

Integrando mecanismos evolutivos y dinámica de poblaciones de plantas: una perspectiva desde la demografía animal

M. Paniw ^{1,*}

(1) Department of Evolutionary Biology and Environmental Studies, University of Zurich, Winterthurerstrasse 190, CH-8057 Zurich, Switzerland

* Autor de correspondencia: M. Paniw [maria.paniw@ieu.uzh.ch]

> Recibido el 11 de octubre de 2018 - Aceptado el 13 de noviembre de 2018

Paniw, M. 2019. Integrando mecanismos evolutivos y dinámica de poblaciones de plantas: una perspectiva desde la demografía animal. *Ecosistemas* 28(1): 60-68. Doi.: 10.7818/ECOS.1640

La creciente disponibilidad de datos a nivel de individuo a lo largo de su ciclo demográfico ha puesto de manifiesto que los cambios medioambientales afectan a las poblaciones a través de procesos demográficos y evolutivos que actúan de forma simultánea. El estudio de las respuestas de las poblaciones a cambios medioambientales, por tanto, deben integrar principios y mecanismos demográficos y evolutivos en un marco de estudio coherente. Los modelos de proyección integrales (*Integral Projection Models*, IPMs), que relacionan caracteres genéticos y fenotípicos con procesos demográficos a nivel de población, representan una aproximación muy útil para llevar a cabo dicha integración. Sin embargo, existe una injustificada diferencia entre los ecólogos de plantas y de animales a la hora de aplicar IPMs. En este artículo se discute la necesidad de integrar estas dos sub-disciplinas, demográfica y evolutiva, centrándose en cómo la ecología vegetal puede diversificar el conjunto de herramientas que utiliza para investigar las presiones selectivas y las dinámicas eco-evolutivas mediante modelos basados en poblaciones de plantas. En este artículo se da una visión general de los estudios que han aplicado IPMs para abordar cuestiones eco-evolutivas y se propone una agenda de investigación para la ecología vegetal. En un contexto de crisis de extinción de especies y poblaciones, necesitamos urgentemente una mirada holística hacia los numerosos procesos que actúan para garantizar la persistencia de las especies en un contexto de cambio ambiental.

Palabras clave: dinámicas eco-evolutivas; integral projection modelling; heredabilidad; carácter fenotípico

Paniw, M. 2019. Perspectives from animal demography on incorporating evolutionary mechanism into plant population dynamics. *Ecosistemas* 28(1): 60-68. Doi.: 10.7818/ECOS.1640

With a growing number of long-term, individual-based data on natural populations, it has become increasingly evident that environmental change affects populations through complex, simultaneously occurring demographic and evolutionary processes. Analyses of population-level responses to environmental change must therefore integrate demography and evolution into one coherent framework. Integral projection models (IPMs), which can relate genetic and phenotypic traits to demographic and population-level processes, offer a powerful approach for such integration. However, a rather artificial division exists in how plant and animal population ecologists use IPMs. Here, I argue for the integration of the two sub-disciplines, particularly focusing on how plant ecologists can diversify their toolset to investigate selection pressures and eco-evolutionary dynamics in plant population models. I provide an overview of approaches that have applied IPMs for eco-evolutionary studies and discuss a potential future research agenda for plant population ecologists. Given an impending extinction crisis, a holistic look at the interacting processes mediating population persistence under environmental change is urgently needed.

Key words: eco-evolutionary dynamics; integral projection modelling; heritability; phenotypic traits

Introducción

El ambiente afecta a la dinámica de las poblaciones a través de efectos complejos en las tasas demográficas como la supervivencia y la reproducción (Ozgul et al. 2010; Paniw et al. 2018). Estos procesos ecológicos están mediados en último término por las respuestas diferenciales de los fenotipos a los factores ambientales. Los mecanismos evolutivos que subyacen a dichas respuestas pueden, a su vez, estar influidas por procesos ecológicos, creando de esta manera retroalimentaciones eco-evolutivas (Schoener 2011; Johnston et al. 2013; Lowe et al. 2017).

Una vez que hemos admitido que la evolución puede ocurrir rápidamente (Schoener 2011; Ellner 2013), y que las retroalimentaciones eco-evolutivas pueden afectar fuertemente las respuestas de las poblaciones a los cambios medio ambientales, se ha hecho

evidente que un nuevo marco de trabajo es necesario para conectar la variación en los caracteres cuantitativos con la dinámica de las poblaciones (Smallegange y Coulson 2013; Vindenes y Långangen 2015).

Para medir los procesos de retroalimentación entre factores ecológicos (variabilidad ambiental y demografía) y evolutivos (cambios en caracteres estáticos y dinámicos), los ecólogos de poblaciones necesitan: (i) datos a nivel individual de los caracteres de interés; (ii) información sobre los mecanismos de transmisión o herencia de dichos caracteres; (iii) un modelo demográfico que describa las tasas y las transiciones demográficas en función de estos caracteres; (iv) un marco de modelización flexible que cuantifique la dinámica poblacional a partir de un modelo poblacional que integre de forma explícita el ambiente (e.g. clima, perturbaciones, interacciones bióticas) y los factores intrínsecos (e.g. densidad poblacional) (Rees

y Ellner 2016). Los modelos de proyección integrales (*integral projection models*, IPMs) representan precisamente este tipo de marco de modelización (Smallegange y Coulson 2013; Vindenes y Langangen 2015). En su formulación más básica, estos modelos vinculan las funciones de variación continua de los caracteres fenotípicos que cambian a lo largo del tiempo con las tasas demográficas. Los IPMs pueden, de esta forma, proyectar simultáneamente la dinámica de los caracteres y de las poblaciones (Easterling et al. 2000; Coulson et al. 2010; Smallegange y Coulson 2013; Merow et al. 2014a). La relación entre las tasas demográficas y los caracteres de variación continua se expresa típicamente con modelos (generalizados) lineales. Por ejemplo, uno puede definir el tamaño individual (z) como el carácter medido y el tamaño en el tiempo $t + 1$ (z') como una función del tamaño en el tiempo t (z) usando la ecuación de regresión simple:

$$z' = \beta_0 + \beta_1 z + \varepsilon \quad \text{Ec. 1}$$

La característica clave que caracteriza los IPMs radica en (1) su flexibilidad a la hora de incorporar tasas demográficas diferentes a lo largo del tiempo entre estadios demográficos, edades o características ambientales (Ellner y Rees 2006; Rees y Ellner 2009); (2) ser una función de características intrínsecas de las poblaciones, como las retroalimentaciones denso-dependientes (Metcalf et al. 2008) o de interacciones entre especies (Adler et al. 2010, 2012); (3) incluir caracteres fenotípicos estáticos y caracteres genéticos, como el genotipo de un individuo o su peso al nacer, que no cambian con el tiempo (Ellner et al. 2016, cap. 9; Vindenes y Langangen 2015). Las tasas demográficas se incorporan a una distribución de proyección (distribution kernel) $K(z', z)$. Siguiendo el ejemplo anterior, esta distribución describe la probabilidad de que individuos de tamaño z pasen a ser de tamaño z' en una unidad de tiempo discreta (e.g. una estación reproductiva). Una distribución K completa, por tanto, consiste en dos sub-distribuciones:

$$K(z', z) = P(z', z) + F(z', z) \quad \text{Ec. 2}$$

donde $P(z', z)$ describe la probabilidad de supervivencia de un individuo de tamaño z y condicionado a la supervivencia, se desarrolle a tamaño z' , y $F(z', z)$ describe la probabilidad de que un individuo de tamaño z produzca descendencia de tamaño z' (Fig. 1; Tabla 1). Como las dos sub-distribuciones P y F describen dos densidades de distribución continuas de z , se requiere integrarlas para obtener z' en el tiempo $t+1$. Para lograrlo, se aplica la regla del punto medio, que discretiza las distribuciones por rangos de valores de z definidos por los valores menor (lowest, L) y mayor (upper, U) observados. La distribución K se multiplica posteriormente por n , el número de individuos en el rango de tamaños $[z, z+dz]$ para obtener finalmente la distribución z' por tamaños de individuos en el tiempo $t+1$:

$$n(z', t+1) = \int_L^U K(z', z)n(z, t) dz \quad \text{Ec. 3}$$

A parte de la flexibilidad que ofrecen los IPMs, su creciente popularidad se debe a los numerosos tutoriales y la facilidad de análisis disponibles de forma libre y gratuita en la plataforma R (R Core Team 2017; Tabla 1; y en especial Ellner et al. 2016).

