuible a diferentes tolerancias ambientales que las hacen incapaces de vivir en el mismo lugar (diferenciación de nichos) o por la competencia

por los mismos recursos limitantes (conservadurismo de nicho) (Wiens y Graham 2005; Debandi *et al.* 2012).

En este contexto, el primer objetivo de este trabajo fue determinar la distribución potencial de ambas arañas y determinar sus requerimientos ecológicos. En segundo lugar, se investiga si existe diferenciación de nichos entre ambas especies del género *Metepeira*. Dado que ambas especies son filogenéticamente cercanas, se espera que compartan gran parte de sus requerimientos ecológicos, es decir tengan nichos ecológicos similares (conservadurismo de nicho).

Materiales y Métodos

Registros de ocurrencias. Se utilizaron todos los registros disponibles en Sudamérica de *M. galatheae* y *M. tarapaca*, incluyendo las referencias en la literatura (Piel 2001; Taucare-Ríos y Sielfeld 2013) y nuevas colectas realizadas por el autor durante el año 2015 sumando un total de 66 y 23 puntos de ocurrencia para *M. galatheae* y *M. tarapaca*, respectivamente (Tabla 1).

Datos ambientales. Las variables bioclimáticas se obtuvieron de la base de datos Worldclim (<http://www.worldclim.org>). Esta base de datos incluye un total de 19 variables bioclimáticas que resumen la información sobre temperatura y precipitación (Hijmans *et al.* 2005) con una resolución espacial de 2.5 arco-segundos. Las variables bioclimática fueron: BIO1= temperatura media anual; BIO2= margen diurno medio [media mensual (temperatura máxima-temperatura mínima)]; BIO3= isothermalidad (B2 / B7) (* 100); BIO4= estacionalidad de la temperatura (desviación estándar * 100); BIO5= temperatura máxima en el mes más cálido; BIO6= temperatura mínima en el mes más frío; BIO7= rango anual de temperatura (BIO5-BIO6); BIO8= temperatura media durante el trimestre más húmedo; BIO9= temperatura media durante el trimestre más seco; BIO10= temperatura media durante el trimestre más cálido, y BIO11= temperatura media durante el trimestre más frío; BIO12= precipitación anual; BIO13= precipitación durante el mes más húmedo; BIO14= precipitación durante el mes más seco; BIO15= estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación); BIO16= precipitación durante el trimestre más húmedo; BIO17= precipitación durante el trimestre más seco; BIO18= precipitación durante el trimestre más cálido, y BIO19= precipitación durante el trimestre más frío.

Modelado de nicho. El rango geográfico fue modelado con Maxent Versión 3.3.4 (Phillips *et al.* 2009) que produce resultados que van de 0 a 1, indicando la idoneidad relativa de una celda dada (Hijmans y Graham 2006; Phillips *et al.* 2006). Se asignó el 25% de los puntos de presencia para probar el modelo y el 75% de los datos para entrenar el modelo. La distribución potencial generada por MAXENT fue restringida usando el percentil 10 del umbral de los puntos de presencia usados para el entrenamiento por el programa, el cual indica la probabilidad a la cual el 10% de los puntos de presencia pueden caer fuera del área de predicción del área de distribución potencial. Se seleccionó un modelo promedio de 50 repeticiones (bootstrap). Para regular el exceso de parametrización se utilizó $\beta = 1$ (Phillips y Dudík 2008). Las predicciones resultantes se visualizaron y mapearon importando los archivos ASCII al formato de cuadrícula DIVA-GIS 5.4 (Hijmans *et al.* 2005). Para estimar la contribución relativa de cada variable en el modelo final se utilizó el porcentaje de contribución (PC) y el análisis Jackknife del AUC de las variables ambientales utilizadas para la construcción de los ENMs (Phillips *et al.* 2006). La precisión del modelo se evaluó mediante el cálculo del índice de AUC en Maxent para cada especie. Los valores de AUC superiores a 0,9 indican un poder predictivo muy bueno, valores entre 0,8 y 0,9 indican un buen poder predictivo y valores entre 0,7 y 0,8 indican un poder predictivo útil, pero bajo (Swets 1988). Para cada especie se realizó un análisis preliminar con las 19 variables para determinar las variables de mayor contribución, y luego a partir de esto se generó el modelo final con dichas variables. Además, para los pares de variables que estuvieron altamente correlacionadas, se eligió la variable considerada biológicamente

más significativa (relacionada con el organismo estudiado) además de un criterio de correlación (Debandi *et al.* 2012). A partir de esto se seleccionaron siete variables climáticas para *M. galathea*: BIO1, BIO2, BIO3, BIO9, BIO10, BIO11 y BIO 18. Por otro lado, para *M. tarapaca* se seleccionaron cinco variables: BIO3, BIO4, BIO10, BIO12, y BIO 19.

