

Ecología de comunidades

Índice temático.

1. Introducción. Concepto de comunidad. Distintos enfoques acerca de la naturaleza de la comunidad. Escalas que abarca la ecología de comunidades.
2. Atributos de la comunidad: composición específica, riqueza de especies, patrón de abundancia relativa, dominancia, diversidad, equitatividad, formas de vida, estructura trófica, estructura de gremios. Concepto de nicho, amplitud, similitud y superposición. Distintos modelos de patrones de abundancia relativa.
3. Los límites de las comunidades. La comunidad en el espacio. Los biomas. Índices de similitud. Métodos de ordenación y clasificación. Especies características y dominantes.
4. La comunidad en el tiempo: sucesión. Los procesos de colonización, especiación, establecimiento y extinción. Biogeografía de islas. Estabilidad de las comunidades.
5. Procesos que determinan la estructura de las comunidades: competencia, depredación, perturbaciones.
6. Patrones globales de cambios de la diversidad.

Introducción

¿Qué es una comunidad?

Una definición clásica de comunidad es “grupo de organismos de distintas especies que conviven en un lugar y tiempo determinado”, a la que agrega Southwood (1987): “muchos de ellos interactuando entre sí en un marco de relaciones horizontales y verticales”. Una de las metas principales de los ecólogos de comunidades es detectar las agrupaciones de especies, cómo se distribuyen en la Naturaleza e identificar los procesos que determinan la diversidad de las comunidades naturales y la distribución y dinámica de las especies que la constituyen (Gee & Giller 1987).

Hubo dos grandes visiones acerca de la naturaleza de las comunidades: una primera las considera como super organismos, con existencia real, y con una estructura determinada principalmente por las interacciones entre especies. Este acercamiento hace hincapié en que existe una "organización de la comunidad". Los principales representantes de esta escuela fueron Clements, Braun Blanquet y Tansley. Según esta escuela la comunidad tiene propiedades emergentes que no son el resultado de la suma de sus componentes, y que están sujetas a fuerzas selectivas. Whittaker (1970) describe una comunidad como "un sistema viviente distintivo con su propia organización, estructura, relaciones ambientales, desarrollo y función". Por otro lado, la escuela individualista considera que los grupos de especies que coexisten en un tiempo y lugar son el resultado de sus requerimientos comunes de nicho, y no de la interacción entre ellas. Los principales representantes de esta escuela fueron Gleason, Lenoble y Ramensky. Esta visión hace hincapié en la comunidad como un conjunto de especies que comparten un lugar: un ensamble (Gee & Giller 1987). Aunque no pueden atribuirse todos los patrones de las comunidades al efecto de las interacciones, hoy en día existe mucha evidencia que indica que las interacciones son un elemento común en muchas comunidades, y por lo tanto un elemento válido para ser tenido en cuenta en su definición (Gee & Giller 1987). Estos autores definen la comunidad como un grupo de organismos (generalmente de distintos grupos taxonómicos) que coexisten en un sitio, donde muchos de ellos interactúan directamente en una red de relaciones horizontales, verticales y diagonales. Las relaciones horizontales son fundamentalmente de competencia, y las verticales relaciones tróficas. Dentro de las interacciones va haber algunas más fuertes, y otras débiles.

Independientemente de la escuela a la que pertenezcan, los ecólogos de comunidades concuerdan en que existen determinados grupos o “asociaciones” de especies que tienden a repetirse en espacio y tiempo, y que las comunidades constituyen un nivel de organización con propiedades emergentes respecto a las poblaciones que las componen. Algunos autores consideran que las comunidades tienen también una tendencia a una estabilidad dinámica (estado al que volverían después de perturbaciones).

¿Qué determina las características de las comunidades?

Una de las características de la estructura de las comunidades es la composición de especies. Qué especies estén presentes en una comunidad va a depender en principio de las características del sitio donde se desarrolla: van a estar aquellas especies cuyos requerimientos en cuanto a condiciones y recursos sean satisfechos. Pero a su vez las especies interactúan, y esas interacciones pueden impedir que algunas especies muy similares entre sí coexistan (principio de exclusión competitiva), o la presencia de un depredador puede hacer que dos competidoras se mantengan en baja densidad y por lo tanto no haya exclusión. Por lo tanto el ambiente determina qué especies pueden estar potencialmente en un sitio, mientras que las interacciones (junto con factores históricos y topográficos que influyen sobre la posibilidad de colonización) determinarían cuáles de ese conjunto van efectivamente a formar parte de la comunidad.

