

COMPETENCIA INTRAESPECÍFICA.

Para analizar la manera en que las características individuales, como edad, fecundidad y supervivencia, influyen sobre la dinámica poblacional (así como vimos en las tablas de vida que el patrón de fecundidad y supervivencia por edad determinan la tasa de reemplazo básica), se debe considerar también el efecto que se ejercen los individuos entre sí. Las características individuales de fecundidad y supervivencia son afectadas por la disponibilidad de recursos, y el uso de recursos por parte de un individuo generalmente no es independiente del uso que hacen otros individuos.

Consideremos una población de lobos marinos en el puerto de Mar del Plata: los machos forman harenes de varias hembras con las cuales se reproducen. El macho que atrae varias hembras va a tener descendientes y por lo tanto contribuir a las generaciones siguientes. En la población va haber machos que tienen harenes y otros, generalmente juveniles, que no. Cuando los juveniles lleguen a la edad reproductiva, van a intentar obtener hembras con quienes reproducirse. Y pelearán con los machos que ya tienen harenes formados. Cuántos más machos haya, más intensa será la competencia. No sólo correrán el riesgo de morir o lastimarse, sino que gastarán energías y tiempo, que dejan de poder ocupar en alimentarse y en reproducirse.

Por otro lado, los lobos marinos necesitan comer, cuando aumenta el número de individuos la disponibilidad de alimento adecuado disminuye, por lo que disminuirá la tasa de desarrollo, la posibilidad de reproducción y la probabilidad de supervivencia.

La interacción entre individuos de una misma especie, que conduce a una disminución en la disponibilidad de recursos debido a su uso compartido cuando se encuentra en cantidades limitantes, y afecta la probabilidad de supervivencia y reproducción, se denomina competencia intraespecífica.

Características de la competencia intraespecífica:

- El efecto último de la competencia intraespecífica es disminuir la contribución de los individuos a la siguiente generación, a través de la disminución en la fecundidad y la supervivencia. Los efectos próximos pueden ser una disminución en la tasa de crecimiento, en la biomasa individual, la mayor exposición a depredadores o mayor susceptibilidad a enfermedades.
- El recurso por el cual se produce la competencia debe ser escaso.
- La competencia puede ser de dos tipos: por Explotación o por Interferencia. En el primer caso su efecto se debe a la disminución de los recursos disponibles para un individuo debido a su consumo por parte de otro individuo, aún cuando no haya interacción directa. En el segundo caso los individuos se interfieren directamente, por ejemplo pelean por la obtención del alimento o de un territorio (como los lobos marinos machos).
- La competencia implica reciprocidad (ambos competidores se ven afectados), aunque no necesariamente es totalmente simétrica (uno de los dos puede ser más afectado que el otro).

- La competencia puede aumentar la eficacia de los competidores fuertes, es decir, su contribución proporcional a la generación siguiente.
- El efecto de la competencia es mayor cuanto mayor es la densidad. Es decir, es un proceso denso dependiente.

Competencia no jerarquizada (anárquica) y jerarquizada (de torneo o regulada).

Las relaciones de competencia pueden darse de formas variadas y por lo tanto tener distintas consecuencias sobre la cantidad y calidad de los individuos, pero hay dos formas extremas descritas por Nicholson (1964): no jerarquizada y jerarquizada.

En la competencia no jerarquizada su efecto no se hace sentir hasta que las densidades pasan cierto umbral, a partir del cual son afectados todos los individuos de la población por igual (Figura 1a). En la competencia jerarquizada también puede existir un valor umbral, pero es más pequeño, y a partir de ahí el efecto de la competencia se expresa sólo en una fracción de los individuos de la población (Figura 1b), es decir hay un grupo de individuos que obtienen la cantidad de recursos para sobrevivir y reproducirse y otro grupo que muere.

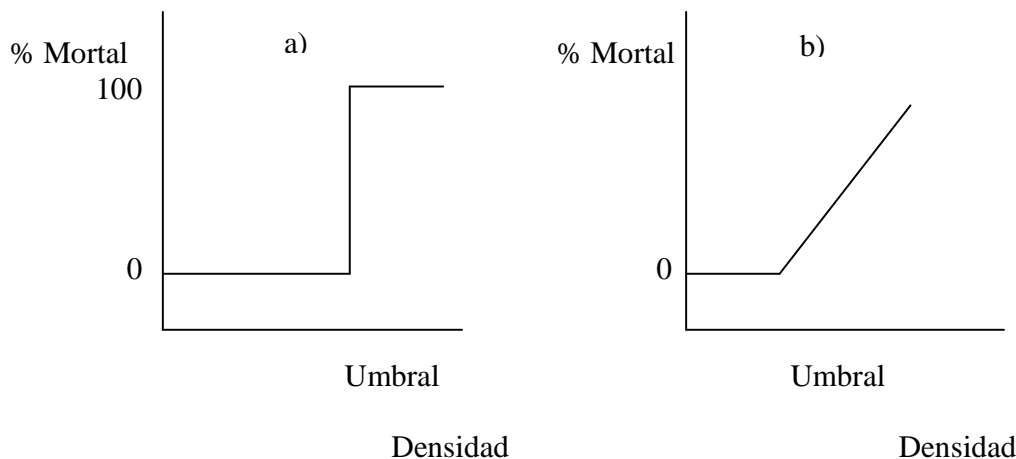


Figura 1: Variación de la mortalidad según la densidad para la competencia No jerarquizada (a) y Jerarquizada (b).

