

Teórica: Relaciones interspecíficas. Competencia.

Hasta ahora se estudiaron las características de las poblaciones consideradas en forma aislada, pero en la naturaleza las poblaciones de distintas especies interactúan entre sí.

Si bien el proceso de la interacción puede ser de variadas formas, hay tres tipos fundamentales: que los individuos de una especie afecten negativamente a los de otra, que los afecten favorablemente o que no produzcan ningún efecto. De acuerdo a lo que vieron en la parte de ecología de poblaciones, ¿qué significa afectarse en forma positiva o negativa? ¿Qué característica del individuo o de la población va a ser afectada? A nivel individual, la interacción entre organismos puede afectar la tasa de crecimiento, la reproducción y la supervivencia, que a su vez determinan el fitness (relacionado con el aporte de progenie a las siguientes generaciones). A nivel poblacional, las relaciones interspecíficas se manifiestan en cambios en la capacidad de carga del ambiente y en la tasa de crecimiento poblacional. A su vez, las relaciones entre las especies van a determinar qué conjunto de ellas pueden o deben coexistir y, por lo tanto, la composición de las comunidades.

De acuerdo al tipo de efecto que sufra cada una de las especies que interactúan, definimos los distintos tipos de interacción:

		Efecto de la especie A sobre B		
		+	-	0
Efecto de especie B sobre A	+	++	+-	+0
	-		--	-0
	0			00

Tipos de interacción (+ +): Incluyen **MUTUALISMO (o simbiosis)** y **PROTOCOOPERACIÓN**. En ambos casos la interacción beneficia a los individuos de las dos especies, pero en un caso la interacción es necesaria para la existencia de las especies, y en el otro pueden vivir en forma independiente.

Ejemplos: hongos y algas en los líquenes, termitas y bacterias degradadoras de la glucosa (interacción obligatoria: **MUTUALISMO**), pájaros sobre caballos, género de acacia con hormigas, que anidan en su interior, se alimentan de néctar y la defienden de otros insectos herbívoros, bacterias fijadoras de nitrógeno y raíces de leguminosas (**PROTOCOOPERACIÓN**)

Tipos de interacción (+ 0): **COMENSALISMO**. Una de las especies se beneficia con la presencia de la otra especie, pero la segunda no es ni beneficiada ni afectada negativamente. Ejemplo: plantas epífitas sobre árboles, como bromeliáceas y orquídeas. El árbol les provee un hábitat donde vivir, y no es afectado por su presencia.

Tipo de interacción (- 0): **AMENSALISMO**. Una de las especies es perjudicada, la otra no es afectada. Ejemplo: alelopatías, hay plantas que producen sustancias tóxicas para otras especies, y a su vez no se ven afectadas por la presencia de la otra.

Tipo de interacción (- +): En este tipo de interacciones una especie es beneficiada y la otra perjudicada por la interacción. **DEPREDACION:** es el consumo de un organismo (la presa) por parte de otro organismo (el depredador), estando la presa viva en el momento del ataque. Hay distintos casos: **DEPREDACIÓN VERDADERA**, en la que un organismo mata y consume en parte o totalmente a su presa y a lo largo de su vida mata varias presas. Ej: pumas, zorros, gatos, roedores y hormigas granívoras.