El estudio de los principales determinantes de la estructura de las comunidades puede hacerse desde dos enfoques: en un caso se infieren las características de la comunidad a partir de las especies que la integran y sus interacciones. Por ejemplo: se describen los requerimientos de nutrientes de las especies y de ahí se infiere quienes van a convivir en una comunidad de determinadas características. El otro enfoque se centra en la descripción de patrones, es decir conjuntos de características que se repiten en tiempo y espacio. Por ejemplo: el conjunto de especies vegetales que habitan las riberas de los ríos: sauces, totoras, juncos, plantas acuáticas flotantes. En distintas riberas vamos a encontrar que los tipos de especies presentes son semejantes, y a partir de la descripción del patrón general se pueden inferir las causas que lo determinan (por ejemplo, todas presentan adaptaciones para la inundación).

Sin embargo, relacionar un patrón con un proceso ecológico ha sido siempre complicado, ya que la abundancia y distribución de especies son variables dependientes que son determinadas por dos conjuntos de variables independientes: el ambiente físico y otras especies (Diamond 1986). Aquí surge la raíz de la controversia acerca de la existencia y naturaleza de la organización de la comunidad: ¿qué conjunto de variables es más importante? ¿La estructura de la comunidad está determinada por la interacción entre especies o es la consecuencia de la respuesta de cada especie individual al ambiente? Esta polémica data desde el Simposio de la Sociedad Británica de Ecología realizado en 1944.

Una comunidad puede ser definida en cualquier tamaño, escala o nivel de jerarquía de hábitats (Begon, Harper & Townsend, 1986). Los biomas, definidos a una escala geográfica, tienen características determinadas principalmente por el clima, pero a su vez dentro de ellos podemos definir otras comunidades a escalas menores. Por ejemplo, la región pampeana forma parte del bioma de pradera templada. Pero dentro de este gran bioma podemos encontrar comunidades locales determinadas por condiciones edáficas o topográficas, como la vegetación asociada a un arroyo o un bajo. A su vez, dentro de un

pastizal pastoreado podríamos estudiar la comunidad de insectos asociada a las bostas de vaca, o la de insectos y anfibios asociados a los cuerpos de agua temporarios. Incluso, se puede estudiar la comunidad de parásitos de un huésped particular. Asociadas a las distintas escalas espaciales, hay escalas temporales de duración y desarrollo de las comunidades.

Debido a la complejidad de las comunidades, es frecuente que los ecólogos se circunscriban a una parte de ellas, definida en forma un tanto arbitraria, según el objetivo del estudio. Así, se puede estudiar el gremio de granívoros, las comunidades de roedores, etc.

Las características de las comunidades.

Como nivel de organización, la comunidad se caracteriza por determinados atributos y procesos que determinan sus propiedades.

Atributos de la comunidad:

- Formas de vida
- Lista de especies (composición específica)
- Riqueza de especies
- Abundancias relativas
- Diversidad
- Dominancia
- Estructura trófica
- Estructura de gremios

Procesos

Interacciones entre especies
Flujos de materia y energía
Dinámica espacial y temporal

Atributos

1) *Formas de vida y estructura.* Se puede describir una comunidad por sus formas de vida principales (referidas a la vegetación): Estas son formas de crecimiento características que responden a condiciones ambientales y que se manifiestan como distintas estructuras visibles. Estas diferentes formas de vida determinan la estratificación vertical de la comunidad y la forma de aprovechamiento del espacio. Las “formas de vida” han sido ampliamente utilizadas para clasificar la vegetación de distintas partes del mundo. Un ejemplo son: árboles, arbustos, hierbas, musgos (la clasificación estricta tiene en cuenta la ubicación de las yemas de renuevo):

a- Plantas con sostén autónomo

a.1. Plantas con las yemas de renuevo expuestas.....**Fanerófitas.** (árboles, arbustos de altura mayor a 50 cm)

a.2. Plantas con las yemas de renuevo a nivel del suelo o protegidas por hojas.... **Caméfitas** (hierbas perennes, arbustos de altura menor a 50 cm)

a.3. Plantas con las yemas de renuevo en el suelo o justo por debajo. El tallo sobre la superficie muere anualmente.....**Hemicriptófitas** (Gramíneas y dicotiledóneas herbáceas)

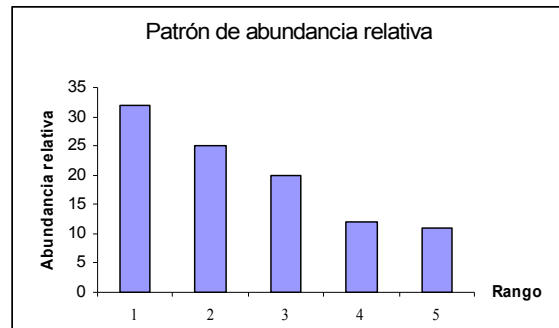
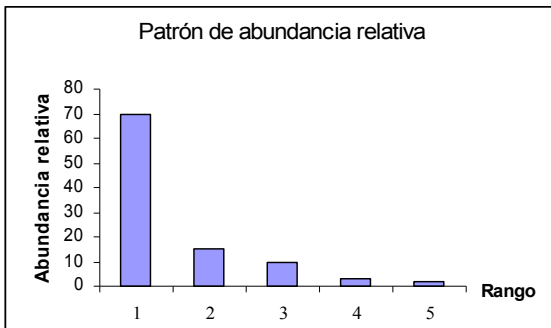
a.4. Plantas con la yema de renuevo bajo la superficie del suelo.....**Criptófitas** (plantas con bulbo y rizomas)

a.5. Plantas anuales**Terófitas** (pastos y dicotiledóneas anuales)