Competencia por explotación y por interferencia.: en el caso de la competencia por explotación los efectos del incremento del número de individuos se da sólo por el uso común de recursos, con una disminución de lo disponible para cada individuo a medida que aumenta la densidad (aunque los recursos se renueven y su cantidad sea constante). No es necesario que los individuos interactúen directamente, sino que lo hacen a través de compartir recursos. En otros casos hay contactos directos entre los individuos que comparten recursos, por ejemplo, un león puede abatir una presa y luego tener que defenderla de hienas y chacales, o las aves que crían defienden territorios impidiendo que otras parejas nidifiquen cerca. En este caso se habla de competencia por interferencia. Cuando hay interferencia el resultado puede ser más que proporcional a la densidad, ya que un territorio puede contener más recursos que los que llegan a utilizar los individuos que lo

defienden. En general, el tamaño de los territorios puede ser más chico si los recursos son abundantes que cuando los recursos son escasos (suponiendo que están distribuidos al azar).

Otros efectos de la competencia intraespecífica

La competencia no afecta sólo el número de individuos, sino su desarrollo y tamaño. Esto a su vez se traduce en menor supervivencia y/ o reproducción. La biomasa total es regulada en forma más ajustada que los números, por lo que las poblaciones más densas están formadas por organismos más pequeños. Debido al efecto de la competencia intraespecífica, aumentando la densidad de siembra en plantas no se puede incrementar indefinidamente el incremento de biomasa o producción total (Figura 2). Esto se tiene en cuenta cuando se fijan las distancias a que se siembran distintos cultivos, por ejemplo el trigo, que es de menor porte que el maíz, se siembra con mayor densidad. Por otro lado, una disminución del número de individuos (por ejemplo, por herbivoría) puede conducir al crecimiento compensatorio por parte de los individuos sobrevivientes. Cuando la competencia es asimétrica, algunos individuos se apoderan de una mayor proporción de los recursos que otros, por lo que la distribución de tamaños de la población puede ser bimodal.

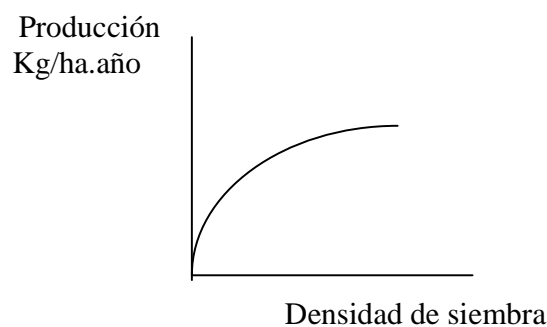


Figura 2: Variación de la producción (incremento de biomasa por hectárea y año) según la densidad de siembra. Puede observarse que llega un momento en que un incremento en la densidad de siembra no se traduce en una mayor producción porque la competencia intraespecífica frena el crecimiento de las plantas.

Características de los procesos denso- dependientes.

Los procesos denso dependientes son aquéllos cuya **tasa** (número de eventos/tiempo* individuo) cambia según la densidad poblacional. En muchas poblaciones, los números de nacimientos y muertes cambian con la densidad poblacional, pero un aumento en el número de muertos o una disminución de los nacimientos con un aumento de la densidad, sin un cambio en la proporción respecto al total de individuos de la población, no implica un proceso denso- dependiente (Figura 3 a y b), lo que debe aumentar es la proporción de muertos o nacidos respecto a la población total (Figura 3 c y d).