HERBIVORÍA: los herbívoros o ramoneadores también atacan varios individuos a lo largo de su vida, pero consumen parte de la presa, sin matarla, al menos en el corto plazo. Ejemplos: grandes vertebrados herbívoros como vacas y caballos, también las hormigas herbívoras. **PARASITISMO:** al igual que los ramoneadores, un organismo se alimenta de parte de otro y no lo mata, al menos en el corto plazo. Pero en este caso los ataques se concentran en uno o pocos individuos a lo largo de su vida. Existe una íntima asociación entre los parásitos y sus huéspedes, y proveen ejemplos de coevolución. Podemos a su vez distinguir lo **micro** y los **macroparásitos**. Los primeros son de pequeño tamaño, en general son numerosos dentro de un hospedador y son parásitos intracelulares. Todo su ciclo transcurre dentro del huésped. Ej: virus y bacterias causantes de enfermedades (virus del mosaico del tabaco, virus de la gripe, etc). En este caso los modelos epidemiológicos tratan con el número de afectados por la enfermedad, y no con el número de parásitos. Los macroparásitos son menos numerosos, y en general se alojan en cavidades, o también pueden ser externos. Los modelos epidemiológicos en este caso tienen en cuenta el número de parásitos. Ejemplos: tenia, duela del hígado, *Trypanosoma cruzi*. **PARASITOIDES:** son un grupo de insectos cuyas hembras colocan sus huevos sobre o cerca de otros insectos, generalmente en estadios previos al adulto y como consecuencia emerge un adulto del parasitoide y no del huésped. La mayoría de los parasitoides son himenópteros, pero también hay dípteros.

OTROS CASOS DE PARASITISMO: parasitismo de cría en aves. Ponen sus huevos en nidos ajenos, como los tordos.

Tipo de interacción (-,-): COMPETENCIA INTERESPECIFICA. En este caso ambas especies se ven afectadas por la interacción, aunque no necesariamente con la misma intensidad. Se produce **competencia** entre individuos de distintas especies cuando estos **comparten un recurso que se encuentra en condiciones limitantes**. Según cuáles sean las características de las especies que interactúan, se puede dar la coexistencia o la **exclusión competitiva**. **El principio de exclusión competitiva o de Gause**, dice que dos especies que compartan su nicho no pueden coexistir indefinidamente, que una excluirá a la otra. Sin embargo, cuando el ambiente es espacialmente heterogéneo a distintas escalas, puede ser que no coexistan a escala de microhábitat, pero si de macrohábitat (una utiliza parches con alta cobertura de gramíneas y otra con mayor cobertura de arbustos dentro de un ambiente de pastizal). También puede suceder que se reemplacen en el tiempo.

Relacionado con el principio de exclusión competitiva se deriva que existe un grado de similitud máxima a partir del cual las especies no podrán coexistir

A nivel individual, el resultado de la competencia es una disminución del fitness, ya sea por una disminución en la tasa de crecimiento, en la fecundidad o en la supervivencia. La primera característica influye sobre las otras dos.

A nivel poblacional, como consecuencia de la competencia disminuye la tasa de crecimiento poblacional y la capacidad de carga del ambiente.

La interacción entre individuos de las distintas especies puede ser directa (los individuos interfieren entre ellos, por ej: pelean para obtener un recurso), o indirecta, a través del uso de uno o varios recursos comunes. En el primer caso hablamos de **competencia por interferencia**, en el segundo de **competencia por explotación**.

Las especies que evolucionaron en simpatria sufrieron una **presión selectiva para evitar la competencia**, a través de la **disminución de la superposición en el uso de los recursos**. Esto condujo a la **diferenciación de nichos**, a través de la **divergencia de caracteres** (fijada genéticamente) o a través de cambios comportamentales como la selección de hábitat. Los cambios operados tiempo atrás y fijados genéticamente son difíciles de asignar a la competencia, y han dado lugar al llamado **“fantasma de la competencia en el pasado”**. Los cambios no fijados genéticamente pueden expresarse o no según la presencia de la especie competidora, facilitando la demostración de la relación causal.

El resultado de la interacción entre especies que compiten depende de sus números, del ambiente en que se desarrolle la competencia y de la variabilidad temporal.

PRINCIPALES MODELOS DE COMPETENCIA

El modelo más ampliamente utilizado para predecir qué sucede cuando dos especies interactúan es el de Lotka- Volterra, derivado de la ecuación logística de crecimiento poblacional. Requiere como condición que ambas especies muestren un crecimiento logístico, con sus densidades tendiendo a un equilibrio, y que el efecto de la competencia se mantenga constante a lo largo del rango de densidades.