- b- Plantas sin soporte mecánico autónomob.1. Epífitas
 b.2. Lianas, enredaderas.

La estructura de formas de vida de la comunidad representa las formas de vida predominantes en esa comunidad.

- 2) La *composición específica* es la lista de especies taxonómicas que componen la comunidad.
- 3) *Riqueza de especies o riqueza específica*: es el número de especies distintas presentes en una comunidad
- 4) *Abundancias relativas*: se refiere a la proporción que representan los individuos de una especie particular respecto al total de individuos de la comunidad. $p_i = N_i / \sum N_i$. El patrón de abundancia relativa de una comunidad se muestra gráficamente ordenando las especies de mayor a menor según el número de individuos. El rango de una especie corresponde al lugar que ocupa en un ordenamiento desde la más abundante (especie de rango 1) a la menos abundante.



- 5) *Dominancia*. No todas las especies ejercen la misma influencia sobre la naturaleza de la comunidad, aquéllas dominantes ejercen un mayor control sobre la estructura de la comunidad. Aunque muchas veces se habla de dominancia en término de abundancia, también el tamaño, la actividad o el rol ecológico pueden definir la dominancia. En los gráficos anteriores, desde el punto de vista de la abundancia, la especie de menor rango (rango 1) sería dominante, y la comunidad de la izquierda estaría caracterizada por una mayor dominancia que la de la derecha.

Medidas de dominancia de una especie

Dominancia: Cobertura de la especie/ Área muestreada, **dominancia relativa**: Cobertura de la especie/ cobertura total, **densidad relativa**: densidad de la especie/densidad total, **frecuencia**: frecuencia de la especie (número de sitios donde está la especie)/ número de sitios totales, **frecuencia relativa**: frecuencia de la especie/ frecuencia de todas las especies. El **valor de importancia** sintetiza distintas formas de medir la dominancia: frecuencia relativa+dominancia relativa+densidad relativa

- 6) *Diversidad específica*. Se refiere a la variabilidad de los individuos presentes en una comunidad. Puede describirse mediante el número de especies presentes y por la distribución de los individuos entre especies, o sea que este concepto integra la riqueza de

especies y la distribución de las abundancias relativas. Una comunidad es más diversa cuantas más especies tenga y cuánto más equitativamente estén repartidos los individuos entre las distintas especies. Aunque la diversidad generalmente se expresa en términos de individuos, también suele calcularse en función de genets, módulos o biomasa. El uso de genets se acostumbra en el caso de organismos modulares, donde a partir de un solo individuo original (genet) se desarrollan varios por crecimiento vegetativo (ramet). En esos casos la abundancia relativa de una especie podría estimarse en base a los individuos genéticamente distintos (genets), o a la biomasa total (sin distinguir individuos, lo cual puede ser muy complicado).

En ocasiones, se utiliza el concepto de “especie ecológica” en lugar de la especie taxonómica, agrupando las especies que cumplen un rol ecológico similar.

En los últimos tiempos se presta atención no sólo a la diversidad de especies, sino que se habla de biodiversidad, concepto que abarca la variedad de organismos terrestres y acuáticos, la variabilidad genética dentro de las especies y la variedad de comunidades y paisajes naturales.

Así como definimos comunidades a distintas escalas espaciales, también podemos considerar la diversidad a distintas escalas. Whittaker (1972) realizó una útil distinción entre:

Diversidad α : diversidad de especies en un hábitat o comunidad

Diversidad β : una medida de la tasa de recambio de especies a lo largo de un gradiente entre un hábitat y otro. Puede estimarse mediante la disimilitud entre comunidades = $(1 - \text{Número de especies compartidas} / \text{Número de especies totales})$

Diversidad γ : una medida de la diversidad de especies a escala regional.

Ejemplo: Consideremos una región donde hay bosques y pastizales (dos hábitats distintos para aves). Si nos movemos a lo largo de un gradiente norte sur, el ambiente cambia haciéndose más frío, lo cual genera cambios en la vegetación, que a su vez influyen sobre las aves. La diversidad α es la diversidad de especies para el bosque y para el pastizal. La diversidad β mide el cambio de especies cuando paso del bosque al pastizal (por ej. % de especies no comunes respecto al total) y la diversidad γ da una medida de la diversidad a lo largo del gradiente latitudinal

¿Por qué la diversidad y la composición de especies son atributos importantes de la comunidad?