A pesar del gran potencial de la aplicación de los IPMs para abordar cuestiones de interés ecológico y relevantes en un contexto de cambio climático, existe una desconexión artificial entre cómo la dinámica de un carácter se estudia en poblaciones de animales y de plantas (Smallegange y Coulson 2013; Ellner et al. 2016). El objetivo principal de este artículo, por tanto, es conectar ambas disciplinas alentándolas a tomar una perspectiva más amplia en la metodología que aplican para avanzar en el estudio de los procesos eco-evolutivos de las dinámicas de poblaciones. De una forma más

precisa, me dirijo a los ecólogos de plantas para que presten más atención a la ecología animal, que ofrece nuevas vías para abordar aspectos importantes de las respuestas de las poblaciones a los cambios medioambientales.

El estudio de las consecuencias vs. de los procesos de las dinámicas eco-evolutivas con IPMs

Puntos finales evolutivos

En la aplicación de modelos de poblaciones estructurados, incluidos IPMs, han surgido dos aproximaciones principales para investigar dinámicas de retroalimentación eco-evolutivas como consecuencia del cambio ambiental: la valoración de las consecuencias evolutivas que resultan de dichos cambios, o estrategias evolutivas estables (EEE), y el seguimiento de los cambios dinámicos de la distribución del carácter de interés a medida que el entorno cambia (Fig. 2). En poblaciones de plantas, las aplicaciones eco-evolutivas de los IPMs se han centrado principalmente en EEE (Geritz et al. 1998; Hendry 2016; Govaert et al. 2018). El objetivo fundamental ha sido encontrar los valores de los caracteres fenotípicos de interés que maximizan la eficacia biológica (*fitness*) a largo plazo y que confieran a la población de estudio una baja susceptibilidad a la presencia de mutantes, particularmente respecto a la reproducción (e.g., evolución de la reproducción retardada, estrategias de reproducción diversificadas) (Hesse et al. 2008; Metcalf et al. 2008; Gremer y Venable 2014; véase Childs et al. 2011 para un buen ejemplo en ecología animal). Como las asunciones sobre las bases genéticas de la herencia de dichos caracteres son relativamente simples (Toprak et al. 2011; Becks et al. 2012), los IPMs han permitido a los investigadores incorporar relaciones complejas entre caracteres y tasas demográficas al estimar EEE, incluyendo dinámicas de retroalimentación denso-dependientes (Ellner et al. 2016). Por ejemplo, Metcalf et al. (2008) usaron IPMs para medir las alternativas de historia de vida en términos de floración en los cardos *Carlina vulgaris* y *Carduus nutans*; además determinaron que se pueden establecer predicciones precisas sobre dichas alternativas a partir de datos empíricos obtenidos a largo plazo a nivel individual. Los IPMs que incorporan EEE normalmente asumen que el parámetro de un modelo que describe una tasa demográfica o transición, por ejemplo β_0 en Ec. 1, también puede aplicarse al genotipo de un individuo (Fig. 2a). El fenotipo observable que corresponde a un genotipo es por tanto una medida de un carácter continuo z (Rees y Ellner 2016). Tanto el carácter (z) como el genotipo (x) se pueden integrar en un IPMs expandiendo la Ec. 3, y asumiendo una herencia perfecta del genotipo parental en la descendencia:

$$n(z', x, t+1) = \int_L^U K(z', z, x)n(z, x, t) dz \quad \text{Ec. 4}$$

Si la forma de herencia es incompleta, una distribución de la forma de herencia $M(x|x^P)$ que describa la distribución de genotipo x entre la descendencia, dados los genotipos de los parentales (P), deben integrarse en la función de distribución K (Fig. 1).

Dinámicas eco-evolutivas

El enfoque sobre los puntos finales evolutivos no nos informa sobre los cambios concurrentes de fenotipo y condiciones ambientales en un contexto de cambio global. Para una ciencia del cambio global dichas dinámicas eco-evolutivas son de una gran importancia ya que un número creciente de trabajos han mostrado que los cambios evolutivos pueden ocurrir rápidamente por cambios en las presiones de selección (Jump y Penuelas 2005; Hoffmann y Sgrò 2011; Schoener 2011; Bonnet et al. 2017). Por ejemplo, en el experimento a largo plazo de Park Grass en Rothamsted (UK), la adición experimental de minerales al suelo ha resultado en adaptaciones de la especie perenne *Anthoxanthum odoratum* a fósforo limitado, incluso con flujo génico entre los tratamientos (Snaydon y Davies 1982; Silvertown et al. 2005). De la misma forma,