$dN_1/dt = r_1 * N_1 * (K_1 - N_1) / K_1$ Ecuación de crecimiento de la especie 1 aislada

$dN_1/dt = r_1 * N_1 * (K_1 - N_1 - \alpha_{12} * N_2) / K_1$ Ecuación de crecimiento de la especie 1 cuando está presente la competidora (especie 2). Ecuación 1

Se ve que el efecto de la segunda especie es contribuir al efecto denso dependiente sobre la tasa de crecimiento poblacional de la especie 1. La magnitud del efecto depende cuán equivalentes sean los individuos de una y otra especie en términos de la utilización de recursos: cuanto mayor sea la superposición, y cuanto más consuman, mayor será el efecto competitivo. El término de conversión de un individuo de una especie en otra se denomina: **coeficiente de competencia**, y significa a cuántos individuos de una especie equivale cada uno de la otra (en este caso a cuántos individuos de la especie 1 equivale un individuo de la especie 2)

Lo mismo podemos plantear para la especie 2:

$dN_2/dt = r_2 * N_2 * (K_2 - N_2) / K_2$

$dN_2/dt = r_2 * N_2 * (K_2 - N_2 - \alpha_{21} * N_1) / K_2$ Ecuación de crecimiento de la especie 2 cuando está presente la competidora (especie 1). Ecuación 2

Para poder saber qué va a suceder como resultado de la interacción, debemos considerar las ecuaciones de crecimiento de las dos especies simultáneamente, y analizar que sucederá cuando ambas lleguen al equilibrio. Para ello debemos igualar cada una de las ecuaciones de crecimiento (1 y 2) a 0.

$$dN_1/dt = r_1 * N_1 * (K_1 - N_1 - \alpha_{12} * N_2) / K_1 = 0$$

$$dN_2/dt = r_2 * N_2 * (K_2 - N_2 - \alpha_{21} * N_1) / K_2 = 0$$

Lo cual es equivalente a decir que los términos entre paréntesis son iguales a 0 (no nos interesan los casos de $r=0$)

$$K_1 - N_1 - \alpha_{12} * N_2 = 0 \quad \text{de donde se deriva que } N_1 = K_1 - \alpha_{12} * N_2$$

$$K_2 - N_2 - \alpha_{21} * N_1 = 0 \quad \text{de donde se deriva que } N_2 = K_2 - \alpha_{21} * N_1$$

De ahí se deduce que ahora no hay un único punto de equilibrio para cada especie, sino un conjunto de puntos que dependen de la abundancia de la competidora. En un gráfico de N_1 versus N_2 , el punto de equilibrio único de la especie 1 (K_1) se convirtió en una línea que une los puntos (N_1, N_2) que implican crecimiento cero para la especie 1 (Figura). Para poder dibujar esta línea necesitamos dos puntos: lo más sencillo es buscar las intersecciones en cada eje.

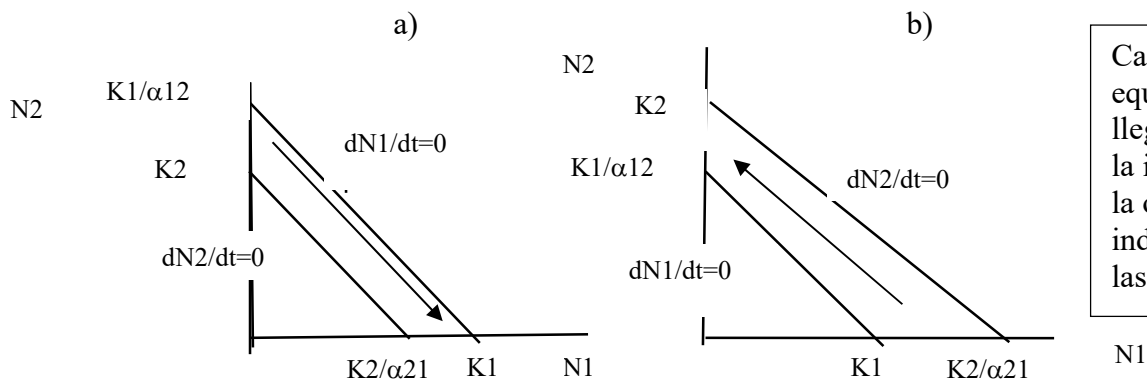
Para la especie 1: $N_1 = K_1 - \alpha_{12} * N_2$