Desde Darwin en adelante, los biólogos se han preguntado acerca del efecto de la biodiversidad sobre el funcionamiento de los ecosistemas. Pese a que todos los organismos contribuyen a los procesos del ecosistema, su importancia relativa varía enormemente. Además, la mayoría de los procesos están determinados por las acciones combinadas de varias especies, por lo que es muy difícil evaluar el papel de cada una por separado.

Algunos grupos de especies cumplen papeles similares dentro del ecosistema; estos grupos se denominan *grupos funcionales*, como por ejemplo, los grandes mamíferos herbívoros, los grandes depredadores, los pastos o las bacterias fijadoras de nitrógeno. Estos grupos están formados por un conjunto de especies que tienen muchas características distintas, pero son funcionalmente semejantes (comen lo mismo, producen lo mismo, o tienen aspecto similar, etc).

Uno de los aspectos que puede ser afectado por la pérdida de especies es la productividad (cantidad de biomasa producida por unidad de tiempo y área), especialmente cuando se llega a valores muy bajos de diversidad. Existen distintas hipótesis acerca de la relación entre diversidad y productividad: la visión clásica fue que la productividad aumentaba con el número de especies, debido a que la presencia de más especies implicaba una mayor capacidad de uso de distintos tipos de recursos. Una alternativa fue plantear que hay muchas especies redundantes, con funciones superpuestas, por lo que la diversidad no sería afectada a menos que se perdieran grupos funcionales enteros. De acuerdo a esta hipótesis, no se encontraría una relación entre la productividad y el número de especies. Una tercera hipótesis considera que la productividad no cambiaría con la pérdida de especies hasta un valor mínimo umbral a partir del cual el funcionamiento del sistema decaería abruptamente. El aumento de productividad con el número de especies se produciría cuando las especies que se agregan implican el agregado de grupos funcionales, mientras que luego serían redundantes. Una hipótesis más reciente plantea que más que el **número** de especies importa **cuáles** especies están presentes o se pierden. La pérdida de especies muy abundantes y que son las que más contribuyen a la productividad afectará más que la pérdida de especies poco abundantes (Rusch y Oesterheld 1997).

La composición de especies de una comunidad particular tiene una influencia decisiva sobre el funcionamiento del sistema como un todo. Ya que no todas las especies son equivalentes, la desaparición de algunas va a tener un efecto mayor que la desaparición de otras. Las especies cuya desaparición causa grandes cambios en la composición de la comunidad (porque se alteran también las relaciones entre otras especies) son llamadas *especies clave*. Por ejemplo, un depredador que se alimenta de una especie dominante competitivamente permite que la comunidad sea diversa al contrarrestar el efecto de la exclusión competitiva. La desaparición del depredador causaría cambios a su vez en las abundancias relativas de las restantes especies. Otro grupo de especies es conocido como *ingenieros del ecosistema*, porque con su actividad modifican condiciones del medio y permiten su aprovechamiento (o no) por otras especies. Un ejemplo de este tipo de especies son los organismos cavadores, que remueven el suelo permitiendo la aireación y la exposición de nutrientes, lo que a su vez influye sobre la comunidad vegetal. Ejemplo de este tipo de ingenieros del ecosistema en nuestro país son los tuco-tucos, mientras que los castores cambian el ambiente por la construcción de represas que afectan la circulación del agua, pueden provocar inundaciones y afectar los bosques circundantes.

Otros aspectos que pueden ser afectados por el número de especies presentes son la estabilidad y predictibilidad de los sistemas, así como su capacidad de absorber disturbios sin grandes cambios. No hay resultados concluyentes que permitan asegurar que las comunidades con más especies son más estables que otras menos diversas; por ejemplo, las comunidades del ártico tienen pocas especies pero son estables. Sin embargo, es probable que el empobrecimiento en especies de un sistema conduzca a una mayor inestabilidad, ya que la desaparición de algunas especies puede desencadenar un *efecto cascada*, es decir, la desaparición de otras especies que necesitan de ella para sobrevivir, o el aumento de algunas que se ven liberadas de la competencia o la depredación.

La diversidad de especies y, especialmente, de grupos funcionales, también determina la susceptibilidad de una comunidad a la invasión. Las comunidades más ricas en general son más resistentes a la invasión que las comunidades pobres, donde las especies invasoras probablemente sufren menor competencia al haber nichos vacantes. Un ejemplo

de esta situación lo constituyen las comunidades de roedores en agroecosistemas: en Australia, donde las especies nativas son pocas y muy poco abundantes, la especie invasora *Mus musculus* alcanza niveles de plaga en sistemas rurales, mientras que en Argentina, donde hay una comunidad establecida de especies silvestres, *Mus musculus* es abundante sólo en las áreas urbanas o peridomicilias (Busch et al. 2005).