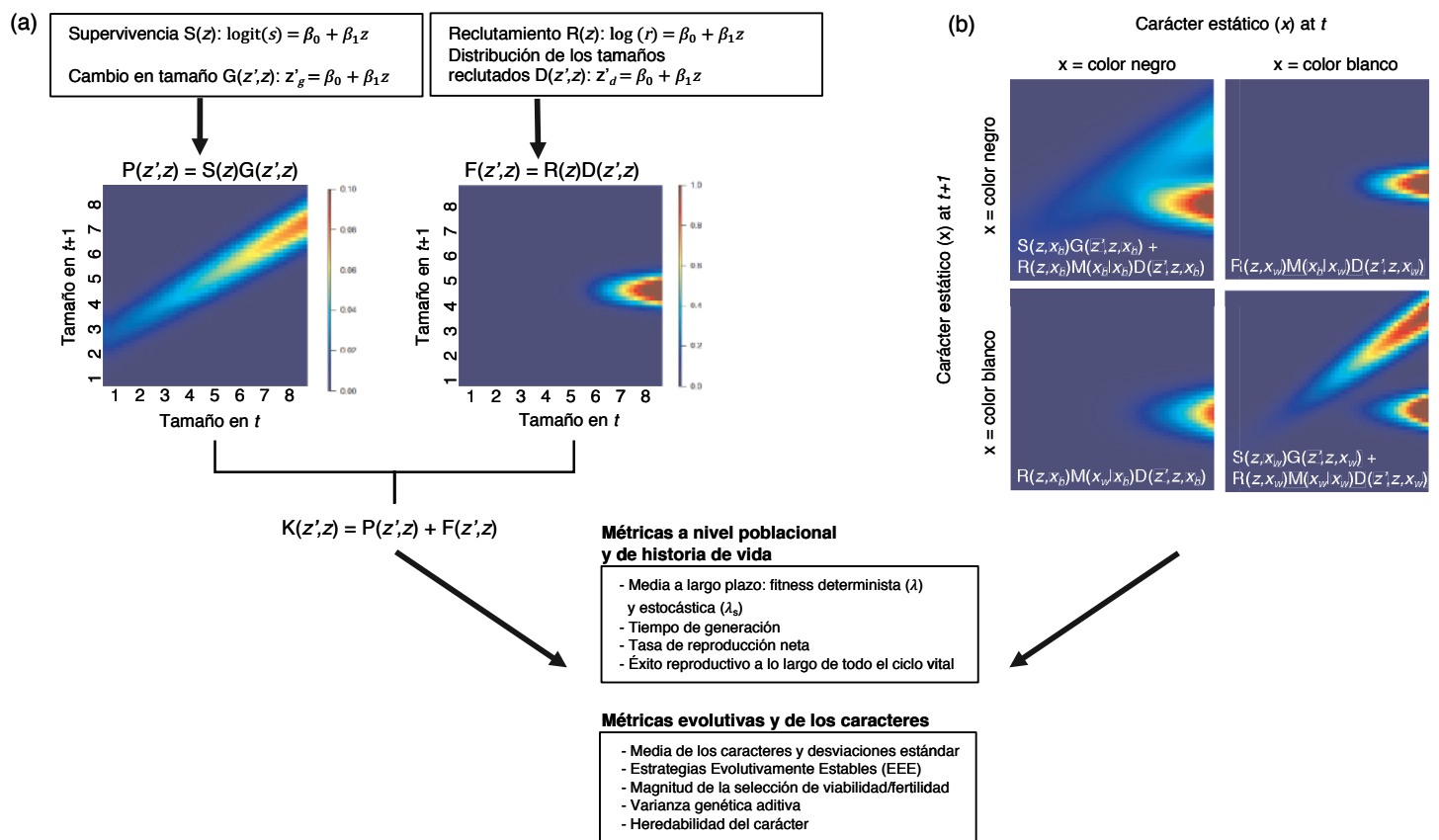


Figura 1. Ejemplo de construcción y resultado de la aplicación de los modelos de integrales de proyección (IPMs) para análisis eco-evolutivos. Un IPM simple (a) consiste en tasas demográficas que describen la supervivencia, cambios en caracteres (e.g. tamaño), reproducción/reclutamiento, y la descendencia generada que se pueden cuantificar como funciones continuas dependientes de un carácter fenotípico z , por medio de modelos (generalizados) lineales integrados en distribuciones IPM discretizados, que describen la probabilidad de que un individuo en la categoría z del carácter fenotípico transite a la categoría z' . La aproximación matricial de los modelos IPMs discretizados se pueden usar para calcular las métricas a nivel de población y si se establece el modo de herencia del carácter z' de la descendencia desde el carácter z de los parentales, también se pueden obtener las métricas evolutivas. En un IPM que integre un carácter genético estático (por ejemplo, color de la piel o tamaño al nacer) además de un fenotipo continuo (b), se pueden ajustar diferentes distribuciones a cada genotipo y la herencia genética M se puede expresar en términos de genotipo ($x_b | x_w$).

Figure 1. Example of the construction and output of integral projection models (IPMs) for eco-evolutionary dynamics. In a simple IPM (a), demographic rates describing survival, changes in traits (e.g., size), reproduction/recruitment, and offspring development can be assessed as functions of a continuous (phenotypic) trait z , via simple (generalized) linear models and integrated into discretized IPM projection kernels, which describe the probability of an individual in the z -trait class to transition to the z' -trait class. Matrix approximation of the discretized IPMs can be used to calculate population-level metrics, and if inheritance of z' -trait offspring by z -trait parents is established, evolutionary metrics can also be obtained. In an IPM integrating a static genetic trait x (e.g., fur color or size at birth) in addition to a continuous phenotype (b), different kernels can be fit for each genotype, and genetic inheritance M can be expressed in terms of genotype e.g., ($x_b | x_w$).

Tabla 1. Resumen de algunas de las aplicaciones de los modelos integrales de proyección (IPMs) para los cuales están disponibles códigos de R.
Table 1. A non-exhaustive summary of applications of integral projection models (IPMs) for which detailed R scripts are available.

Aplicación	Descripción	Referencia
IPMs básicos	Construcción e implementación de IPMs básicos con descripciones detalladas de las tasas demográficas y procedimiento diagnósticos para valorar los ajustes de los IPMs.	Easterling et al. 2000; Metcalf et al. 2013; Merow et al. 2014a; Rees et al. 2014
IPMs avanzados	Construcción e implementación de IPMs que incluyen covariables en los modelos de tasas demográficas, como edad, estadio, denso-dependencia, o factores medioambientales.	Ellner y Rees 2006; Coulson 2012; Teller et al. 2016
IPMs con variación temporal	Teoría detallada y análisis de IPMs con variación temporal, incluyendo análisis retrospectivos y prospectivos de los análisis de la perturbación.	Ellner et al. 2016; Paniw et al. 2017a, 2017b
Dinámicas eco-evolutivas	Una aproximación de selección y dinámica de caracteres basadas en los resultados generados por los IPMs	Rees y Ellner 2016
Heterogeneidad individual	Aproximaciones para incorporar diferencias individuales en las IPMs y calcular varios parámetros de historias de vida.	Vindenes y Langangen 2015
Estocasticidad demográfica y ambiental	Derivación de la varianza demográfica y medioambiental del crecimiento poblacional en función de una variable continua.	Vindenes et al. 2011
Modelización de la distribución de especies	Integración de los resultados de los con los modelos de idoneidad de hábitat	Merow et al. 2014b