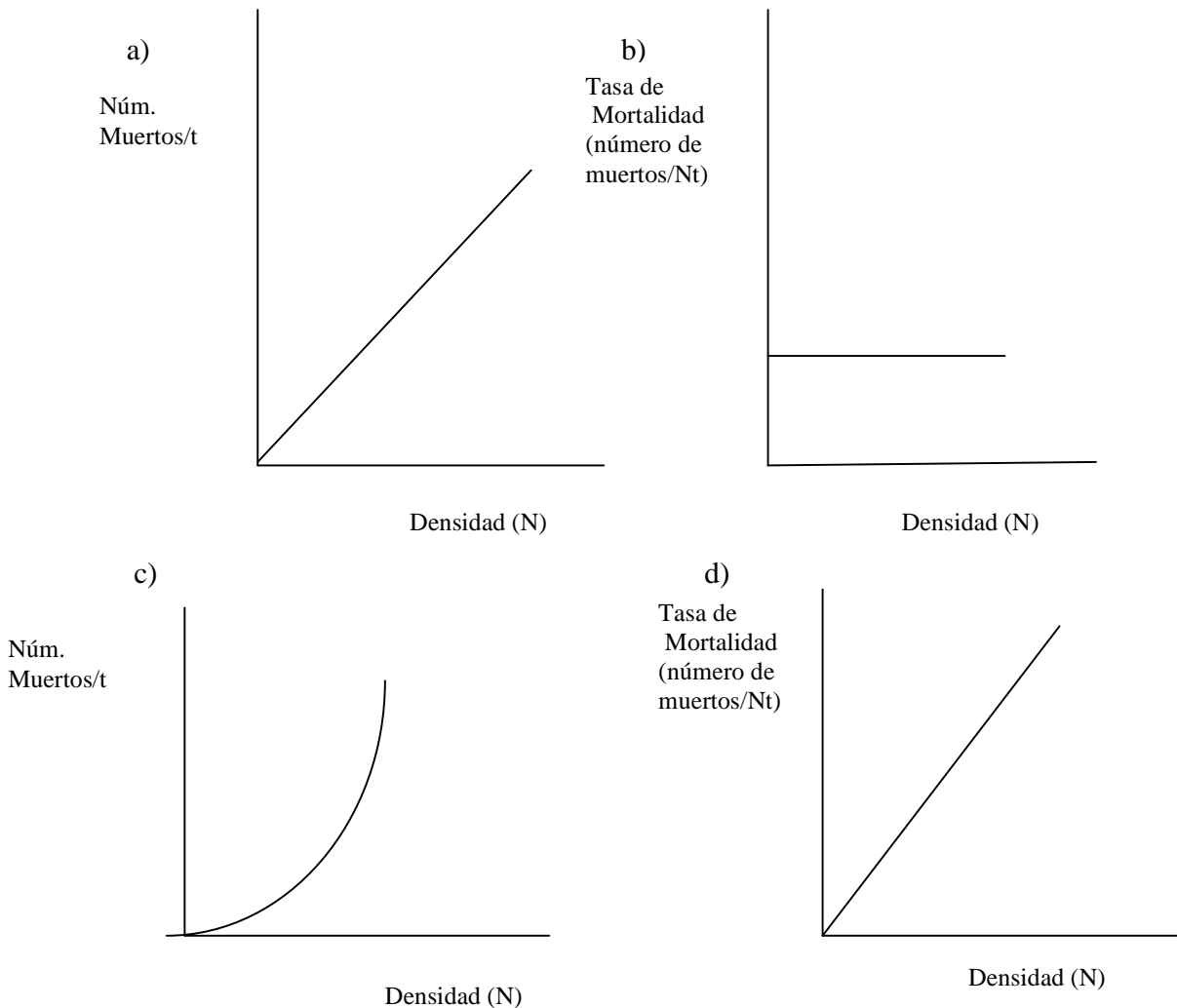


Figura 3: Variación del número de muertos (a) y de la tasa de mortalidad (b) en forma densoindependiente (la proporción de individuos de la población que mueren por unidad de tiempo es constante independientemente del tamaño poblacional) y variación del número de muertos (c) y de la tasa de mortalidad (d) cuando hay denso dependencia.

La competencia intraespecífica es un proceso típicamente denso-dependiente, pero no es el único (la competencia interespecífica y la depredación, la herbivoría y el parasitismo también pueden serlo).

Denso-dependencia y regulación poblacional.

La mayoría de las poblaciones naturales no aumentan de tamaño indefinidamente, sino que oscilan alrededor de un cierto valor, es decir, muestran un rango de densidades acotado. Durante muchos años hubo una áspera polémica entre ecólogos acerca de cuáles son los factores que determinan el tamaño poblacional. La mayoría se alinearon en dos

escuelas: la que proponía que los factores ambientales, especialmente climáticos, eran los que determinaban la abundancia (uno de sus principales exponentes: Andrewartha), y aquéllos que proponían que debían existir factores intrínsecos a la población, sensibles a la densidad, que podían responder impidiendo que esta descendiera hasta niveles de extinción o sobrepasara ciertos valores, causando el agotamiento de los recursos (uno de sus exponentes: Nicholson). Finalmente, hubo acuerdo acerca de que sobre las poblaciones naturales actúan ambos tipos de factores, pero en algunas son más preponderantes los de tipo climático y en otras los factores intrínsecos, denso- dependientes. Gran parte de la diferencia en los puntos de vista de ambas escuelas tenía que ver con su objeto de estudio: mientras que Andrewartha estudiaba langostas, cuya densidad era fuertemente influida por factores como temperatura y humedad, y rara vez llegaban a niveles de abundancia como para que hubiera competencia por los recursos, Nicholson trabajaba con mamíferos, que sufrían menos los efectos climáticos pero competían por recursos.