Similitud de nicho. En primera instancia se extrajeron las variables climáticas de las ocurrencias para ambas especies y se calcularon los valores promedios, realizándose pruebas t de Student para cada variable siguiendo a Canals *et al.* (2016). Las medidas de similitud de nicho se calcularon utilizando ENMTools Versión 1.3 (Warren *et al.* 2008). Se aplicaron dos tipos de mediciones: 1) Amplitud de nicho, donde el valor del índice varía de 0 a 1; valores superiores a 0,6 indican una selección generalista. 2) Prueba de superposición del nicho. Este análisis emplea dos estadísticos para medir la similitud de nichos: la D de Schöener (1968), donde el rango varía entre 0 (modelos de nicho tienen ninguna superposición) a 1 (modelos de nicho idénticos); y la derivada de distancia de Hellinger (Van der Vaart 1998) I, donde los valores van desde 0 (sin solapamiento) a 1 (modelos de nicho idénticos) (Castillo 2015).

Por último, se realizó una prueba de equivalencia del nicho denominada Identity test, este test trabaja bajo la hipótesis nula de que “los modelos producidos para las dos especies son idénticos”, suponiendo que dichas especies son intercambiables en su uso del espacio del nicho, y si se combinaran sus datos para construir nuevos EMNs, estos serían equivalentes (Warren *et al.* 2008). Se generaron 100 pseudoreplicas a modo de obtener una distribución nula con la cual comparar los valores empíricos. La hipótesis nula se rechaza si el valor empírico no se encuentra dentro de la distribución nula del test aplicado (Warren *et al.* 2010).

Resultados

Distribución potencial y contribución de variables. Para ambos modelos surgió un buen nivel de ajuste: AUC= $0,989 \pm 0,002$ para *M. galathea* y de $0,999 \pm 0,002$ para *M. tarapaca*, pero las variables que explican su distribución difieren entre las especies. Las variables de temperatura fueron las de mayor importancia para *M. galathea*, mientras que para *M. tarapaca* fueron principalmente las variables de precipitación (Fig. 1). Para la

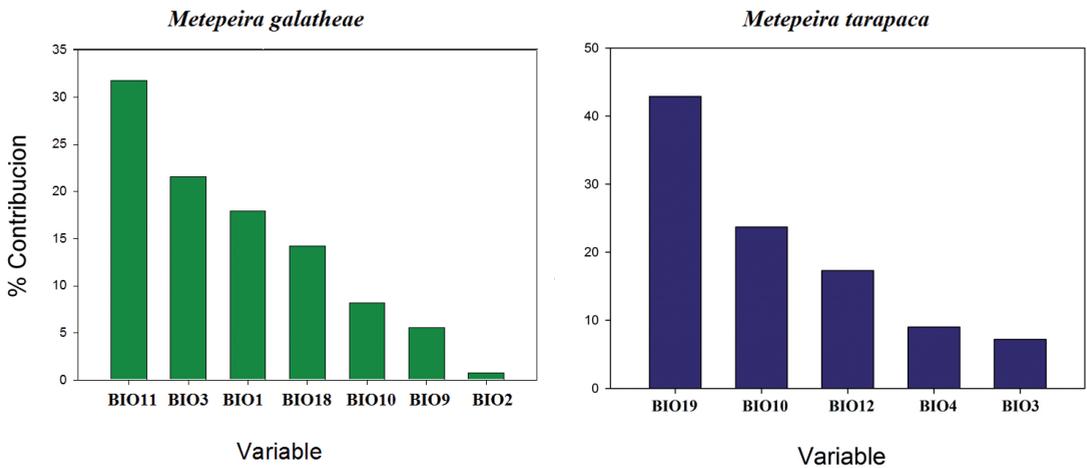
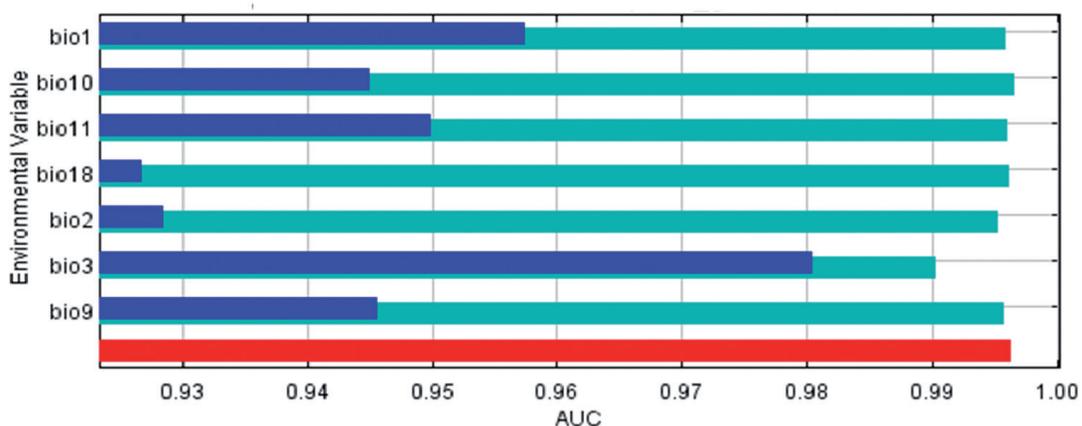