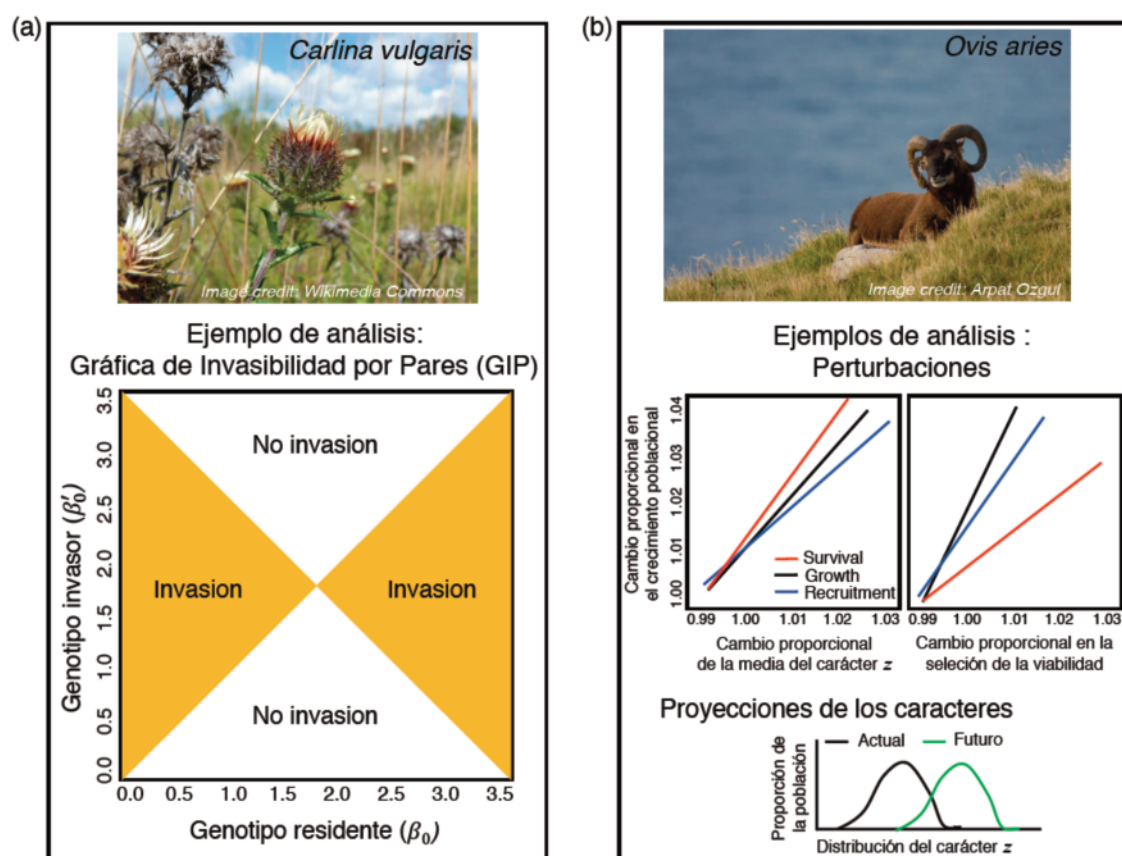


Figura 2. Ejemplos de análisis eco-evolutivos que usan modelos de proyecciones integrales (IPMs). Para muchas especies de plantas (a) por ejemplo el cardo monocárpico *Carlina vulgaris*, los análisis se centran en encontrar estrategias evolutivamente estables (EEE), es decir, los valores del parámetro (β_0) en las regresiones de las tasas demográficas que incluyen IPMs (ec. 1), para los cuales la población no puede ser invadida por genotipos mutantes. Otros ejemplos de IPMs eco-evolutivos (b), usados ampliamente en ecología animal (por ejemplo, los estudios con la oveja de Soay *Ovis aries*) donde se registran las distribuciones de los caracteres fenotípicos (z) a lo largo del tiempo y en los que se usan análisis de perturbación para diseccionar la contribución relativa de los procesos ecológicos y evolutivos a la dinámica de poblaciones.

Figure 2. Examples of eco-evolutionary analyses using integral projection models (IPMs). For many plant species (a), e.g., the monocarpic thistle *Carlina vulgaris*, analyses focus on finding evolutionary stable strategies, i.e., values of a parameter (β_0) in the demographic-rate regressions included in IPMs (eq. 1), which cannot be invaded. Other eco-evolutionary IPMs (b), used largely in animal (e.g., the Soay sheep *Ovis aries*) population studies, track distributions of phenotypic traits (z) through time and use perturbation analyses to disentangle contributions of ecological and evolutionary processes to population dynamics.

Ezard et al. (2009) han encontrado que la variabilidad en el peso al nacer (fenotipo) contribuye significativamente a la variación observada de la tasa de crecimiento poblacional de cinco especies de ungulados que experimentan varios niveles de variación ambiental. Por tanto, con el fin de evaluar los mecanismos que subyacen a los cambios en las historias de vida en las poblaciones como respuesta al cambio global, se deben registrar a lo largo del tiempo los cambios fenotípicos, e idealmente también los genotípicos (Ozgul et al. 2009; Coulson et al. 2010, 2011; Smallegange y Coulson 2013; Vindenes et al. 2014).

Los estudios que investigan las distribuciones dinámicas de los caracteres se han llevado a cabo sobre todo en poblaciones animales (Vindenes y Langangen 2015). En ellos, el tamaño corporal o su peso, y no tanto los parámetros de regresión, β (ec. 1), son los caracteres individuales de interés para abordar cuestiones conjuntas de evolución y demografía (Fig. 2b; Coulson et al. 2010). Apoyándose en enfoques de genética cuantitativa, los IPMs se pueden usar para inferir caracteres y métricas evolutivas, como efectos maternos, selección diferencial, o heredabilidad (Fig. 1b). Así por ejemplo, la ecuación de Price (1970) se ha integrado en el marco conceptual de los IPM en numerosos estudios para descomponer cambios en la media y en la varianza de un carácter fenotípico respecto a sus componentes de viabilidad, desarrollo y selección reproductiva (Fig. 2b; Coulson y Tuljapurkar 2008; Coulson et al. 2010; Ozgul et al. 2010). Esta descomposición en diferentes componentes se consigue normalmente con análisis de perturbación de los parámetros de las funciones de las tasas demográficas (Coulson et al. 2010; Ellner et al. 2016).

Medición de la herencia

Los IPMs eco-evolutivos se basan en evaluaciones de parentesco explícitas a nivel individual obtenidas a partir de observaciones o de análisis de *pedigree* (e.g., Leclaire et al. 2013; Bonnet et al. 2017). Esto permite una investigación directa de la estructura de la herencia de los caracteres. Sin embargo, con algunas excepciones (Hanski y Saccheri 2006; Santure et al. 2013), conocemos poco sobre el parentesco individual y la estructura genética que subyace a la dinámica de la variación de los caracteres en plantas. Esto es en parte debido al hecho de que el apareamiento y el seguimiento de la descendencia es más difícil (Nyquist y Baker 1991). Sin embargo, recientes avances en estudios de plantas muestran que no debería haber en principio grandes obstáculos para lograr estimas complejas de heredabilidad. Cada vez son más frecuentes los análisis de *pedigree* y el uso de marcadores moleculares hipervariables basados en DNA para estimar los componentes genéticos de la variación de un carácter (Etterson y Shaw 2001; Holland et al. 2003; Jump et al. 2008). Por ejemplo, Lloret y García (2016) detallaron protocolos de genotipado para estimar la relación de parentesco entre individuos de sabinas (*Juniperus phoenicea*). Este tipo de estudios serán de gran importancia para los modelos poblacionales que abordan cuestiones sobre la respuesta de las plantas al cambio climático.

Aplicaciones futuras de dinámicas eco-evolutivas en demografía de plantas

En un contexto de cambio climático los cambios en la composición genotípica y fenotípica de una población pueden mejorar la eficacia biológica de la población (plasticidad adaptativa), la cual en último término determina la persistencia de las poblaciones (Paniw et al. 2019; Coulson et al. 2017). Por ejemplo, Coulson et al. (2011) midieron simultáneamente cambios en los caracteres genéticos (genotipos que determinan el color de piel), tamaño corporal (fenotipos) y tasas demográficas de lobos en diferentes condiciones ambientales. Los autores observaron que cambios en los valores medios de factores medioambientales, pero no su varianza, daban lugar a cambios significativos en las dinámicas eco-evolutivas de las poblaciones de lobos. Esta relativa insensibilidad a la variación ambiental puede estar relacionada con las características de historia de vida de los lobos, que son especies de larga vida con una

demografía compleja, la cual amortiguaría la variabilidad ambiental (Morris et al. 2008). Otros tipos de historia de vida, como la de los suricatas del Kalahari con un ciclo de vida corto y que viven en ambientes impredecibles, exhiben cambios considerables en la distribución de sus caracteres fenotípicos y en la dinámica poblacional ante una variabilidad climática creciente (Paniw et al. 2019). Este tipo de análisis de historias de vida basados en los caracteres están siendo cada vez más relevantes para desentrañar los mecanismos que permitirían la persistencia de las poblaciones en el futuro (Paniw et al. 2017a; Paniw et al. 2018).

Como en las poblaciones animales, los cambios medioambientales a nivel global están afectando a las poblaciones de plantas (Thuiller et al. 2005; Kelly y Goulden 2008; Maestre et al. 2012). Para persistir, las plantas deben adaptarse a las nuevas condiciones ambientales o migrar (Aitken et al. 2008). Cada vez más estudios han demostrado el papel de diferentes mecanismos, incluyendo la adaptación y la plasticidad fenotípica, en la estabilización de poblaciones y comunidades de plantas y que evitan su extinción (Nicotra et al. 2010; Lloret et al. 2012). Por ejemplo, Jump et al. (2008) descubrieron que la adaptación rápida con base genética en respuesta al incremento de la intensidad de la sequía en el arbusto mediterráneo *Fumana thymifolia* incrementaría las probabilidades de la población de persistir. Repuestas evolutivas rápidas al cambio medioambiental pueden ser particularmente importantes para la biología de la conservación porque pueden inducir un rescate genético mediante el cual las poblaciones se adaptan a las nuevas condiciones y amortigüen el colapso de las poblaciones (Ellner 2013).