Cuando $N_1 = 0$ $N_2 = K_1 / \alpha_{12}$ y cuando $N_2 = 0$ $N_1 = K_1$

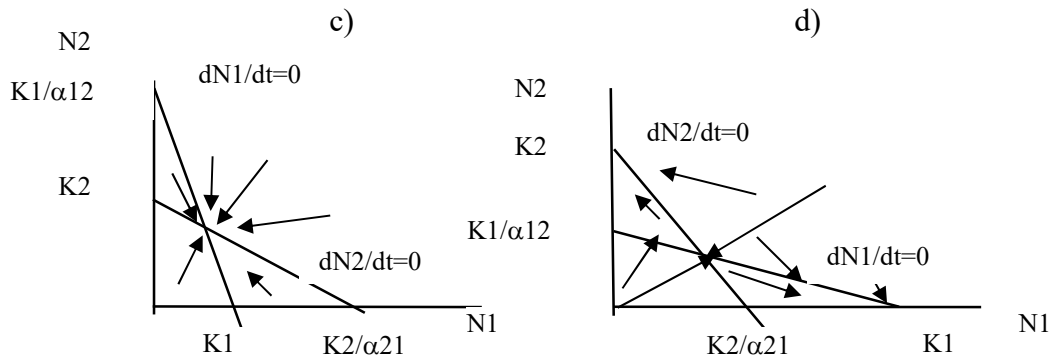
Para la especie 2 $N_2 = K_2 - \alpha_{21} * N_1$

Cuando $N_2 = 0$ $N_1 = K_2 / \alpha_{21}$ y cuando $N_1 = 0$ $N_2 = K_2$

De acuerdo a los valores de los coeficientes de competencia y los K , podemos describir 4 casos:



Casos a y b: en el equilibrio una especie llega a su K (la que tiene la isocline por encima) y la otra se extingue, independientemente de las condiciones iniciales



Caso c: desde todas las condiciones iniciales (N1, N2) se tiende a un punto de equilibrio estable en la intersección de las dos isoclinas. En este caso la competencia intraespecífica es mayor que la interespecífica

Caso d: según las condiciones iniciales (N1, N2) llega a su K una de las dos especies, o se llega al punto de equilibrio inestable en la intersección de las dos isoclinas (puntos iniciales ubicados sobre la recta que une el origen (0,0) y el punto de intersección de las isoclinas. Esta recta también define las zonas donde se tiende a un K o al otro. En este caso la competencia interespecífica es mayor que la intraespecífica

En un sistema multiespecífico las ecuaciones se pueden generalizar:

$$dN1/dt = r1 * N1 * (K1 - N1 - \sum \alpha 1i * Ni) / K1 = 0$$

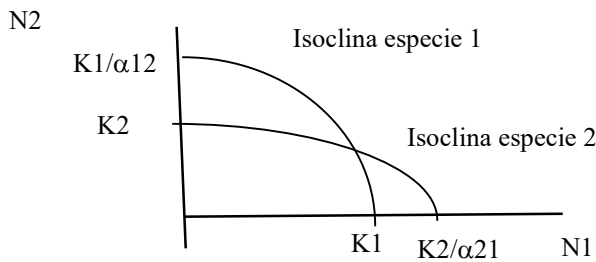
$$dN2/dt = r2 * N2 * (K2 - N2 - \sum \alpha 2i * Ni) / K2 = 0$$

El modelo de Lotka Volterra asume que los coeficientes de competencia son constantes e independientes de la densidad. Si se modifican las ecuaciones de manera de incluir el efecto de la competencia por interferencia, que se asume como proporcional al producto de las densidades de las competidoras, debido a que depende de la probabilidad de encuentro, los coeficientes de competencia no son constantes, y las isoclinas no son rectas.