Medidas de la diversidad α

En la medida de la diversidad se tienen en cuenta dos componentes: **Riqueza**: número de especies presentes y la **Equitatividad**, que depende de la **Abundancia relativa**, o proporción del total de individuos que pertenece a cada especie. Una comunidad será más diversa cuantas más especies tenga, y más equitativa cuánto más semejantes sean los números de individuos de las distintas especies. Para un dado número de especies, cuanto más pareja sea la distribución de individuos entre ellas mayor será la equitatividad. La diversidad mínima se da cuando todos los individuos pertenecen a una sola especie, y la máxima cuando todas las especies tienen la misma abundancia relativa= $1/S$ ($P1 = N1 / \sum Ni$ = $P2 = N2 / \sum Ni$ = $P3 = N3 / \sum Ni$).

Índice de Shannon- Wiener: Se basa en la teoría de la Información, refleja el grado de incertidumbre asociado al hecho de predecir la especie de un individuo tomado al azar de la comunidad. Tiene en cuenta el número de especies y la abundancia relativa de cada especie.

$$H = - \sum_{i=1}^s (p_i) * (\log_2 p_i)$$

El logaritmo en base 2 se debe a que este índice está basado en la teoría de la información, pero actualmente se utilizan otras bases de logaritmo, como 10.

s= número de especies

p_i = número de individuos de la especie i / número de individuos totales

$H_{\text{máx}}$: $\log S$

$H_{\text{mín}}$ = 0 (todos los individuos pertenecen a la misma especie)

Equitatividad: $H / H_{\text{máx}}$ Mide cuan equitativamente se reparten los individuos entre las especies, es 1 si todas las especies tienen el mismo número de individuos, es decir, $p_i = 1/S$

Índice de Simpson.

$$D = 1 - \sum (p_i)^2 \text{ (Krebs)}$$

$$D = 1 / \sum (p_i)^2 \text{ (Begon)}$$

$$D_{\text{máx}} = 1 - 1/S$$

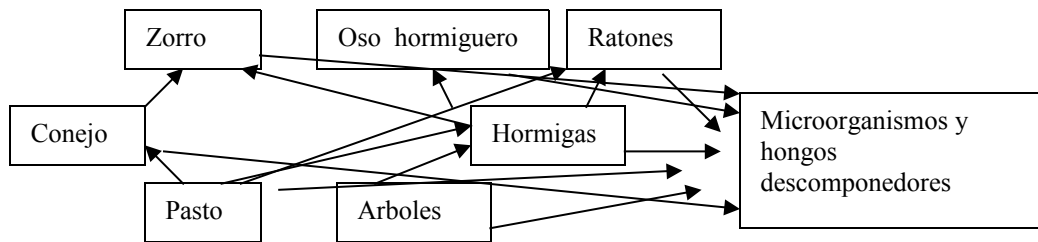
$$D_{\text{máx}} = S$$

$$D_{\text{mín}} = 0$$

$$D_{\text{mín}} = 1$$

- 6) *Estructura trófica.* Las especies de una comunidad están relacionadas entre sí por su ubicación en el flujo de materia y energía. El flujo de materia y energía comienza con la captación de la energía por los organismos autótrofos y la fijación de carbono en compuestos orgánicos a partir de compuestos inorgánicos. Los restantes niveles (heterótrofos) obtienen su materia y energía consumiendo otros seres vivos. Dentro de los heterótrofos también hay distintos niveles: herbívoros, carnívoros primarios, secundarios, etc. Una clase particular de heterótrofos son los descomponedores, que consumen materia orgánica muerta degradándola a compuestos inorgánicos. Dentro de cada nivel trófico no todas las especies consumen los mismos recursos: hay herbívoros que se alimentan de hierbas, otros de ramas de árboles, etc.

La estructura trófica generalmente se representa ubicando las especies de un mismo nivel trófico sobre una misma línea horizontal, y conectando con flechas (que indican el sentido del flujo de la energía) las especies que se relacionan por comer- ser comida.



- 7) *Estructura de gremios:* Se define como gremio a un conjunto de especies que comparten un recurso y lo utilizan en forma semejante. Ejemplos de gremios pueden ser: insectívoros, granívoros, folívoros. Dentro de un gremio puede haber grupos que no están relacionados taxonómicamente, como las hormigas y roedores que forman el gremio de los granívoros en los desiertos. El concepto de gremio se define teniendo en cuenta una dimensión del nicho, por ejemplo en este caso el alimento.