Como en las poblaciones animales, entender la dinámica de los caracteres en las poblaciones de plantas es clave para dilucidar las dinámicas eco-evolutivas. Por ejemplo, el tamaño de la planta se sabe que es un determinante de las tasas demográficas y de la dinámica poblacional en diferentes ecosistemas (Salguero-Gómez et al. 2012; Paniw et al. 2017a; Quintana-Ascencio et al. 2018). Estos estudios han demostrado cambios potenciales en la distribución de los tamaños asociados a cambios en las presiones selectivas en un contexto de cambio medioambiental, con consecuencias importantes para la gestión y la conservación (Paniw et al. 2017a). La única forma de tener un conocimiento completo de las dinámicas eco-evolutivas es incorporar la dinámica de los caracteres en los procesos poblacionales (Reed et al. 2013). Por tanto, sorprende el escaso uso de los IPMs en la biología de la conservación de plantas y hasta la fecha no existen trabajos con modelos que integren dinámicas de los caracteres y retro-alimentaciones eco-evolutivas.

Para comenzar, no se requieren modelos genéticos complejos para trabajar con caracteres de plantas, como el tamaño, para informar sobre el manejo potencial de las poblaciones. Cambios en la distribución de los caracteres fenotípicos (Fig. 2b) se pueden utilizar para mejorar nuestras predicciones en base a señales tempranas que avisan de un colapso de la población (Clements y Ozgul 2016; Clements et al. 2017). Se ha explorado muy poco en qué medida los cambios en los caracteres son buenos predictores del colapso de una población de plantas, a pesar de que supone una nueva vía de investigación interesante y novedosa (Clements y Ozgul 2018). Finalmente, la herencia de los caracteres debe ser cuantificada para medir las dinámicas eco-evolutivas. Una vez que se consigue este objetivo, son posibles nuevas aproximaciones de investigación basadas en IPMs eco-evolutivos.

Dinámicas de retro-alimentación denso-dependientes

Las retro-alimentaciones denso-dependientes son importantes para describir correctamente la variación de los procesos demográficos y las dinámicas de poblaciones (Ellner et al. 2016). En este contexto, se ha reconocido que la fuerza de la denso-dependencia puede mediar el efecto de las presiones de selección sobre los fenotipos (Lowe et al. 2017). Por ejemplo, Reeds et al. (2013) demostraron que un desajuste entre la fenología de la disponibilidad de alimento y la fecha de la puesta de huevos de una población de carboneros comunes (*Parus major*) crea una presión selectiva

hacia una reproducción temprana. En este caso, una mayor mortalidad de pollos tras la eclosión se compensó con una mayor probabilidad de supervivencia de los individuos que estaban sometidos a una menor densidad-dependencia negativa. Este tipo de efectos de compensación juegan un papel importante en la naturaleza y su estudio requiere la integración de dinámicas eco-evolutivas en los modelos poblacionales (Lowe et al. 2017). Muchos estudios de demografía evolutiva de plantas interesados en EEE han reconocido que la evolución de las historias de vida se predice deficientemente cuando se ignoran las respuestas denso-dependientes (Metcalf et al. 2008; Gremer y Venable 2014). Los cambios en la densidad de población o en la densidad de ciertos estadios del ciclo de vida pueden cambiar la distribución de un carácter cuantitativo denso-dependiente, y de esa forma, alterar las tasas de crecimiento poblacional (e.g., Sæther y Engen 2015; Travis et al. 2015). Sin embargo, la denso-dependencia es difícil de cuantificar en poblaciones naturales y, en plantas, tiene un fuerte componente de competencia interespecífica (Adler et al. 2010, 2012). Los IPMs con especies de plantas normalmente omiten las respuestas de retro-alimentación denso-dependientes y de competencia. Las consecuencias de dichas omisiones requieren una mayor investigación pues han sido ignoradas hasta la fecha (a excepción de Adler et al. 2010).

Dispersión

Otro aspecto clave de la dinámica de las plantas frecuentemente ignorado tanto en poblaciones de animales como de plantas es su capacidad de dispersión. Los patrones de migración afectan fuertemente a los caracteres fenotípicos y a las tasas demográficas y podrían jugar un papel importante en la evolución de las dinámicas evolutivas (e.g., Maag et al. 2018). Es cada vez más reconocido que la dispersión no es un proceso aleatorio, sino que ciertos genotipos y fenotipos tienen mayor probabilidad de migrar que otros (Edelaar y Bolnick 2012; Ozgul et al. 2014; Deere et al. 2017). Por ejemplo, los individuos dispersores de las poblaciones de algunas especies de mariposas son aquellos que portan genotipos con mayor capacidad de volar (Hanski 2011). Igualmente, en plantas de desiertos, las semillas con ciertos genotipos promueven la dispersión a corta distancia y esto puede crear presiones selectivas que favorezcan las interacciones de facilitación en ambientes con una aridez creciente (Kéfi et al. 2008). Sin embargo, los IPMs espacialmente explícitos son muy escasos (Merow et al. 2014b) y faltan estudios que incorporen además los mecanismos eco-evolutivos.

Heterogeneidad de los individuos

El énfasis sobre un único carácter fenotípico, normalmente el tamaño corporal, en los modelos de IPMs eco-evolutivos ha recibido algunas críticas porque las funciones de crecimiento (o la transmisión del carácter) de los IPMs (G en la Fig. 1) no tienen en cuenta los fenotipos individuales a lo largo de la vida y, por tanto, no consideran la acumulación de las diferencias fenotípicas a lo largo de la vida de los individuos (Chevin 2015; Janeiro et al. 2017). Si la herencia es, además, medida como una correlación entre el tamaño corporal de la descendencia y de los parentales, cualquier efecto genético se confunde con un efecto ontogénico porque los parentales mayores y de más edad tendrán mayor descendencia que los jóvenes, independientemente de su peso corporal al nacer (Vindenes y Langangen 2015). Esto puede llevar a estimas erróneas de la herencia, particularmente en organismos de crecimiento indeterminado (de Valpine et al. 2014). Sin embargo, la teoría y las aplicaciones de los IPM se sigue aplicando, por ejemplo para incorporar modelos cuantitativos genéticos de herencia, que permiten una mejor aproximación de las dinámicas evolutivas (Childs et al. 2016; Coulson et al. 2017).

Una evidente expansión del marco conceptual de los IPM eco-evolutivos es la incorporación de la estructura de edades de las poblaciones (Coulson y Tuljapurkar 2008; Coulson et al. 2010). En estos modelos, la heredabilidad de un carácter, como la distribución de los tamaños al nacer, se debe estimar cada año (Chevin 2015); pero incluso cuando hacemos esto, no se consideran las diferen-

cias explícitas entre individuos (Vindenes y Langangen 2015). Una aproximación más completa implica, por tanto, la inclusión de caracteres estáticos que representen la heterogeneidad individual en los IPMs (Fig. 1b) (Coulson et al. 2011; Vindenes et al. 2012, 2016; Vindenes y Langangen 2015). Dichos caracteres no cambian a lo largo de la vida de un individuo, por ejemplo, tamaño al nacer, sexo, o genotipo (Vindenes y Langangen 2015). Esta idea expande la formulación de los IPMs (Fig. 1b): (a) creando una distribución conjunta de las funciones del tamaño de los individuos reclutados (D) y de la herencia (M), y (b) incorporando una función delta Dirac en la distribución P: $\delta(x' - x)$. Esta última función permite mantener el carácter estático x constante para cada individuo a lo largo de toda su vida (Vindenes y Langangen 2015).