$$dN1/dt = r1 * N1 * (K1 - N1 - \alpha 12 * N2 - \beta 12 * N1 * N2) / K1 = 0$$

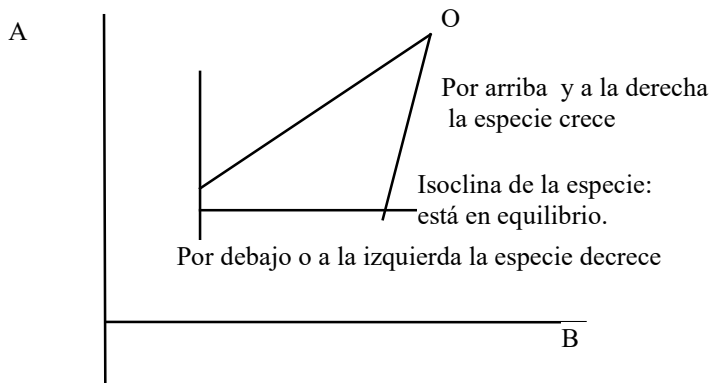
$$dN2/dt = r2 * N2 * (K2 - N2 - \alpha 21 * N1 - \beta 21 * N1 * N2) / K2 = 0$$

En este caso las isoclinas no son rectas, y pueden conducir a distintos resultados que para el modelo lineal.

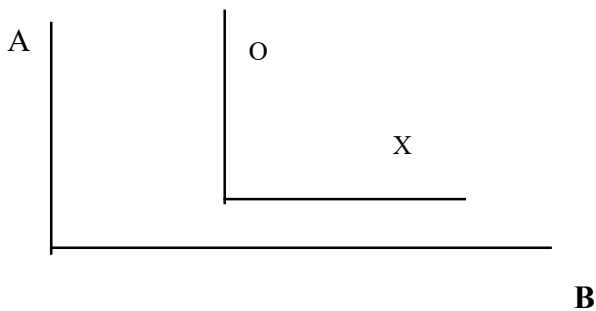


MODELO DE COMPETENCIA INTERESPECÍFICA DE TILMAN: Tiene en cuenta tanto las características de las especies competidoras como la dinámica de renovación de los recursos:

Vamos a considerar primero una isoclina de crecimiento 0 (ICNC) de una sola especie utilizando dos recursos esenciales. Esta línea es el límite entre las combinaciones de disponibilidades de recursos (A y B) que permiten a la especie sobrevivir y reproducirse, y las combinaciones de recursos que no se lo permiten. Los cambios en los niveles de recursos se deben a dos fuerzas: renovación (que los hace tender hacia arriba y a la derecha, a un punto de oferta O) y consumo (que los hace tender hacia abajo a la izquierda).



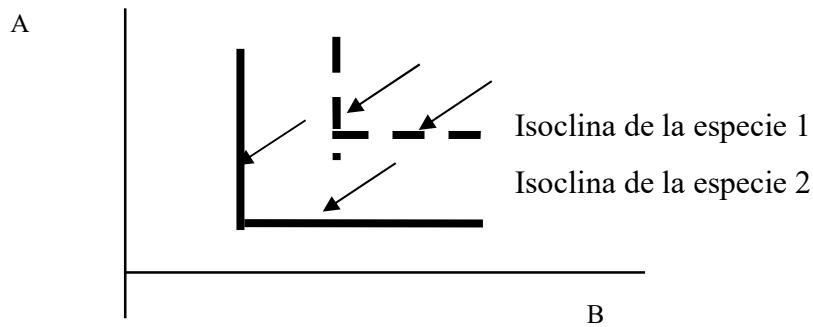
Por renovación los recursos tienden al punto de oferta, O. Cuando los vectores de renovación y consumo se encuentran en oposición directa, no se produce ningún cambio neto en el nivel de recurso, en caso contrario, los niveles de recursos varían.