Antes de seguir discutiendo el efecto de la denso dependencia, vamos a dar una definición de regulación para una población (y para otros sistemas dinámicos, es decir, que presentan fluctuaciones en sus valores, en el caso de la población, en su densidad). Se considera que una población está regulada cuando muestra una distribución de probabilidades de su densidad estacionaria a largo plazo. Esto implica que hay un valor medio de densidad alrededor del cual la población fluctúa.

¿Cómo se regula una población?

Actualmente se acepta que para que una población esté regulada, es decir, que su densidad oscile en un rango acotado de valores, tendiendo a disminuir sus números cuando están por encima de cierto valor, y a aumentarlo cuando están por debajo, es necesario que actúe un factor denso- dependiente. Este valor de densidad alrededor del cual fluctúa la población se denomina capacidad de carga (K), y representa el número máximo de individuos que puede ser mantenido en forma sostenida por el ambiente. Si la población estuviera perfectamente regulada, se llegaría a un único valor que se mantendría sin cambios a lo largo del tiempo, pero la variabilidad ambiental (que genera fluctuaciones al azar) y el hecho de que los mecanismos denso dependientes no siempre actúan en forma inmediata ni en forma exactamente compensatoria, sino que pueden sobre o sub compensar los cambios en densidad, hacen que las poblaciones reguladas no se caractericen por un único valor de densidad de equilibrio sino por un rango acotado de valores dentro del cual puede haber variaciones. Se reemplaza el concepto de único punto de equilibrio por el de "atractor" (conjunto de valores hacia los que tienden las densidades poblacionales). Por ejemplo, un atractor puede ser el valor de K , los valores de un ciclo, etc.

Compensación exacta, sobre compensación y sub compensación.

Los procesos denso- dependientes tienen la capacidad de responder con cambios en su intensidad de acuerdo a las variaciones en la densidad. Consideremos una población de moscas que infectan plantaciones de árboles frutales (como la mosca de la fruta) que están sujetas a distintos factores de mortalidad que actúan sobre los distintos estadios, desde huevo, larva, pupa hasta adulto. Algunos de estos factores dependen de la densidad, mientras que otros son denso- independientes. Las moscas adultas ponen huevos en la fruta, donde se desarrollan hasta larvas, luego caen al suelo y empupan. Si hay un gran número de huevos por fruta, se produce competencia intraespecífica entre las larvas que emerjan, lo

cuál produce mortalidad denso- dependiente. El desarrollo óptimo de las pupas se produce bajo condiciones de humedad intermedia, mientras que hay mortalidad elevada si hay un exceso de humedad. En este caso, la mortalidad no depende de la densidad. Finalmente, las hembras pueden competir por las frutas donde oviponer, y la competencia va a ser más intensa cuántas más hembras haya. Para que a lo largo de las generaciones se mantengan los números más o menos constantes, debe existir algún factor denso- dependiente que compense las fluctuaciones al azar producidas por los factores denso independientes. En el ejemplo, las variaciones en la competencia entre adultos pueden compensar las variaciones producidas en la mortalidad de las pupas en el suelo por las condiciones meteorológicas.

Según el grado de compensación que se produzca, hablamos de **compensación exacta, sobre compensación o sub compensación**. En el primer caso, el factor de mortalidad disminuye su intensidad de manera de **compensar exactamente** el aumento del factor denso independiente. Por ej: si las heladas tardías (denso independientes) mataron un 10% más de plántulas en un año especialmente frío que en años comunes, se produce una disminución del 10 % en el efecto de mortalidad por competencia intraespecífica debido a la menor densidad de plantas (Fig 4a). En cambio, un factor **sobre compensante** es aquél que cambia su intensidad en forma más que proporcional al cambio en densidad producido por otros factores (Fig. 4b). Continuando con el ejemplo anterior, la competencia habría disminuido su efecto en un valor mayor al 10%, por ejemplo, 20 %. Si, por el contrario, hubiera habido un año favorable, con temperaturas altas que afectaron un 10 % menos de individuos que en años comunes, un efecto exactamente compensante hubiera hecho incrementar la mortalidad por competencia en un 10 %, mientras que si fuera sobre compensante se hubiera incrementado en un valor mayor al 10%. Por otro lado, un factor **sub compensante** modifica su intensidad menos que proporcionalmente al cambio en densidad, en el ejemplo, si las heladas eliminaron un 10 % más de individuos en un año, el factor de mortalidad sub compensante disminuirá su intensidad, pero en un valor menor que el 10 % (Fig. 4c). Si, por el contrario, debido al menor número de heladas se produjo un aumento del 10 % en la supervivencia de plántulas, el factor sub compensante aumentará su intensidad, pero en un factor menor al 10 %.