Extrapolación de aproximaciones experimentales a la dinámica de poblaciones

En general, la respuestas evolutivas al cambio global es difícil de estimar basándose únicamente en estudios observacionales de campo porque requerimos cuantificar no sólo el potencial evolutivo de las normas de reacción al factor ambiental, por ejemplo temperatura, sino también las respuestas a dichos factores de los caracteres genéticos continuos y de fenotipos (Coulson et al. 2011; Ellner et al. 2016). Sin embargo, es posible investigar dichas relaciones en condiciones controladas de laboratorio o en experimentos de campo (Benton et al. 2007; Collins 2013). No obstante, es difícil detectar la velocidad de las dinámicas de retro-alimentación eco-evolutivas en estudios experimentales (Ellner 2013). De hecho, hay estudios que han testado experimentalmente adaptaciones de las plantas a un cambio ambiental rápido (Jump y Penuelas 2005; Jump et al. 2008). Sin embargo, la incorporación de datos experimentales a nivel de población es escasa, incluso en modelos IPMs (con excepción de Olsen et al. 2016). Esta situación es sorprendente pero no deja de representar un desafío para la investigación sobre las respuestas al cambio global ya que cada vez está más reconocido que los efectos negativos del cambio global en la tasas demográficas se pueden amortiguar a través de dinámicas de compensación y retro-alimentación (Doak y Morris 2010; Lloret et al. 2012; Vilellas et al. 2015).

Investigación de las presiones de selección

Antes de que las medidas de heredabilidad estuvieran disponibles, los IPMs eran una herramienta adecuada para investigar las presiones de selección sobre los caracteres (Rees y Ellner 2009). Los trabajos seminales del equipo de Tuljapurkar (Tuljapurkar et al. 2003; Haridas y Tuljapurkar 2005; Horvitz et al. 2010) sentaron las bases para medir la presión selectiva en modelos poblacionales estructurados en entornos variables temporalmente. Estas medidas se basan en análisis de perturbación prospectivos de las tasas demográficas (i.e., sensibilidades absolutas o relativas de las tasas de crecimiento estocástico). Esta aproximación se ha aplicado con éxito, por ejemplo, en el arbusto de sotobosque *Ardisia escallonioides* o en el ciervo europeo *Cervus elaphus*, para testar la dirección de selección en las estimas medias de las tasas demográficas y la selección en la plasticidad de dichas tasas demográficas (Tuljapurkar et al. 2003; Haridas et al. 2009). Los resultados de los análisis empíricos de las presiones selectivas indican una compensación entre responder mediante cambios en las tasas demográficas (típica de especies de larga vida) y otros caracteres plásticos (más común en especies de vida-corta o especies adaptadas a perturbaciones) (Haridas y Tuljapurkar 2005; Morris et al. 2008). Este marco conceptual se ha expandido hasta los IPMs, lo cual permite una evaluación directa basada en los caracteres y en las presiones de selección (Rees y Ellner 2009). Los análisis empíricos han mostrado, por ejemplo, que la plasticidad en el tamaño no está favorecida en el cardo *Carlina vulgaris* (Rees y Ellner 2009), mientras que en el sub-arbusto carnívoro mediterráneo *Drosophyllum lusitanicum* una mayor variabilidad en el tamaño de las plántulas puede beneficiarlas bajo un régimen con cierto nivel de perturbación (Paniw et al. 2017a). Si las presiones selectivas se traducen en cambios ge-

néticos se podría testar experimentalmente, como se ha hecho en el estudio de la dinámica del banco de semillas en *D. lusitanicum* (Gómez-González et al. 2018). La investigación de las presiones de selección antes o simultáneamente a cambios genéticos es una cuestión vital para la investigación sobre los efectos del cambio global (Vindenes et al. 2014) y debería encontrar más aplicaciones empíricas, además de las aquí presentadas.

Conclusiones

En casi todos los ecosistemas, los cambios antrópicos están amenazando las poblaciones naturales. Las respuestas de las poblaciones a estas amenazas son complejas y pueden incluir adaptaciones a las nuevas condiciones. A la hora de proyectar futuras dinámicas poblacionales, la investigación sobre el cambio global debe, por tanto, usar un marco flexible que desentrañe las contribuciones relativas de los procesos ecológicos (i.e., respuestas demográficas a los cambios medio ambientales) y mecanismos adaptativos (cambios en la distribución de los caracteres fenotípicos y genotípicos) a dichas dinámicas. Este artículo detalla cómo los modelos de proyección integrales (IPMs) pueden funcionar como herramienta versátil en este sentido. Pero fundamentalmente, se exponen los beneficios que aportaría a los ecólogos de plantas el uso de esta herramienta, que es ampliamente aplicada en ecología animal, para abordar cuestiones fundamentales sobre cómo responden las poblaciones al cambio global.

Agradecimientos

Agradezco a C. García sus comentarios constructivos.