Figura 1. Contribución relativa de las variables ambientales de los modelos de Maxent. Los valores mostrados son los promedios de las 50 repeticiones. BIO1= temperatura media anual; BIO2= margen diurno medio; BIO3= isothermalidad (B2 / B7) (* 100); BIO4= estacionalidad de la temperatura (desviación estándar * 100); B10= temperatura media durante el trimestre más cálido, y BIO11= temperatura media durante el trimestre más frío; BIO12= precipitación anual; BIO18= precipitación durante el trimestre más cálido, y BIO19= precipitación durante el trimestre más frío.

especie *M. galathea* la variable de mayor contribución fue la temperatura media durante el trimestre más frío (BIO11) (30,4%), seguida por la isothermalidad (BIO3) (22,8%), la temperatura media anual (BIO1) (16,8%) y la precipitación durante el trimestre más cálido (BIO18) (14,5%). Para el caso de *M. tarapaca* las variables de mayor contribución fueron la precipitación durante el periodo más frío (BIO19) (42,9%), la temperatura media durante el trimestre más cálido (Bio 10) (23,7%) y la precipitación anual (Bio 12) (17,5 %) (Fig. 1).

El análisis de Jackknife muestra que en general las variables que ponderaron un mayor AUC, son las que contribuyen con un mayor porcentaje a la explicación de cada modelo. Para *M. galathea* la variable más relevante fue BIO3, ya que el modelo sin la variable reduce su AUC y el modelo con sólo esa variable tiene el mayor AUC – respecto a los otros modelos con sólo una variable -, seguida de BIO1. Por otro lado, para *M. tarapaca* tanto BIO19 como BIO4 son igualmente relevantes, seguidas de BIO12. El modelo de *M. galathea* se explica en gran medida por la isothermalidad (BIO3) y la temperatura anual

Jackknife de AUC para *Metepeira galathea*



Jackknife de AUC para *Metepeira tarapaca*

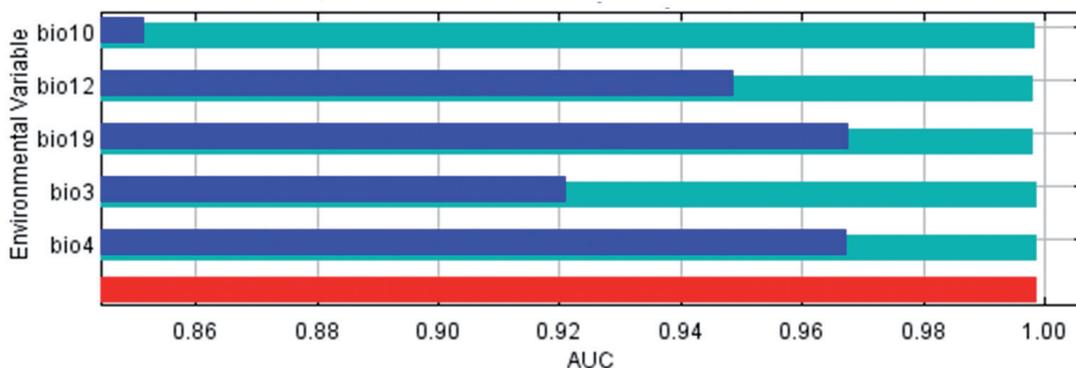
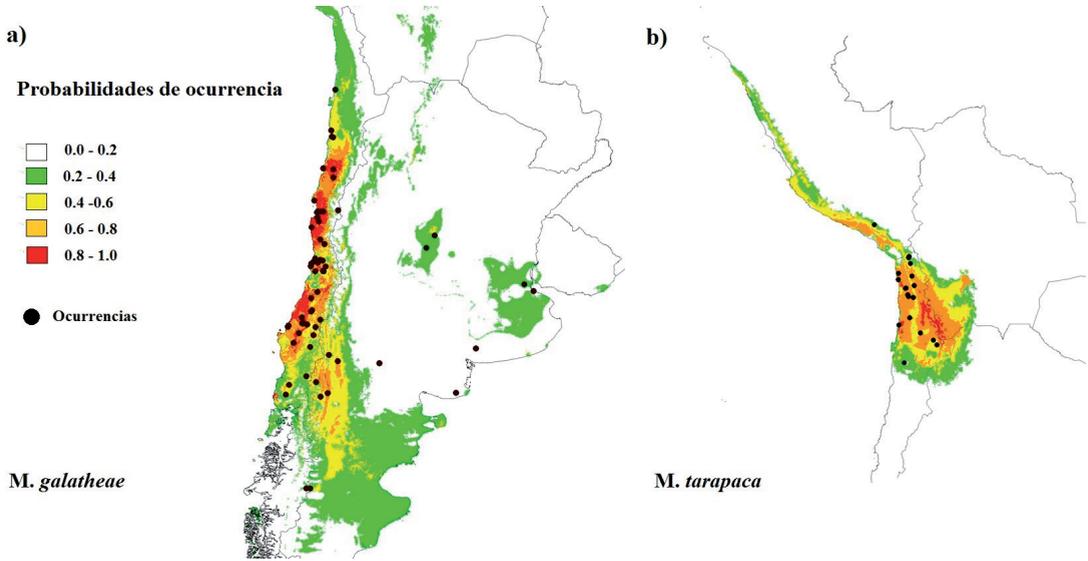