Los factores exactamente compensantes tienden a regular las poblaciones, manteniéndolas alrededor de un valor de equilibrio. Los sobrecompensantes generan oscilaciones alrededor de un valor de equilibrio, mientras que los sub compensantes no alcanzan a contrarrestar los efectos de las variaciones al azar producidas por factores denso independientes.

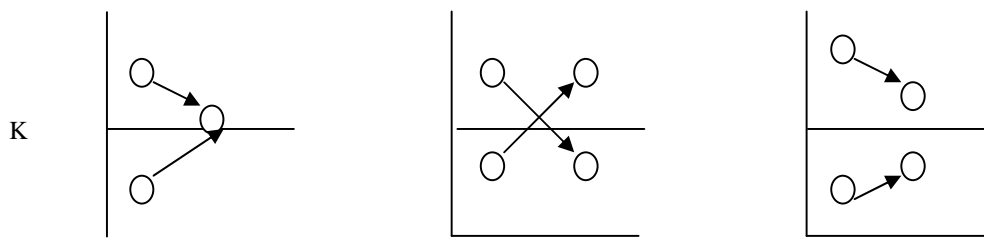


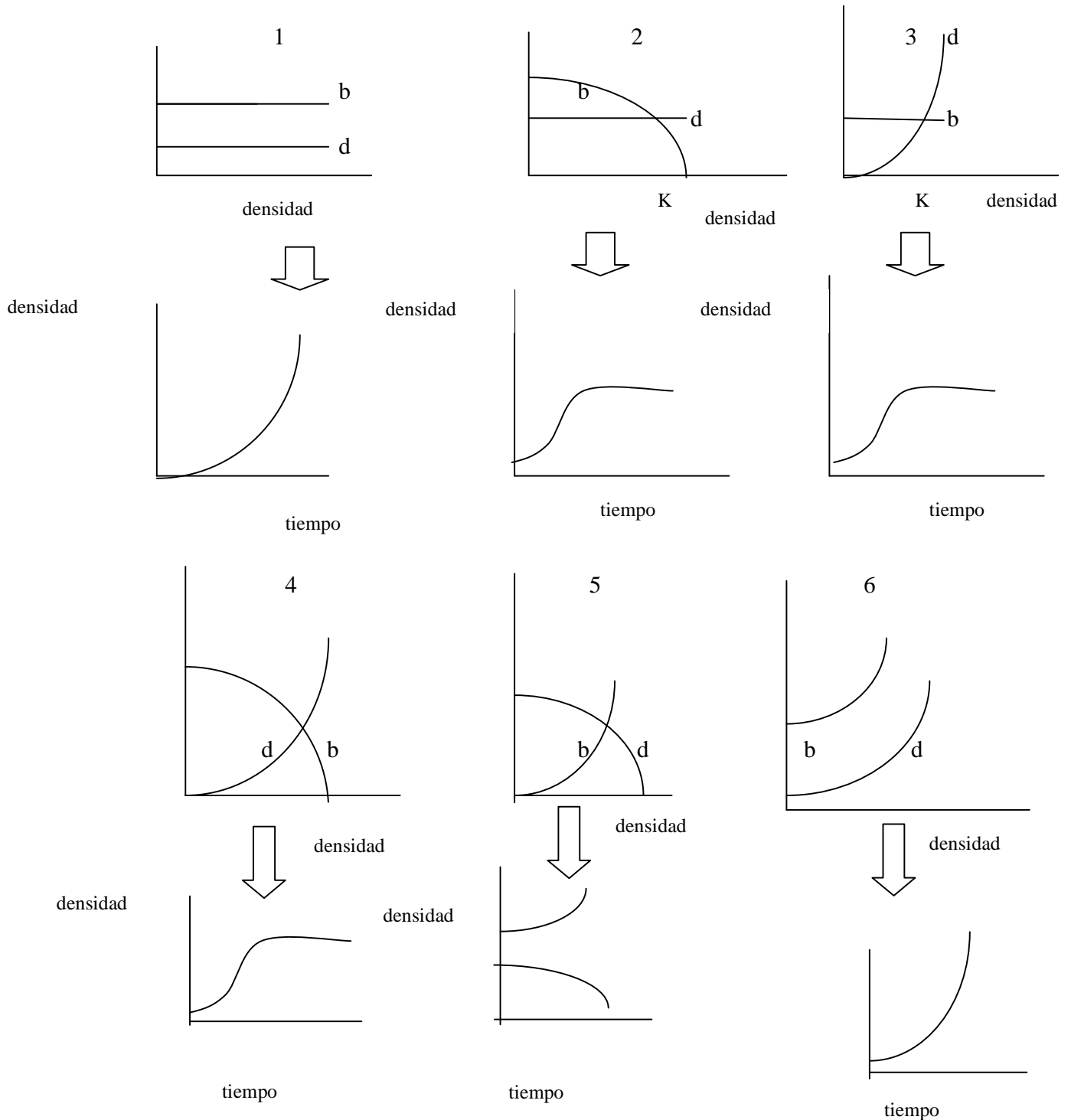
Figura 4a: compensación exacta

Figura 4b: sobrecompensación

Figura 4c: subcompensación

LA COMPETENCIA INTRAESPECÍFICA PUEDE ACTUAR SOBRE LA NATALIDAD, LA MORTALIDAD, AMBAS O NINGUNA.