Según la isoclina, la especie necesita consumir mayor cantidad del recurso B que del A para poder empezar a crecer. Según el punto de oferta O, la especie va a encontrarse limitada primero por el recurso B, ya que al consumir, va a llevar la disponibilidad a un punto de la isoclina respecto a B. Según el punto de oferta X se va a encontrar limitada primero por A

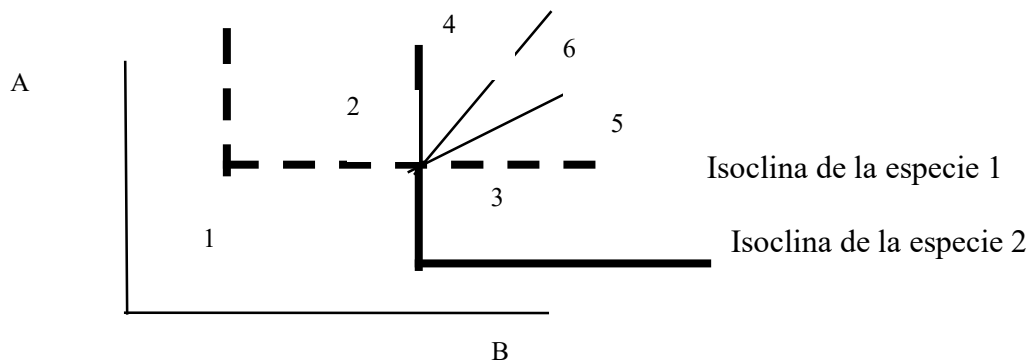
Cuando hay dos especies que compiten por el uso de los recursos A y B, sus

isoclinas pueden ser como muestra la figura:



En este caso, la isoclina de la especie 2 muestra que requiere menor cantidad de recursos para crecer que la especie 1, por lo que, si los puntos de oferta están ubicados en cualquier lugar por encima de la isoclina de 2, es capaz de llevar los recursos a niveles en los que la especie 1 no puede subsistir y se extingue

En el caso que las isoclinas de las dos especies se crucen se observan 6 regiones: en 1 los puntos de oferta están por debajo de ambas ICNC, no sobrevive ninguna especie



Para los puntos de oferta ubicados en la región 2, la especie 1 puede crecer y va a llevar las disponibilidades hasta su isoclina. La especie 2 va a decrecer hasta extinguirse.

Para los puntos de oferta ubicados en la región 3, la especie 2 puede crecer y va a llevar las disponibilidades hasta su isoclina. La especie 1 va a decrecer hasta extinguirse.

Para los puntos de oferta ubicados en la región 4, inicialmente ambas especies crecen, al ser consumidos, los recursos van a alcanzar un punto sobre la isoclina de la especie 2, que no puede crecer más. La especie 1 continúa creciendo hasta llevar las disponibilidades sobre su isoclina, donde se va a mantener en equilibrio. La especie 2 va a decrecer hasta extinguirse.

Para los puntos de oferta ubicados en la región 5, inicialmente ambas especies crecen, al ser consumidos, los recursos van a alcanzar un punto sobre la isoclina de la especie 1, que no puede crecer más. La especie 2 continúa creciendo hasta llevar las disponibilidades sobre su isoclina, donde se va a mantener en equilibrio. La especie 1 va a decrecer hasta extinguirse.

Para los puntos de oferta ubicados en la región 6, la especie 1 está más limitada por el recurso A que por el recurso B (está más cerca de la isoclina para A que para B), mientras que la especie 2 está más limitada por B que por A (está más cerca de la isoclina para B que para A). Según la ubicación de sus isoclinas, la especie 1 necesita más del recurso A que del B para crecer, su vector de consumo es mayor para A. Por el contrario, la especie 2 necesita más del recurso B que del A para crecer. Como cada especie consume más del recurso que limita su propio crecimiento, el sistema se equilibra en la intersección de las dos ICNC.

METODOS PARA EVALUAR LA COMPETENCIA.

DERIVADOS DE LOTKA VOLTERRA.

Método de regresión (Hallett y Pimm, 1979). Como consecuencia del modelo de Lotka Volterra, uno espera que cuanto más grandes sean los números de una especie, menores sean los de la otra, ya que:

$$\text{Para la especie 1: } N_1 = K_1 - \alpha_{12} * N_2$$

$$\text{Para la especie 2 } N_2 = K_2 - \alpha_{21} * N_1$$

Si uno tiene datos de censos en distintos sitios, en los que varían los números de las dos especies, puede efectuar una regresión y el valor de la pendiente será un estimador del coeficiente de competencia, la ordenada al origen representa el K.