Figura 2. Análisis Jackknife del AUC para las variables ambientales utilizadas en el modelo para cada especie. La barra de color turquesa representa el valor AUC para el modelo omitiendo la variable analizada. La barra de color azul indica el valor del AUC si el modelo utilizara dicha variable de forma aislada, mientras que la línea roja representa el AUC cuando el modelo considera todas las variables. BIO1= temperatura media anual; BIO2= margen diurno medio; BIO3= isothermalidad (B2 / B7) (* 100); BIO4= estacionalidad de la temperatura (desviación estándar * 100); B10= temperatura media durante el trimestre más cálido, y BIO11= temperatura media durante el trimestre más frío; BIO12= precipitación anual; BIO18= precipitación durante el trimestre más cálido, y BIO19= precipitación durante el trimestre más frío.

(BIO1) con un valor de AUC cercanos a 0,98 y 0,96, respectivamente. Para el caso de *M. tarapaca* tanto las variables de temperatura como de precipitaciones resultaron ser relevantes; sin embargo, el mayor valor de AUC fue para la variable de precipitaciones durante el trimestre más frío (BIO19) con un valor cercano a 0,97 (Fig. 2).

El modelo predice la presencia de *M. galatheae* desde el norte de Chile hasta el suroeste de Argentina. El área con mayor idoneidad en Chile (0,8-1,0 y 0,6-0,8) reconocida por el modelo se extiende desde la Región de Coquimbo a la Región de la Araucanía. Se encontró una menor probabilidad de ocurrencia (0,2-0,4) para las regiones de Tarapacá y de Magallanes en ambos extremos de la distribución de la especie; sin embargo, en Argentina el área de mayor idoneidad se encuentra en el sur oeste y disminuye hacia el norte de este país (Fig. 3A). Por otro lado, para *M. tarapaca* el área de mayor idoneidad abarca desde la costa sur del Perú, la pre-cordillera y altiplano del extremo norte de Chile y el suroeste de Bolivia, disminuyendo hacia mayores latitudes (Fig. 3B).



Figuras 3 A-B. Modelos predictivos generados a partir de Maxent: (a) *M. galatheae* y (b) *M. tarapaca*. Valores de probabilidad más altos indican las áreas más adecuadas para el establecimiento de la especie.

Análisis bioclimático y similitud de nicho. La mayoría de las variables que caracterizan los nichos de *M. galatheae* y *M. tarapaca* fueron diferentes, principalmente aquellos relacionados con las precipitaciones (Tabla 2). Por ejemplo, la especie *M. galatheae* habita en sitios con altas precipitaciones anuales (Bio12) ($597,7 \pm 497$ mm), mientras que *M. tarapaca* selecciona hábitats con bajas precipitaciones durante el año ($69,26 \pm 52,52$ mm). Por otro lado, estas dos arañas seleccionan localidades con temperaturas anuales (Bio1) cercanas a los 13°C y altas temperaturas (cercana a los 25°C) durante el verano en el periodo más cálido (Bio5). Ambas especies difieren considerablemente en el margen diurno medio (Bio2), donde *M. tarapaca* está presente en localidades con una mayor oscilación térmica diaria con respecto a su especie hermana (Tabla 2). En cuanto al análisis de nicho, ambas especies resultaron ser generalistas en la selección de hábitats con valores de $B= 0,694$ y $B= 0,843$ para *M. tarapaca* y *M. galatheae*, respectivamente. Sin embargo, mostraron una baja sobreposición de nicho ecológico ($D= 0,103$ y $I= 0,32$). Los resultados del identity test (Tabla 3) muestran que los valores empíricos comparados son bastante menores que los valores obtenidos por el test, y no se encuentran dentro de las distribuciones nulas construidas. Por lo tanto, cómo los valores son estadísticamente diferentes, se rechaza la hipótesis nula de la similitud del nicho.

Tabla 1. Datos de ocurrencia para cada especie bajo estudio.