Para que una población mantenga sus números más o menos constantes lo que debe compensar los efectos de densidad es el balance entre nacimientos (más inmigraciones) y muertes (más emigraciones). Según el tipo de población tienen más peso unos u otros factores denso dependientes. El efecto de la competencia intraespecífica puede producirse sobre la mortalidad (d), la natalidad (b), o ambas:



Caso 1: Ambas tasas (natalidad y mortalidad son densoindependientes). El $r = (b-d)$ es constante. La densidad aumenta indefinidamente con el tiempo. No habría efecto de competencia intraespecífica sobre la natalidad y mortalidad.

Caso 2: La natalidad disminuye en forma densodependiente, pero la mortalidad se mantiene constante. El r disminuye con N . La densidad aumenta en la zona donde la natalidad es mayor que la mortalidad (a la izquierda de donde se cruzan las líneas), disminuye en la zona donde la mortalidad es mayor que la natalidad (a la derecha del cruce) y se mantiene constante en donde las líneas se cruzan (mortalidad= natalidad), en un valor de equilibrio denominado K , capacidad de carga.

Caso 3: La mortalidad aumenta en forma densodependiente, la natalidad se mantiene constante. El r disminuye con la densidad. El efecto sobre el cambio en densidad es igual que para el caso 2.

Caso 4: La natalidad disminuye con la densidad, la mortalidad aumenta. El r disminuye con la densidad. Los resultados sobre los cambios en la densidad son similares a los casos 2 y 3.

Caso 5: la mortalidad disminuye con la densidad, la natalidad aumenta. El r aumenta con la densidad. Existe un punto de equilibrio, pero es inestable. A la derecha del punto de equilibrio la densidad aumenta (la natalidad es mayor que la mortalidad), a la izquierda disminuye (la natalidad es menor que la mortalidad). Existe un valor de equilibrio, si la densidad está por encima la población aumenta, si está por debajo, disminuye.

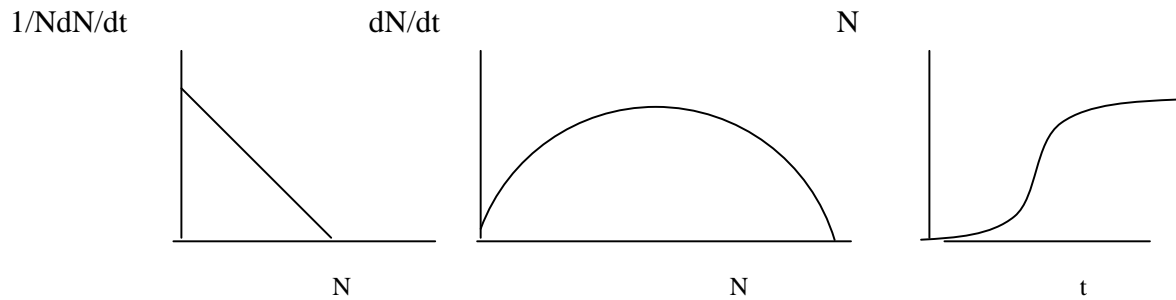
Caso 6: Tanto la natalidad como la mortalidad aumentan con la densidad. El r se mantiene constante. El crecimiento es exponencial.

La diferencia entre las tasas de natalidad y mortalidad se denomina tasa intrínseca de crecimiento natural, y se simboliza con r . Es la medida de por cuanto se multiplica la población en cada intervalo de tiempo.

Para las curvas 2, 3 y 4 el r ($1/N * dN/dt$) disminuye con la densidad.

¿Cómo cambia el reclutamiento neto (el número de individuos que se agregan a la población por unidad de tiempo) a medida que aumenta la densidad?.

Si las tasas de natalidad y mortalidad se comportan como las descritas en el caso 3, vamos a tener que a bajas densidades hay pocos muertos y pocos nacidos porque si bien el r es grande, N es chico, el reclutamiento neto es bajo. A densidades intermedias el reclutamiento neto aumenta porque si bien el r no aumenta, el N es más grande. Luego el reclutamiento neto vuelve a disminuir porque el r disminuye hasta hacerse 0 cuando la densidad llega a la capacidad de carga, y las tasas de natalidad y mortalidad se igualan. Esto produce una curva de cambio de la densidad que tiene forma sigmoidea.