La estructura de gremios (cantidad y tipos de gremios) de una comunidad dependerá de la disponibilidad de nichos que haya en el ambiente, pero para que haya gremios es necesario que la competencia intraespecífica sea mayor que la interespecífica, ya que en ese caso las especies que comparten un recurso pueden coexistir.

El nicho ecológico.

La definición de Hutchinson de nicho de una especie es el espacio multidimensional de condiciones y recursos donde esta puede desarrollarse, pero cuando se analiza el efecto de los nichos de las especies sobre las características de las comunidades, en general se piensa en aquellas dimensiones que son limitantes y por lo tanto generan competencia entre especies: por ejemplo alimento, nutrientes, o condiciones que limitan el uso de ambientes como salinidad, profundidad, temperatura etc. Dentro de una dimensión podemos definir distintos **estados del recurso o la condición** (por ejemplo distintos ítems alimentarios, distintos valores de salinidad, profundidad o temperatura). El conjunto de estados que puede tener un recurso determina la **gama de recursos disponibles** dentro de esa dimensión. Un sitio donde se desarrolla una comunidad va a estar caracterizado por la gama de recursos disponibles en cada dimensión del nicho, y por la **abundancia o disponibilidad** de recursos. De esa gama cada especie utiliza sólo una parte, que constituye

su nicho. Sin embargo, dentro de su nicho no todos los estados son igualmente favorables, por ejemplo, una especie puede tener su óptimo crecimiento a una temperatura de 20 °C, pero soportar (sin reproducirse) temperaturas inferiores a 5°C o superiores a 35°C. Para una condición, en la región cercana al óptimo vamos a tener el mejor desenvolvimiento de la especie (por ejemplo, máxima reproducción y supervivencia). Para el caso de recursos, aquél que le implique un mejor desenvolvimiento va a ser usado por la mayor proporción de los individuos. Una forma de representar el nicho de una especie sobre una dimensión (un tipo de recurso) es la curva de tolerancia, que muestra el número de individuos en función del estado del recurso.

En el gráfico se muestran las características del nicho de tres especies: *Amplitud*: para cuántos valores distintos del recurso obtenemos una cantidad de individuos mayor que cero (9 para las tres especies: en el gráfico no se ve el último valor de la de la derecha, porque se corta el eje de las x en 10). Una medida de la amplitud de nicho que tiene en cuenta la cantidad de estados del recurso que utiliza la especie y también las proporciones en que usa cada uno, es $B = 1/\sum p_i^2$, donde B= amplitud de nicho, p_i es la proporción de uso del estado del recurso i. La sumatoria va del estado del recurso i hasta n, donde n es el número de estados del recurso, por lo tanto la sumatoria tiene n términos (si la especie no usa todos los estados disponibles va haber términos iguales a 0). Este índice varía entre 1 (la especie utiliza una sola categoría del recurso) y n, cuando utiliza las n categorías disponibles en la misma proporción. Debido a que el valor máximo depende del número de estados del recurso disponibles en el ambiente, es difícil comparar la amplitud de nicho entre distintos ambientes, por lo que se ha sugerido el uso de una amplitud de nicho estandarizada, $B_{st} = (B - B_{min}) / (B_{max} - B_{min}) = (B - 1) / (n - 1)$

Óptimo: el valor del estado del recurso donde se encuentran la mayor parte de los individuos o que es usado en mayor proporción (5 para la especie de la izquierda, 7 para la de la derecha, 6 para la del medio),

Superposición: estados del recurso que son utilizados por más de una especie. Importa no sólo la cantidad de estados que son compartidos, sino también la proporción de individuos de cada especie que utilizan esos estados. Si ambas especies superponen su óptimo, la superposición es mayor que si superponen las colas.

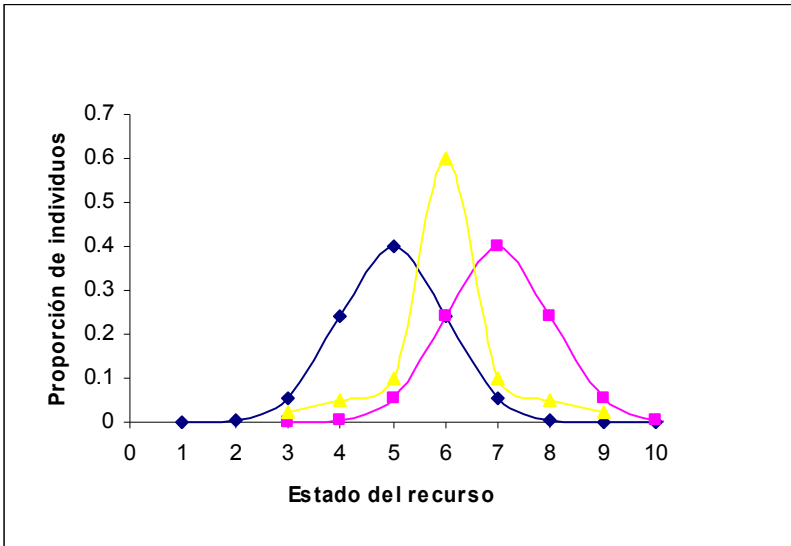
$S = \sum p_{i1}^2 p_{i2}^2 / \sum p_{i1}^2$, en el numerador se estima la superposición, como la sumatoria de los productos de los cuadrados de la proporción del estado del recurso i usado por dos especies (estados del recurso varían de 1 a n, son utilizados por la especie 1 y la especie 2). Este valor se relativiza de acuerdo a la amplitud de nicho de la especie 1, si estoy estimando la superposición de 2 sobre 1 (S_{12}), o la amplitud de nicho de 2, si estimo la superposición de 1 sobre 2 (S_{21}).