Referencias

- Adler, P.B., Ellner, S.P., Levine, J.M. 2010. Coexistence of perennial plants: an embarrassment of niches. *Ecology Letters* 172, 1019-1029.
- Adler, P.B., Dalglish, H.J., Ellner, S.P. 2012. Forecasting plant community impacts of climate variability and change: when do competitive interactions matter? *Journal of Ecology* 100, 478-487.
- Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T., Curtis-McLane, S. 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1, 95-111.
- Becks, L., Ellner, S.P., Jones, L.E., Hairston, N.G. Jr. 2012. The functional genomics of an eco-evolutionary feedback loop: linking gene expression, trait evolution, and community dynamics. *Ecology Letters* 15, 492-501.
- Benton, T.G., Solan, M., Travis, J.M.J., Sait, S.M. 2007. Microcosm experiments can inform global ecological problems. *Trends in Ecology y Evolution* 22, 516-521.
- Bonnet, T., Wandeler, P., Camenisch, G., Postma, E. 2017. Bigger is fitter? Quantitative genetic decomposition of selection reveals an adaptive evolutionary decline of body mass in a wild rodent population. *PLoS Biology* 15, e1002592.
- Chevin, L.-M. 2015. Evolution of adult size depends on genetic variance in growth trajectories: a comment on analyses of evolutionary dynamics using integral projection models. *Methods in Ecology y Evolution* 6, 981-986.
- Childs, D.Z., Coulson, T.N., Pemberton, J.M., Clutton-Brock, T.H., Rees, M. 2011. Predicting trait values and measuring selection in complex life histories: reproductive allocation decisions in Soay sheep. *Ecology Letters* 14, 985-992.
- Childs, D.Z., Sheldon, B.C., Rees, M. 2016. The evolution of labile traits in sex- and age-structured populations. *Journal of Animal Ecology* 85, 329-342.
- Clements, C.F., Ozgul, A. 2016. Including trait-based early warning signals helps predict population collapse. *Nature Communications* 7, 10984.
- Clements, C.F., Ozgul, A. 2018. Indicators of transitions in biological systems. *Ecology Letters* 21, 905-919.
- Clements, C.F., Blanchard, J.L., Nash, K.L., Hindell, M.A., Ozgul, A. 2017. Body size shifts and early warning signals precede the historic collapse of whale stocks. *Nature Ecology y Evolution* 1, 188.
- Collins, S. 2013. New model systems for experimental evolution. *Evolution* 67, 1847-1848.
- Coulson, T. 2012. Integral projections models, their construction and use in posing hypotheses in ecology. *Oikos* 121, 1337-1350.
- Coulson, T., Tuljapurkar, S. 2008. The dynamics of a quantitative trait in an age-structured population living in a variable environment. *American Naturalist* 172, 599-612.
- Coulson, T., Tuljapurkar, S., Childs, D.Z. 2010. Using evolutionary demography to link life history theory, quantitative genetics and population ecology. *Journal of Animal Ecology* 79, 1226-1240.
- Coulson, T., MacNulty, D.R., Stahler, D.R., vonHoldt, B., Wayne, R.K., Smith, D.W. 2011. Modeling effects of environmental change on wolf population dynamics, trait evolution, and life history. *Science* 334, 1275-1278.
- Coulson, T., Kendall, B.E., Barthold, J., Plard, F., Schindler, S., Ozgul, A., Gaillard, J.-M. 2017. Modeling adaptive and nonadaptive responses of populations to environmental change. *American Naturalist* 190(3), 313-336.
- de Valpine, P., Scranton, K., Knap, J., Ram, K., Mills, N.J. 2014. The importance of individual developmental variation in stage-structured population models. *Ecology Letters* 17, 1026-1038.
- Deere, J.A., Coulson, T., Cubaynes, S., Smallegange, I.M. 2017. Unsuccessful dispersal affects life history characteristics of natal populations: the role of dispersal related variation in vital rates. *Ecological Modelling* 366, 37-47.
- Doak, D.F., Morris, W.F. 2010. Demographic compensation and tipping points in climate-induced range shifts. *Nature* 467, 959-962.
- Easterling, M.R., Ellner, S.P., Dixon, P.M. 2000. Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology* 81, 694-708.
- Edelaar, P., Bolnick, D.I. 2012. Non-random gene flow: an underappreciated force in evolution and ecology. *Trends in Ecology y Evolution* 27, 659-665.
- Ellner, S.P. 2013. Rapid evolution: from genes to communities, and back again? *Functional Ecology* 27, 1087-1099.
- Ellner, S.P., Rees, M. 2006. Integral projection models for species with complex demography. *American Naturalist* 167, 410-428.
- Ellner, S.P., Childs, D.Z., Rees, M. 2016. *Data-driven Modelling of Structured Populations: A Practical Guide to the Integral Projection Model*. Springer International Publishing, New York, NY, Estados Unidos, 329 pp.
- Etterson, J.R., Shaw, R.G. 2001. Constraint to adaptive evolution in response to global warming. *Science* 294, 151-154.
- Ezard, T.H.G., Côté, S.D., Pelletier, F. 2009. Eco-evolutionary dynamics: disentangling phenotypic, environmental and population fluctuations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 364, 1491-1498.
- Geritz, S.A.H., Kisdi, E., Meszé, N.A.G., Metz, J.A.J. 1998. Evolutionarily singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree. *Evolutionary Ecology* 12, 35-57.
- Gómez-González, S., Paniw, M., Antunes, K., Ojeda, F. 2018. Heat shock and plant leachates regulate seed germination of the endangered carnivorous plant *Drosera rotundifolia*. *Web Ecology* 18, 7-13.
- Govaert, L., Fronhofer, E.A., Lion, S., Eizaguirre, C., Bonte, D., Egas, M., et al. 2018. Eco-evolutionary feedbacks - theoretical models and perspectives. *arXiv:1806.07633 [q-bio.PE]*.
- Gremer, J.R., Venable, D.L. 2014. Bet hedging in desert winter annual plants: optimal germination strategies in a variable environment. *Ecology Letters* 17, 380-387.
- Hanski, I.A. 2011. Eco-evolutionary spatial dynamics in the Glanville fritillary butterfly. *PNAS* 108, 14397-14404.
- Hanski, I., Saccheri, I. 2006. Molecular-level variation affects population growth in a butterfly metapopulation. *PLoS Biology* 4, e129.
- Haridas, C.V., Tuljapurkar, S. 2005. Elasticities in variable environments: properties and implications. *American Naturalist* 166, 481-495.
- Haridas, C.V., Tuljapurkar, S., Coulson, T. 2009. Estimating stochastic elasticities directly from longitudinal data. *Ecology Letters* 12, 806-812.
- Hendry, A.P. 2016. *Eco-evolutionary Dynamics*. Princeton University Press, Princeton, NJ, Estados Unidos 416 pp.
- Hesse, E., Rees, M., Müller-Schärer, H. 2008. Life-history variation in contrasting habitats: flowering decisions in a clonal perennial herb (*Veratrum album*). *American Naturalist* 172, 196-213.
- Hoffmann, A.A., Sgrò, C.M. 2011. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* 470, 479-485.