Especie	Latitud	Longitud	País	Fuente
<i>Metepeira tarapaca</i>	-20,45	-69,61	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira tarapaca</i>	-19,83	-69,3	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira tarapaca</i>	-19,983	-69,7833	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira tarapaca</i>	-18,2	-69,58	Chile	Nuevo registro
<i>Metepeira tarapaca</i>	-18,25	-69,61	Chile	Nuevo registro
<i>Metepeira tarapaca</i>	-21,65	-69,55	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira tarapaca</i>	-23,18	-68,016	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira tarapaca</i>	-22,51	-68,95	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira tarapaca</i>	-18,58	-69,5	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira tarapaca</i>	-20,5	-69,35	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira tarapaca</i>	-22,91	-68,216	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira tarapaca</i>	-19,3	-69,416	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira tarapaca</i>	-19,5	-70,1833	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira tarapaca</i>	-24,18	-69,85	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira tarapaca</i>	-18,1916	-69,59	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira tarapaca</i>	-22,916	-68,21	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira tarapaca</i>	-18,263	-69,601	Chile	Taucare-Ríos y Sielfeld (2013)
<i>Metepeira tarapaca</i>	-20,35	-69,66	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira tarapaca</i>	-20,5	-69,33	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira tarapaca</i>	-19,966	-69,76	Chile	Taucare-Ríos y Sielfeld (2013)
<i>Metepeira tarapaca</i>	-22,06	-70,15	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira tarapaca</i>	-19,15	-70,17	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira tarapaca</i>	-16,398	-71,53	Perú	Piel (2001)
<i>Metepeira galathea</i>	-25,03	-70,48	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galathea</i>	-32,8166	-71,116	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galathea</i>	-46,55	-71,95	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galathea</i>	-46,55	-71,716	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galathea</i>	-25,448	-70,334	Chile	Piel (2001)

<i>Metepeira galatheae</i>	-25,401	-70,412	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-29,246	-71,461	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-22,58244	-70,20237	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-25,033	-70,45	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-38,05	-71,716	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-36,266	-72,216	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-27,85	-70,333	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-27,366	-70,333	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-27,316	-70,933	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-36,7	-71,883	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-36,6	-72,116	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-36,633	-72,2	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-37,333	-71,516	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-36,65	-72,133	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-36,833	-73,05	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-37,216	-72,383	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-36,416	-71,1	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-36,85	-71,4	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-36,759	-73,017	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-29,9	-70,933	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-30,516	-71,2	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-29,833	-70,033	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-30,841	-71,62	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-30,283	-71,266	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-31,6	-71,116	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-31,866	-70,866	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-29,9	-71,25	Chile	Nuevo registro
<i>Metepeira galatheae</i>	-29,954	-71,296	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-29,9	-71,083	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-40,916	-73,166	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-40,316	-72,966	Chile	Piel (2001)

<i>Metepeira galatheae</i>	-39,8	-71,95	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-37,8	-72,716	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-35,85	-71,6	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-35,916	-71,65	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-34,733	-71,283	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-33,5	-71,416	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-33,5	-70,9167	Chile	Nuevo registro
<i>Metepeira galatheae</i>	-33,483	-70,95	Chile	Nuevo registro
<i>Metepeira galatheae</i>	-33,216	-70,783	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-33,5	-71,416	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-35,116	-71,666	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-32,926	-71,508	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-32,883	-71,266	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-32,85	-70,966	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-32,983	-71,25	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-33,192	-71,67	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-33,033	-71,633	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-32,737	-71,40784	Chile	Piel (2001)
<i>Metepeira galatheae</i>	-34,679904	-58,333962	Argentina	GBIF
<i>Metepeira galatheae</i>	-41,034315	-71,096606	Argentina	GBIF
<i>Metepeira galatheae</i>	-40,815987	-70,655332	Argentina	GBIF
<i>Metepeira galatheae</i>	-38,137325	-61,794005	Argentina	GBIF
<i>Metepeira galatheae</i>	-40,798494	-62,983767	Argentina	GBIF
<i>Metepeira galatheae</i>	-38,524881	-70,594399	Argentina	GBIF
<i>Metepeira galatheae</i>	-38,897514	-70,056909	Argentina	GBIF
<i>Metepeira galatheae</i>	-39,022333	-67,569231	Argentina	GBIF
<i>Metepeira galatheae</i>	-40,155819	-71,350746	Argentina	GBIF
<i>Metepeira galatheae</i>	-38,137325	-61,794005	Argentina	GBIF
<i>Metepeira galatheae</i>	-34,278	-58,890168	Argentina	GBIF
<i>Metepeira galatheae</i>	-31,348071	-64,25982	Argentina	GBIF
<i>Metepeira galatheae</i>	-32,098645	-64,759622	Argentina	GBIF

Tabla 2. Valores promedio de las variables bioclimáticas para cada especie en estudio. Las diferencias son significativas con un valor de $p < 0,05$.