El efecto de la superposición sobre las especies dependerá de la abundancia del recurso, si es muy abundante, las especies podrán superponerse y coexistir, pero si es escaso, una de las dos será eliminada por competencia. También será más afectada por la superposición una especie con nicho estrecho (porque presentará una mayor proporción del nicho superpuesto) que una con nicho amplio. También la superposición puede afectar distinto según la eficiencia de utilización de un recurso, la especie menos eficiente va a ser más afectada que la más eficiente.

Cada especie se caracteriza por su *nicho fundamental*, que es el nicho que ocuparía en ausencia de interacciones con otras especies. Si dos especies son muy semejantes, la

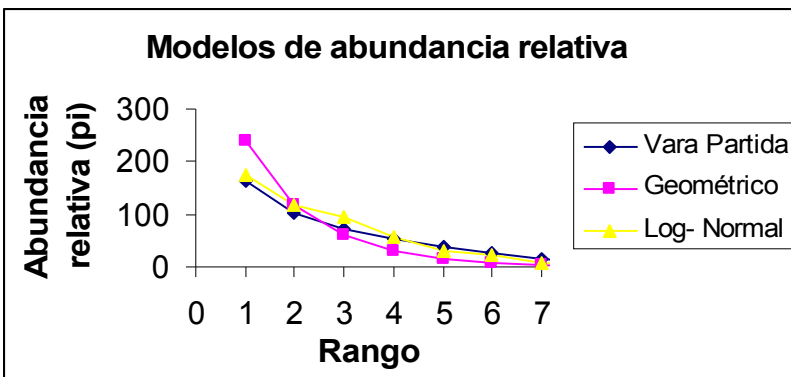
coexistencia sólo es posible si diferencian sus nichos, por lo que como resultado de la interacción los nichos se achican: cada especie tendrá un *nicho realizado* (post competitivo) menor al fundamental (o precompetitivo). Como resultado de la depredación también pueden reducirse los nichos: los individuos tienden a rehuir sitios con alto riesgo de depredación, aunque la disponibilidad de alimento sea alta.

Los nichos pueden variar estacionalmente y según la condición de los individuos, por ejemplo un renacuajo no ocupa el mismo nicho que el sapo adulto.



Modelos para los patrones de distribución de especies.

La cantidad de individuos que puede alcanzar una especie en una comunidad estará relacionada con la cantidad de recursos de que se apropie, especialmente con la **gama de recursos**, es decir, la variedad de recursos que sea capaz de utilizar (asumiendo que la abundancia de los distintos recursos es similar). Si una especie concentra la mayor proporción de individuos en unos pocos tipos de recurso, y estos son escasos, será menos abundante que una que muestre mayor amplitud. Considerando una dimensión del nicho, hay distintos modelos sobre cómo se reparten los distintos estados de un recurso entre las especies de una comunidad, que producen distintos patrones de abundancia relativa.



El modelo de vara partida supone que la gama total del nicho se reparte entre las especies en trozos determinados en forma aleatoria. Esto produce una comunidad relativamente equitativa. El modelo geométrico asume que las especies se van apropiando de una fracción cada vez menor del nicho, y por lo tanto la abundancia disminuye con el rango. El modelo lognormal asume que los números de individuos de las distintas especies son independientes. Da un patrón intermedio.

Los dos modelos siguientes suponen que la proporción de la dimensión del nicho que ocupe una especie va a ser proporcional al número de individuos de la especie: mayor amplitud de nicho implicará mayor abundancia.

Modelo de vara partida (Hipótesis del límite del nicho aleatorio): cada especie contribuye al total de individuos con una fracción que puede ser representada como fragmentos de una varilla rota al azar.

Suposiciones:

Aunque el nicho sea multidimensional, sólo una de las dimensiones o recursos actúa como limitante.

Los límites del nicho de cada especie se determinan aleatoriamente

No hay superposición entre los nichos de las distintas especies.