- Holland, J.B., Nyquist, W.E., Cervantes-Martínez, C.T. 2003. Estimating and interpreting heritability for plant breeding: an update. *Plant Breeding Reviews* 22, 9–112.
- Horvitz, C.C., Coulson, T., Tuljapurkar, S., Schemske, D.W. 2010. A new way to integrate selection when both demography and selection gradients vary over time. *International Journal of Plant Sciences* 171, 945–959.
- Janeiro, M.J., Coltman, D.W., Festa-Bianchet, M., Pelletier, F., Morrissey, M.B. 2017. Towards robust evolutionary inference with integral projection models. *Journal of Evolutionary Biology* 30, 270–288.
- Johnston, S.E., Gratten, J., Berenos, C., Pilkington, J.G., Clutton-Brock, T.H., Pemberton, J.M., Slate, J. 2013. Life history trade-offs at a single locus maintain sexually selected genetic variation. *Nature* 502, 93–95.
- Jump, A.S., Penuelas, J. 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* 8, 1010–1020.
- Jump, A.S., Peñuelas, J., Rico, L., Ramallo, E., Estiarte, M., Martínez-Izquierdo, J.A., Lloret, F. 2008. Simulated climate change provokes rapid genetic change in the Mediterranean shrub *Fumana thymifolia*. *Global Change Biology* 14, 637–643.
- Kéfi, S., van Baalen, M., Rietkerk, M., Loreau, M. 2008. Evolution of local facilitation in arid ecosystems. *American Naturalist* 172, E1–17.
- Kelly, A.E., Goulden, M.L. 2008. Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *PNAS* 105, 11823–11826.
- Leclaire, S., Nielsen, J.F., Sharp, S.P., Clutton-Brock, T.H. 2013. Mating strategies in dominant meerkats: evidence for extra-pair paternity in relation to genetic relatedness between pair mates. *Journal of Evolutionary Biology* 26, 1499–1507.
- Lloret, F., García C. 2016. Inbreeding and neighbouring vegetation drive drought-induced die-off within juniper populations. *Functional Ecology* 30, 1696–1704.
- Lloret, F., Escudero, A., Iriondo, J.M., Martínez-Vilalta, J., Valladares, F. 2012. Extreme climatic events and vegetation: the role of stabilizing processes. *Global Change Biology* 18, 797–805.
- Lowe, W.H., Kovach, R.P., Allendorf, F.W. 2017. Population genetics and demography unite ecology and evolution. *Trends in Ecology y Evolution* 32, 141–152.
- Maag, N., Cozzi, G., Clutton-Brock, T., Ozgul, A. 2018. Density-dependent dispersal strategies in a cooperative breeder. *Ecology* 1932–1941.
- Maestre, F.T., Salguero-Gómez, R., Quero, J.L. 2012. It is getting hotter in here: determining and projecting the impacts of global environmental change on drylands. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 367, 3062–3075.
- Merow, C., Dahlgren, J.P., Metcalf, C.J.E., Childs, D.Z., Evans, M.E.K., Jongejans, E., Record, S., et al. 2014a. Advancing population ecology with integral projection models: a practical guide. *Methods in Ecology y Evolution* 5, 99–110.
- Merow, C., Latimer, A.M., Wilson, A.M., McMahon, S.M., Rebelo, A.G., Silander, J.A. Jr. 2014b. On using integral projection models to generate demographically driven predictions of species' distributions: development and validation using sparse data. *Ecography* 37, 1167–1183.
- Metcalf, C.J.E., Rose, K.E., Childs, D.Z., Sheppard, A.W., Grubb, P.J., Rees, M. 2008. Evolution of flowering decisions in a stochastic, density-dependent environment. *PNAS* 105, 10466–10470.
- Metcalf, C.J.E., McMahon, S.M., Salguero-Gómez, R., Jongejans, E. 2013. IPMPack : an R package for integral projection models (ed Rees M.). *Methods in Ecology y Evolution* 4, 195–200.
- Morris, W.F., Pfister, C.A., Tuljapurkar, S., Haridas, C.V., Boggs, C.L., Boyce, M.S., et al. 2008. Longevity can buffer plant and animal populations against changing climatic variability. *Ecology* 89, 19–25.
- Nicotra, A.B., Atkin, O.K., Bonser, S.P., Davidson, A.M., Finnegan, E.J., Mathesius, U., et al. 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Sciences* 15, 684–692.
- Nyquist, W.E., Baker, R.J. 1991. Estimation of heritability and prediction of selection response in plant populations. *Critical Reviews in Plant Sciences* 10, 235–322.
- Olsen, S.L., Töpper, J.P., Skarpaas, O., Vandvik, V., Klanderud, K. 2016. From facilitation to competition: temperature-driven shift in dominant plant interactions affects population dynamics in seminatural grasslands. *Global Change Biology* 22, 1915–1926.
- Ozgul, A., Tuljapurkar, S., Benton, T.G., Pemberton, J.M., Clutton-Brock, T.H., Coulson, T. 2009. The dynamics of phenotypic change and the shrinking sheep of St. Kilda. *Science* 325, 464–467.
- Ozgul, A., Childs, D.Z., Oli, M.K., Armitage, K.B., Blumstein, D.T. 2010. Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change. *Nature* 466, 482–485.
- Ozgul, A., Bateman, A.W., English, S., Coulson, T., Clutton-Brock, T.H. 2014. Linking body mass and group dynamics in an obligate cooperative breeder. *Journal of Animal Ecology* 83, 1357–1366.
- Paniw, M., Maag, N., Cozzi, G., Clutton-Brock, T., Ozgul, A. 2019. Life-history responses to seasonal changes in extreme environments.
- Paniw, M., Ozgul, A., Salguero-Gómez R. 2018. Interactive life-history traits predict sensitivity of plants and animals to temporal autocorrelation. *Ecology Letters* 21(2), 275–286.
- Paniw, M., Quintana-Ascencio, P.F., Ojeda, F., Salguero-Gómez, R. 2017a. Interacting livestock and fire may both threaten and increase viability of a fire-adapted Mediterranean carnivorous plant. *Journal of Applied Ecology* 54, 1884–1894.
- Paniw, M., Quintana-Ascencio, P.F., Ojeda, F., Salguero-Gómez, R. 2017b. Accounting for uncertainty in dormant life stages in stochastic demographic models. *Oikos* 126, 900–909.
- Price, G.R. 1970. Selection and covariance. *Nature*, 227, 520–521.
- Quintana-Ascencio, P.F., Koontz, S.M., Smith, S.A., Sclater, V.L., David, A.S., Menges, E.S. 2018. Predicting landscape-level distribution and abundance: Integrating demography, fire, elevation and landscape habitat configuration. *Journal of Ecology* 2018;1-14.
- R Core Team 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <https://www.R-project.org/>.
- Reed, T.E., Grøtan, V., Jenouvrier, S., Sæther, B.-E., Visser, M.E. 2013. Population growth in a wild bird is buffered against phenological mismatch. *Science* 340, 488–491.
- Rees, M., Ellner, S.P. 2009. Integral projection models for populations in temporally varying environments. *Ecological Monographs* 79, 575–594.
- Rees, M., Ellner, S.P. 2016. Evolving integral projection models: evolutionary demography meets eco-evolutionary dynamics. *Methods in Ecology y Evolution* 7, 157–170.
- Rees, M., Childs, D.Z., Ellner, S.P. 2014. Building integral projection models: a user's guide. *Journal of Animal Ecology* 83, 528–545.
- Sæther, B.-E., Engen, S. 2015. The concept of fitness in fluctuating environments. *Trends in Ecology y Evolution* 30, 273–281.
- Salguero-Gómez, R., Siewert, W., Casper, B.B., Tielbörger, K. 2012. A demographic approach to study effects of climate change in desert plants. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 367, 3100–3114.
- Santure, A.W., De Cauwer, I., Robinson, M.R., Poissant, J., Sheldon, B.C., Slate, J. 2013. Genomic dissection of variation in clutch size and egg mass in a wild great tit (*Parus major*) population. *Molecular Ecology* 22, 3949–3962.
- Schoener, T.W. 2011. The newest synthesis: understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics. *Science* 331, 426–429.
- Silvertown, J., Servaes, C., Biss, P., Macleod, D. 2005. Reinforcement of reproductive isolation between adjacent populations in the Park Grass Experiment. *Heredity* 95, 198–205.
- Smallegange, I.M., Coulson, T. 2013. Towards a general, population-level understanding of eco-evolutionary change. *Trends in Ecology y Evolution* 28, 143–148.
- Snaydon, R.W., Davies, T.M. 1982. Rapid divergence of plant populations in response to recent changes on soil conditions. *Evolution* 36, 289–297.
- Teller, B.J., Adler, P.B., Edwards, C.B., Hooker, G., Ellner, S.P. 2016. Linking demography with drivers: climate and competition. *Methods in Ecology y Evolution* 7, 171–183.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M.B., Sykes, M.T., Prentice, I.C. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *PNAS* 102, 8245–8250.
- Toprak, E., Veres, A., Michel, J.-B., Chait, R., Hartl, D.L., Kishony, R. 2011. Evolutionary paths to antibiotic resistance under dynamically sustained drug selection. *Nature Genetics* 44, 101–105.
- Travis, J., Leips, J., Helen Rodd, F. 2015. Evolution in population parameters: density-dependent selection or density-dependent fitness? *American Naturalist* 181, S9–S20.

- Tuljapurkar, S., Horvitz, C.C., Pascarella, J.B. 2003. The many growth rates and elasticities of populations in random environments. *American Naturalist* 162, 489–502.
- Villellas, J., Doak, D.F., García, M.B., Morris, W.F. 2015. Demographic compensation among populations: what is it, how does it arise and what are its implications? *Ecology Letters* 18, 1139–1152.
- Vindenes, Y., Langangen, Ø. 2015. Individual heterogeneity in life histories and eco-evolutionary dynamics. *Ecology Letters* 18, 417–432.
- Vindenes, Y., Engen, S., Saether, B.-E. 2011. Integral projection models for finite populations in a stochastic environment. *Ecology* 92, 1146–1156.
- Vindenes, Y., Sæther, B.-E., Engen, S. 2012. Effects of demographic structure on key properties of stochastic density-independent population dynamics. *Theoretical Population Biology* 82, 253–263.
- Vindenes, Y., Edeline, E., Ohlberger, J., Langangen, O., Winfield, I.J., Stenseth, N.C., Vøllestad, L.A. 2014. Effects of climate change on trait-based dynamics of a top predator in freshwater ecosystems. *American Naturalist* 183, 243–256.
- Vindenes, Y., Langangen, Ø., Winfield, I.J., Vøllestad, L.A. 2016. Fitness consequences of early life conditions and maternal size effects in a freshwater top predator. *Journal of Animal Ecology* 85, 692–704.