Variables	<i>Meteteira galathea</i>	<i>Meteteira tarapaca</i>	t	p-valor
Bio1	13,14	13,89	-0,98	0,329
Bio2	11,95	13,49	2,71	0,008
Bio3	54,58	64,47	-7,29	0,0001
Bio4	375	269	-4,99	0,0001
Bio5	25,4	23,9	-1,88	0,06
Bio6	3,4	3,17	-0,24	0,8
Bio7	22	20,73	1,36	0,17
Bio8	10,42	16,38	-5,16	0,0001
Bio9	16,27	13,47	-2,62	0,01
Bio10	17,85	17	1,1	0,27
Bio11	8,6	10,37	2,04	0,044
Bio12	598	52,5	5,22	0,0001
Bio13	118,3	23,7	-4,94	0,0001
Bio14	11,1	0,043	3,65	0,0001
Bio15	9,14	12,98	2,79	0,006
Bio16	318	45,7	5,06	0,0001
Bio17	41,3	0,087	-3,83	0,0001
Bio18	56,7	43,3	-0,73	0,46
Bio19	284	0,44	-5,55	0,0001

Tabla 3. Prueba de equivalencia de nicho. Los resultados corresponden a la comparación entre los valores observados y los valores de los percentiles 0,01 y 0,05 de la distribución nula.

Valores observados (Niche overlap)		Identity test			
D	I	D		I	
		p = 0,01	p = 0,05	p = 0,01	p = 0,05
0,13	0,31	0,61	0,63	0,84	0,86

Discusión

Por medio de la modelación del nicho ecológico, este estudio logró identificar las variables ambientales que determinan la estructura del nicho de dos especies de arañas filogenéticamente muy emparentadas. El rango de distribución geográfica potencial de *M. galathea* considera gran parte de Chile y el suroeste de Argentina, confirmando su estatus generalista con una gran amplitud de nicho; por otro lado, su especie hermana *M. tarapaca* está restringida al sur del Perú, extremo norte de Chile y parte del suroeste de Bolivia con altos valores de idoneidad de hábitat. Es importante señalar que el modelo de nicho para *M. galathea* muestra que hay discontinuidad de las zonas predichas como potenciales para la especie; de hecho, algunas ocurrencias quedaron fuera de la distribución modelada. Esto podría estar relacionado con problemas en la identificación de la especie, donde existe una alta similitud morfológica con otras especies que co-habitan en estos ambientes (Piel 2001). Finalmente, pese a que son especies altamente emparentadas, existe una alta diferenciación en el nicho ecológico, donde las temperaturas parecen ser más determinante en la distribución de *M. galathea* que en su especie hermana.

La especie *M. tarapaca* es una araña que vive en condiciones desérticas, donde prácticamente no existen precipitaciones y el agua es un factor limitante (Taucare-Ríos y Sielfeld 2013). Las condiciones climáticas en la ecorregión del Desierto de Atacama incluyen pocas o nulas lluvias durante el año, a excepción del denominado invierno boliviano en el periodo estival (Di Castri y Hajek 1976; Luebert y Plissock 2006), lo que es particularmente interesante ya que es en esta época cuando esta especie se reproduce (Piel 2001; Taucare-Ríos y Sielfeld 2013). Por otro lado, *M. galathea* al tener un amplio rango de distribución es capaz de colonizar una amplia diversidad de ambientes y tolerar distintos tipos de climas, por lo que las variables de temperatura resultan especialmente importante para la distribución de esta especie. Resultados similares se han encontrado en otras arañas de amplia distribución, como el caso de *Loxosceles laeta* (Nicolet, 1849) (Canals *et al.* 2016). Así, el modelo final predice la presencia de esta araña en tres ecorregiones de Chile; baja idoneidad en el Desierto de Atacama, alta idoneidad de hábitat en la ecorregión de Matorral Chileno con la presencia de los bosques esclerófilos y baja probabilidad en el Bosque Valdiviano, correspondientes a climas desértico, mediterráneo y oceánico respectivamente (Luebert y Plissock 2006). Los resultados sugieren que el clima mediterráneo sería ideal para esta especie, las temperaturas se mantienen, en promedio, todos los meses por encima de los 13°C, existe variación estacional, hay meses fríos por debajo de los 18°C y otros más cálidos que en verano pueden sobrepasar los 25°C (Luebert y Plissock 2006), los cuales serían adecuados para la reproducción de esta especie.

En ausencia de información detallada acerca de la historia evolutiva y biogeográfica del género *Metepeira*, no se puede explicar con certeza la alta diferenciación y baja sobreposición de nicho ecológico entre ambas especies hermanas, pero se pueden considerar una serie de hipótesis que explicarían patrones similares, por ejemplo: la presencia de barreras naturales, fragmentación del hábitat, exclusión competitiva o la baja capacidad de dispersión de las especies (Debandi *et al.* 2012); sin embargo, esto sería puramente especulativo en ausencia de evidencias más concluyentes. En este contexto, se necesitan futuros estudios que integren filogenias moleculares con la modelación de nicho para determinar la evolución del nicho ecológico en este grupo de arañas neotropicales.