Modelo de crecimiento logístico: tiene en cuenta el efecto de la competencia intraespecífica sobre el crecimiento poblacional:

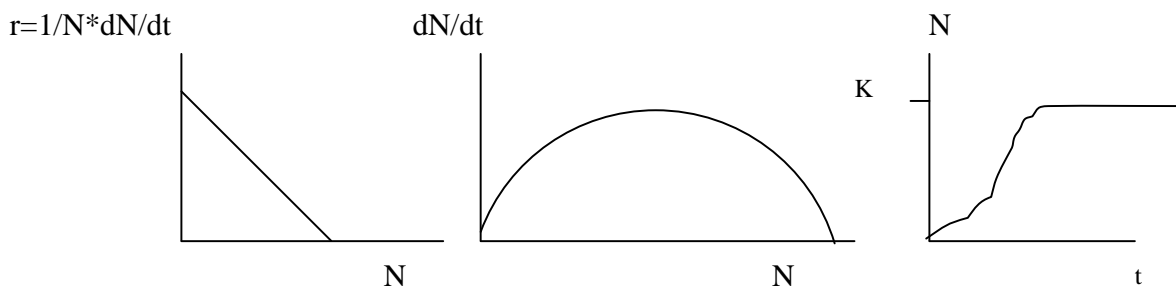
El modelo logístico describe situaciones donde la competencia intraespecífica actúa disminuyendo la tasa de crecimiento poblacional. El ambiente tiene una capacidad limitada de soportar individuos de la especie, ese número es K (densidad de equilibrio). A medida que la densidad aumenta, acercándose a K , el crecimiento disminuye.

Modelo logístico continuo

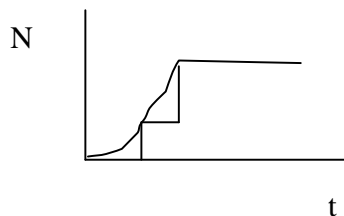
$dN/dt = r(0) \cdot N \cdot (1 - N/K)$ si recordamos el modelo exponencial $dN/dt = r \cdot N$, ahora $dN/dt = r(0) \cdot (1 - N/K) \cdot N = (r(0) - r(0) \cdot N/K) \cdot N$. Si $N=0$ el modelo logístico es igual al exponencial, a bajas densidades la población crece en forma exponencial. Cuando $N=K$ el crecimiento se detiene.

el r máximo, que llamaremos $r(0)$, se produce a densidad 0. Luego disminuye en un factor $(1 - N/K)$, que depende de N y K . Como consecuencia de la disminución del valor de r con la densidad, la velocidad de crecimiento disminuye hasta hacerse 0 cuando la densidad es igual a K . Si partimos de valores de densidad superiores a K , la población disminuirá sus números hasta alcanzar K , si partimos de valores inferiores, la población aumentará hasta alcanzar K . Por eso decimos que K es un punto de equilibrio estable: partiendo desde arriba o abajo, la densidad tiende hacia ese punto.

Este modelo utiliza dos parámetros: r y K . r , como en el modelo exponencial, da la velocidad con que crece la población. K , en cambio, representa el valor máximo que va alcanzar la densidad. La diferencia entre la densidad que se alcanzaría en un crecimiento ilimitado y el valor de K representa la “resistencia ambiental”.



Modelo logístico discreto. Como en el caso del modelo exponencial, se utilizan para poblaciones cuyas generaciones no se superponen, y por lo tanto las poblaciones crecen de a saltos.



Ecuación en diferencia para el modelo logístico discreto

$$N(t+1) = N(t) * e^{R(0) * (1 - N(t)/K)}$$

$R=1$ equilibrio, $R>1$, la población crece, $R<1$, la población decrece

La dinámica del modelo logístico discreto es semejante a la del continuo para valores chicos de R ($0 < R(0) < 0,5$), pero para valores mayores, el retraso en la expresión de la denso dependencia que implica el que la población crezca de a saltos (de generación en generación), produce efectos desestabilizantes, que van desde oscilaciones amortiguadas, a ciclos de distinto período y finalmente caos (a medida que se incrementa el valor de R). La población oscila por encima y por debajo del K , en lugar de llegar asintóticamente a este valor.

Modelo logístico continuo con tiempo de retraso.

En este caso el r no disminuye de acuerdo a la densidad en el momento actual, sino en algún momento anterior.

$$dN/dt = r(0) * (1 - N(t-\tau)/K), \text{ donde } \tau = \text{tiempo de retraso.}$$

Cuando $\tau =$ tiempo generacional, este modelo continuo se hace análogo al modelo discreto.

El modelo logístico continuo con tiempo de retardo tiene una dinámica semejante al modelo logístico discreto, pero el tipo de comportamiento no depende sólo de r sino también de τ (del producto $r * \tau$), es decir de la velocidad de crecimiento y del tiempo que tarda en detectar los cambios en densidad.