La analogía es la siguiente: la vara representa el recurso limitante a repartir (por ejemplo, dimensión alimento del nicho), que se rompe en (S-1) puntos arrojados al azar, quedando dividida en trozos contiguos, sin superposición, cuya longitud será proporcional a la abundancia de cada especie.

Serie geométrica. Es la menos equitativa. Hay una especie muy abundante, y la abundancia relativa decrece rápidamente con el rango (el rango es la ubicación de la especie según un ordenamiento de mayor a menor abundancia, es decir, la especie más abundante es la de rango 1, la siguiente de rango 2, etc.).

Suposiciones acerca del reparto del recurso entre especies:

Las especies que colonizan un hábitat utilizan una fracción constante del recurso disponible, k , y, como en el modelo de Mac Arthur, la abundancia es proporcional a la fracción de nicho ocupado. La segunda especie ocupa la misma fracción k de lo que queda disponible después que la primera especie se apropió de una parte de los nichos disponibles.

Los valores de abundancia relativa vienen dados por los términos de una serie geométrica = k para la especie de mayor abundancia

$(1-k)*k$, para la segunda, $(1-k)$ es lo disponible una vez que la primera se apropió de su parte del recurso.

$(1-k)^2*k$ para la tercera, y así sucesivamente

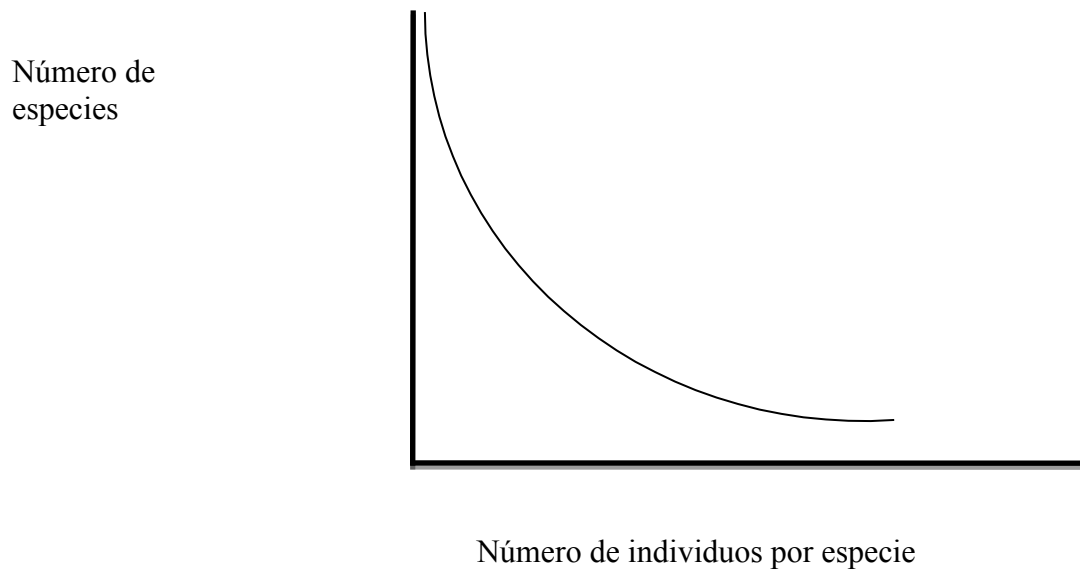
El número de individuos por especie según el rango de ésta está dado por =

$$N_r = N * k * (1-k)^{r-1}$$

Este patrón de reparto de los recursos es característico de sistemas donde hay especies dominantes competitivamente.

Distribución log- normal. (Preston) Se basa en la idea de que el número de individuos por especie sigue una distribución normal, con muchas especies con valores intermedios y pocas muy poco o muy abundantes. La suposición biológica es que la distribución del número de individuos por especie es la resultante de la superposición de varios procesos aleatorios e independientes. Como resultado se obtiene un patrón de abundancias relativas intermedio entre los de vara partida y geométrico.

Distribución logarítmica: Cuando la **partición no es totalmente aleatoria** y algunas especies ocupan una **proporción mayor** que el azar se espera la **serie logarítmica**



Bibliografía:

Begon, M., Harper, J.L., & Townsend, C.R. Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades

Gee, J.H.R. y P.S. Giller. 1987. Organization of communities. Past and Present. Blackweel Scientific Publications, Oxfors.

Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Torrey Botanical Club Bulletin* 53: 7-26.

Ricklefs, R.E. *Invitación a la ecología. La economía de la naturaleza*. Editorial Médica Panamericana.

Rodríguez, J. 2001. *Ecología*. Ediciones Pirámide. Madrid. 411 pp.

Rusch, G.M. y M. Oesterheld. Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos* 78:519-526.

Whittaker R.H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* 42: 207-264.