Según Peterson *et al.* (1999), el conservadurismo de los nichos ecológicos refleja la especiación alopátrica, que depende simplemente del aislamiento geográfico. En base a literatura es posible sugerir que la especiación pudo ocurrir inicialmente por el surgimiento de barreras geográficas como el caso de la "Diagonal Árida" y la formación del Desierto de Atacama (Villagrán y Hinojosa 1997), con una diferenciación ecológica posterior al evento de especiación, lo que también se ha sugerido en otros casos (Debandi *et al.* 2012). Por otro lado, la diferenciación del nicho podría ser solo aparente, puesto que a grandes escalas pueden divergir en el nicho climático, pero a escalas menores pueden tener nichos similares, compitiendo por recursos (nicho trófico) o por micro hábitats térmicamente adecuados (nicho térmico) (Kambhampati y Peterson 2007; Debandi *et al.* 2012). Por último, hay que

considerar las restricciones y limitaciones que impone la utilización de Maxent (Guisan *et al.* 2007). El modelado de nicho también puede ser afectada por el número de ocurrencias, la resolución espacial y la selección de las variables; además de las características fisiológicas de las especies que no siempre son conocidas (Guisan *et al.* 2007; Kumar *et al.* 2015).

En conclusión, el modelo predice que el rango de distribución y la amplitud de nicho de *M. galathea* es mayor que en su especie hermana *M. tarapaca*. Las mayores probabilidades de ocurrencia para la primera especie se encontraron en climas de tipo mediterráneo, mientras que en el segundo caso en climas desérticos. Se encontró una alta diferenciación de nicho y una baja sobreposición entre especies, por lo que se rechaza la hipótesis original de conservatismo de nicho ecológico. En definitiva, el patrón encontrado en la distribución de ambas especies puede ser atribuible a diferentes tolerancias ambientales que las hacen incapaces de vivir en el mismo lugar más que a mecanismos de competencia interespecífica; sin embargo, este resultado puede ser solamente un artefacto de la escala estudiada, ya que se desconoce qué es lo que ocurre a micro escala donde la selección de microhábitats puede jugar un rol importante en los patrones geográficos que se observan a macro escala.

Agradecimientos

Agradezco los comentarios y valiosas sugerencias realizadas por el Dr. Miguel Simó de la Universidad de la República, Uruguay. Además, agradezco la lectura crítica del manuscrito por parte de los revisores anónimos. Por último, se agradece a la beca Conicyt N° 21130014 para estudios de Doctorados Nacionales en Chile.

Literatura Citada

- Acosta, L.E. (2008)** Distribution of *Geraecormobius sylvarum* (Opiliones, Gonyleptidae): Range modeling based on bioclimatic variables. *The Journal of Arachnology*, 36: 574-582.
- Andrewartha, H.G. y Birch, L.C. (1954)** *The ecological web: more on the distribution and abundance of animals*. Chicago, University of Chicago Press. 520 pp.
- Castillo, A.G. 2015.** Análisis y comparación del nicho ecológico de los linajes del guanaco (*Lama guanicoe*) en Chile: importancia para su conservación. Tesis de grado para optar al título de Ingeniero en conservación de recursos naturales. 10 pp.
- Canals, M., Taucare-Ríos, A., Brescovit, A.D., Peña-Gomez, F., Bizama, G., Canals, A., Moreno, L. y Bustamante, R. (2016)** Niche modelling of the Chilean recluse spider *Loxosceles laeta* and araneophagic spitting spider *Scytodes globula* and risk for loxoscelism in Chile. *Medical Veterinary and Entomology*, 30(4): 383-391.
- Chesson, P. (2000)** Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 31: 343-366.
- Debandi, G., Corbalán, V., Scolaro, J.A. y Roig-Juñent, S.A. (2012)** Predicting the environmental niche of the genus *Phymaturus*: Are palluma and patagonicus groups ecologically differentiated? *Austral Ecology*, 37(3): 392-400.
- Días, M., Simo, M., Castellano, I. y Brescovit, A. (2011)** Modeling distribution of *Phoneutria bahiensis* (Araneae: Ctenidae): an endemic and threatened spider from Brazil. *Zoologia*, 28(4): 432-439.
- Di Castri, F. y Hajek, E. (1976)** *Bioclimatología de Chile*. Ediciones de la Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile. 107 pp.
- Elith, J. y Leathwick, J.R. (2009)** Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction across Space and Time. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 40: 677-697.
- Graham, C.H., Ferrier, S., Huettman, F., Moritz, C. y Peterson, A.T. (2004)** New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends Ecology and Evolution*, 19: 497-503.
- Graham, C.H. y Hijmans, R. J. (2006)** A comparison of methods for mapping species ranges and species richness. *Global Ecology and Biogeography*, 15: 578-587.
- Guisan, A. y Zimmermann, N.E. (2000)** Predictive habitat distribution model in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.