SUPUESTOS DE LOS MODELOS.

Logístico continuo:

1. La reproducción es continua (no hay estacionalidad, las generaciones se superponen)

2. Todos los organismos son idénticos (no hay clases de edades, o la estructura se mantiene constante a lo largo de las generaciones).
3. Los recursos per cápita disminuyen con la densidad.
4. El r disminuye con la densidad.
5. El efecto denso- dependiente es inmediato, sin retraso.

Logístico discreto: no se cumplen 1 y 5.

Logístico continuo con tiempo de retardo: no se cumple 5.

Distintas formas de variación de la densidad en las poblaciones naturales y distintos tipos de modelos.

A lo largo de la historia al hombre le llamó la atención cómo cambiaban los números de algunas especies con el tiempo, existen registros del siglo XVII de variaciones en especies de valor peletero, así como sobre el comportamiento de los lemmings. La leyenda del flautista de Hamelin probablemente está basada en observaciones de irrupciones de roedores. Las plagas de langostas, registradas por la Biblia, también son un ejemplo de que el hombre registró desde temprano una peculiaridad de las poblaciones: la variación en los números.

De acuerdo a la forma de variación (Capuccino, Sharov) y otros autores caracterizan a las especies en : **Irruptivas** y **No Irruptivas** .

Irruptivas son aquellas con tendencia a sufrir grandes aumentos en sus números en una forma periódica o impredecible, después de los cuáles sus densidades bajan dramáticamente. Ejemplos de irrupciones se producen cuando una especie invade un ambiente nuevo, donde no están presentes sus enemigos naturales, pero también sucede con especies nativas, como resultado de cambios en condiciones ambientales que pueden facilitar el escape frente a predadores (ejemplo oruga de los pinos de Canadá). También las características de la disposición espacial pueden afectar la tendencia a irrumpir.

Las especies no irruptivas se caracterizan por sufrir pocas variaciones en sus números a lo largo del tiempo. En general en estos casos operan mecanismos denso- dependientes que mantienen la densidad cercana al valor de la capacidad de carga.

La necesidad de entender las causas y de poder predecir los cambios de las poblaciones en el tiempo llevaron a la formulación de modelos.

¿Qué características tienen los modelos?

- Sintetizan la complejidad del mundo real en unos pocos parámetros
- Sirven como modelo teórico del funcionamiento de la naturaleza, suministrando un standard de comportamiento ideal contra el cual se contrasta la realidad.

La dificultad en la construcción de modelos reside en la necesidad de elegir los parámetros adecuados, lo que implica un ejercicio de abstracción. A su vez, estos parámetros deben tener una interpretación biológica, aunque no representen directamente

una variable que se mide en el mundo real, por ejemplo, la capacidad de carga del ambiente es un parámetro utilizado en los modelos de crecimiento, pero uno no lo mide directamente en la naturaleza, sino que resume una serie de variables.

DISTINTOS TIPOS DE MODELOS.

- 1) Que describan sólo en términos matemáticos la forma en que varían los números con el tiempo. No necesitan hipótesis acerca de las causas de las variaciones de la densidad. Utilizan análisis de autoregresión entre la densidad en distintos momentos. La capacidad predictiva de estos modelos se basa en el comportamiento previo del sistema, y por lo tanto no pueden predecir cuando cambian las condiciones ambientales. Hace falta series de tiempo largas para construirlos. Ej: zorro colorado. (Elton, 1942). Los datos son una serie de tiempo entre 1839 y 1880. Hace una regresión entre N_t versus N_{t-1} , y luego N_{t-2} . El mejor ajuste ocurre con N_{t-2} . El valor predictivo se pierde si uno intenta aplicarlo a varios años de distancia (el error se propaga).
- 2) Relacionar los cambios en densidad con variables ambientales: por ejemplo, modelo poblacional de mosquitos en función de la temperatura y precipitación. Pueden basarse simplemente en la descripción de la relación o incorporar hipótesis acerca de cómo las variables ambientales influyen sobre la reproducción y la mortalidad de las poblaciones.
- 3) Modelos que incorporan hipótesis acerca de las causas de la variación (los que ya describimos como modelos exponenciales y logísticos).

Bibliografía

- Begon, Harper & Townsend. Ecología: individuos, poblaciones, comunidades.
Krebs, Ch. J. 1978. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. 2nd edition. Harper & Row Publishers.
Lockwood, L. 2003. General Ecology. Bio 307. <http://mason.gmu.edu/~lrockwoo/>
Rabinovich. J.E. 1980. Introducción a la ecología de poblaciones animales. CECSA.
Sharov. Quantitative population ecology.
<http://www.gypsymoth.ento.vt.edu/~sharov/PopEcol>