Problema: este método asume que el sistema llega a un equilibrio, que el crecimiento de ambas especies es logístico y que la variación en números entre sitios se debe sólo a competencia. No existe una verdadera variable dependiente y otra independiente, no se puede establecer causa efecto. No hay manera de estimar en forma independiente los coeficientes de competencia de las dos especies

Método de Remoción: Se remueve una especie y se evalúan los cambios respecto a sitios controles en los números y parámetros demográficos de la otra especie. Se pueden evaluar los efectos recíprocos removiendo en algunos sitios una especie y en otros la otra. Puede establecerse la relación causa- efecto.

Requiere logística:

- poder cambiar los números de una especie en forma significativa,
- que las respuestas sean observables en tiempos relativamente cortos,
- la escala espacial debe ser lo suficientemente grande como para observar cambios a nivel poblacional.
- Se deben efectuar controles y réplicas adecuados.

Problemas de interpretación:

- Cuando existen más de dos especies, el resultado de la competencia entre el par que estudio puede verse enmascarado por los efectos de otras especies.
- Al cabo de cuánto tiempo debo analizar el resultado de la experiencia.

Para el caso de la remoción de una especie 2, el estimador del coeficiente de competencia sobre la especie 1 es:

$$\alpha_{12} = \frac{N_1 (\text{remoción de 2}) - N_1 (\text{control})}{[N_2 (\text{control}) - N_2 (\text{remoción de 2})]}$$

Mientras que si la especie que se remueve es 1,

$$\alpha_{21} = N_2 (\text{remoción de 1}) - N_2 (\text{control}) / [N_1 (\text{control}) - N_1 (\text{remoción de 2})]$$

MÉTODO INDIRECTO, EN BASE A SUPERPOSICIÓN DE RECURSOS (LEVINS). Se basa en la suposición de que a mayor superposición en el uso de recursos, mayor competencia. El coeficiente de competencia de una especie 2 sobre otra 1 se puede estimar mediante la relación entre la superposición en el uso de recursos respecto a la amplitud de nicho de la especie 1.

Es decir, el efecto de la competencia va a ser mayor para aquella especie en el que la superposición ocupe una mayor proporción de su nicho. Considerando, por ejemplo, la dimensión de nicho alimento para roedores podemos establecer tres categorías: hojas verdes, semillas e invertebrados. Estas categorías se denominan “estados del recurso”. Si calculamos qué porcentaje o proporción (en volumen) de los estómagos de dos especies de roedores (1 y 2) está ocupado por cada uno de estos ítems (π_i):

Ejemplo:	Hojas verdes	Semillas	Invertebrados
Especie 1	50 %	25%	25%
Especie 2	25%	10%	65%

$$\alpha_{12} = \Sigma (\pi_{i1} * \pi_{i2}) / \Sigma (\pi_{i1})^2$$

$$\alpha_{12} = (0.5 * 0.25 + 0.25 * 0.10 + 0.25 * 0.65) / (0.50 * 0.50 + 0.25 * 0.25 + 0.25 * 0.25)$$

$$\alpha_{12} = 0.833$$

$$\alpha_{21} = (0.5 * 0.25 + 0.25 * 0.10 + 0.25 * 0.65) / (0.25 * 0.25 + 0.10 * 0.10 + 0.65 * 0.65)$$

$$\alpha_{21} = 0.631$$

En cada caso, el estimador se basa en la magnitud de la superposición (numerador) respecto a la amplitud de nicho de cada especie (denominador).

Bibliografía

Begon, M. And M. Mortimer. 1986. Population Ecology. A unified study of animals and plants. Sinauer Associates, Inc. Publishers.

Begon, Harper, and Townsend. 1996. Ecología: Individuos, poblaciones y comunidades. Blackwell Scientific Publications