- Guisan, A. y Thuiller, W. (2005)** Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993-1009.
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., Elith, J., Graham, C.H., Phillips, S. y Peterson, A.T. (2007)** What matters for predicting the occurrences of trees: techniques, data, or species' characteristics? *Ecological Monographs*, 77: 615-630.
- Hijmans, R.J., Guarino, L., Jarvis, A., O'Brien, R., Mathur, P., Bussink, C., Cruz, M., Barrantes, I. y Rojas, E. (2005)** DIVA-GIS, version 5.4.0.1. Online at <http://www.diva-gis.org/> Consultado 7 de Mayo 2017.
- Hijmans, R.J. y Graham, C.H. (2006)** The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology*, 12: 1-10.
- Hutchinson, G.E. (1957)** Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- Hutchinson, G.E. (1959)** Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, 93: 145-159.
- Kambhampati, S. y Peterson, A.T. (2007)** Ecological niche conservation and differentiation in the wood-feeding cockroaches, *Cryptocercus*, in the United States. *Biological Journal of Linnean Society*, 90: 457-466.
- Kearney, M. (2006)** Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos*, 115: 186-191.
- Kearney, M. y Porter, W.P. (2009)** Mechanistic niche modeling: combining physiological and spatial data to predict species' range. *Ecology Letters*, 12: 334-350.
- Kumar, S., LeBrun, E.G., Stohlgren, T.J., Stabach, J.A., McDonald, D.L., Oi, D.H. y LaPolla, J.S. (2015)** Evidence of niche shift and global invasion potential of the Tawny Crazy ant, *Nylanderia fulva*. *Ecology and Evolution*, 5: 4628-4641.
- Luebert, F. y Plissock, P. (2006)** *Sinopsis bioclimática y vegetalional de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago. 316 pp.
- MacArthur, R. (1972)** *Geographical Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Nelson, B.W., Ferreira, C.A.C., Silva, M.F. y Kawasaki, M.L. (1990)** Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature*, 345: 714-716.
- Pearson, R.G., Raxworthy, C.J., Nakamura, M. y Peterson, A.T. (2007)** Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34: 102-117.
- Peterson, A.T., Soberón J. y Sánchez-Cordero, V. (1999)** Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285: 1265-1267.
- Phillips, S.J., y Dudík, M. (2008)** Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31: 161-175.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., y Schapire, R.E. (2006)** Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling*, 190: 231-259.
- Phillips, S.J., Dudík, M. y Schapire, R.E. (2009)** Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.0). Available from url: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/. Consultado 1 de Junio 2017.
- Piel, W. H. (2001)** The systematics of Neotropical orb-weaving spiders in the genus *Metepeira* (Araneae: Araneidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 157: 1-92.
- Raxworthy, C.J., Martinez-Meyer, E., Horning, N., Nussbaum, R.A., Schneider, G.E., Ortega-Huerta, M.A. y Peterson, A.T. (2003)** Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature*, 426: 837-841.
- Rubio, G.D. y Acosta, L.E. (2011)** Geographical distribution of the space-weaving spider, *Chibchea salta*, from northwestern Argentina: New records and bioclimatic modeling. *Journal of Insect Science*, 11: 54.
- Rubio, G.D., Rodríguez, E. y Acosta, L.E. (2010)** Description of the male of *Dubiaranea difficilis* (Araneae: Linyphiidae), with new records and modeling of its potential geographic distribution. *Zootaxa*, 2405: 55-62.
- Schöener, T. (1968)** Anolis lizard of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49: 704-727.
- Samways, M.J. (2005)** *Insect diversity conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Soberón, J. y Peterson, A.T. (2005)** Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2: 1-10.
- Swets, J.A. (1988)** Measurement the accuracy of diagnostic systems. *Science*, 240: 1285-1293.
- Taucare-Ríos, A. y Sielfeld, W. (2013)** Arañas (Arachnida: Araneae) del extremo norte de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*, 62: 7-27.
- Villagrán, C. y Hinojosa, L.F. (1997)** Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70: 241-267.
- Van der Vaart, A. (1998)** A symptotic statistics. Cambridge Unir. Press Cambridge, U.K.
- Warren, D.L., Glor, R.E. y Turelli, M. (2008)** Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62: 2868-2883.
- Warren, D., Glor, R. y Turelli, M. (2010)** ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 33: 607-611.
- Weins, J.J. y Graham, C. (2005)** Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Ecological Systems*, 36: 519-539.
- Woodward, F.I. (1987)** *Climate and plant distribution*. Cambridge, Cambridge, University Press. 190 pp.
- World Spider Catalog (2017)** World Spider Catalog, Version 18.0. Natural History Museum Bern. Online at <http://www.wsc.nmbe.ch/> Consultado 8 de Mayo 2017.