

6

Competencia intraespecífica

6.1 Introducción: naturaleza de la competencia intraespecífica

Los organismos crecen, se reproducen, mueren y emigran (capítulos 4 y 5). Se ven afectados por las condiciones en que viven (capítulo 2) y por los recursos que obtienen (capítulo 3). Pero ningún organismo vive aislado. Todos ellos, por lo menos durante una parte de su vida, son miembros de una población compuesta por individuos de su propia especie.

Los individuos de una misma especie tienen necesidades muy similares para sobrevivir, crear y reproducirse; pero la necesidad combinada de todos ellos por un recurso puede exceder la oferta del mismo. Los individuos *compiten* entonces por dicho recurso y por lo menos algunos de ellos quedan privados de él. El presente capítulo estudia la naturaleza de esta competencia intraespecífica, y sus efectos sobre los individuos competidores. Resultará útil empezar con una definición de trabajo de la competición: «competición es una interacción entre individuos, provocada por la necesidad común de un recurso limitado, y conducente a la reducción de la supervivencia, el crecimiento y/o la reproducción de los individuos competidores». Ahora podemos pasar a estudiar más a fondo la cuestión.

una definición
de competencia

un ejemplo hipotético

Consideremos primero una comunidad hipotética simple: una población próspera de saltamontes (todos de la misma especie) que vive sobre un campo de gramíneas (también de una sola especie). Para poder vivir, los saltamontes deben consumir hierba para conseguir energía y materia con que construir su cuerpo. Pero en el proceso de encontrar y consumir el alimento, utilizan también energía y se exponen al peligro que suponen los depredadores. Cada saltamontes se encontrará frecuentemente en un lugar del campo en que había existido previamente una brizna de hierba — es decir, antes de que otro saltamontes la comiera. Siempre que sucede esto, el saltamontes debe continuar buscando; debe gastar más energía y correr un riesgo mayor antes de poder comer. Y esto ocurrirá con mayor frecuencia cuantos más saltamontes se encuentren en el campo, compitiendo por la comida. Pero un aumento del gasto de energía, un mayor riesgo de mortalidad y una menor tasa de ingestión de alimento reducirán las probabilidades de supervivencia del saltamontes; además, el mayor gasto de energía y la menor ingestión de alimento pueden hacer que el individuo tenga menos energía disponible para su desarrollo y para la reproducción. Así, puesto que la supervivencia y la reproducción determinan la contribución de un saltamontes a la siguiente generación, cuantos más competidores intraespecíficos por el alimento tenga un saltamontes, tanto menos será dicha contribución por su parte.

En lo que se refiere a la hierba, la contribución de un genete individual a la generación siguiente dependerá del número de sus descendientes que a su vez se desarrollen hasta adultos reproductores. Una plántula aislada que crece en un suelo fértil puede tener una probabilidad muy alta de sobrevivir hasta la madurez reproductiva. Probablemente mostrará una gran cantidad de crecimiento modular, y por ello producirá un gran número de descendientes. Sin embargo, una plántula que esté estrechamente rodeada por plántulas vecinas (que le hacen sombra con sus hojas y que agotan el suelo con sus raíces), tiene muy pocas probabilidades de sobrevivir, y si lo consigue será seguramente pequeña y simple, y producirá pocas semillas. Por consiguiente, el aumento de la densidad reducirá la contribución que cada individuo hace a la generación siguiente.

6.2 Rasgos comunes de la competencia intraespecífica

Es evidente que estos dos casos de competencia intraespecífica muestran una serie de rasgos en común. El primero de ellos es que el efecto *último* de la competencia es una menor contribución a la generación siguiente, en comparación con lo que habría sido dicha contribución si no hubieran existido competidores. La competencia intraespecífica conduce a una disminución de las tasas de ingestión de recursos por individuo, quizás a una disminución de las tasas de crecimiento o desarrollo individual, o a una reducción de las reservas almacenadas. Esto puede conducir a su vez a una reducción de la supervivencia y/o de la fecundidad. Como vimos en el capítulo 4, la supervivencia y la fecundidad determinan en conjunto el output reproductor de un individuo.

El segundo rasgo de la competencia intraespecífica es que el recurso por el que compiten los individuos debe hallarse en cantidad limitada. El oxígeno, por ejemplo, si bien es un recurso absolutamente esencial, no es algo por lo que compitan los saltamontes ni las hierbas; la cantidad disponible supera la tasa con que pueden consumirlo las poblaciones más densas. Análogamente, la luz, el alimento, el espacio o cualquier otro recurso sólo son disputados por los competidores si se encuentran en cantidad limitada.

En muchos casos, los individuos competidores no interaccionan unos con otros directamente. Los individuos responden al nivel de un recurso, que ha sido disminuido por la presencia y la actividad de otros individuos. Así, los saltamontes que compiten por el alimento no se ven directamente afectados por otros saltamontes, sino por la reducción en el nivel de comida y por la creciente dificultad de encontrar buena comida que no haya sido ya explotada por los otros. Análogamente, una planta herbácea competitiva se ve afectada adversamente por la presencia de plantas próximas, ya que la zona de la que extrae los recursos (luz, agua, nutrientes) ha quedado afectada por las «zonas de privación de recurso» de las plantas vecinas. En todos estos casos, la competencia puede ser descrita como *explotación*, por cuanto cada individuo se encuentra afectado por la cantidad de recurso que queda después de haber sido explotado por los otros.

Pero en otros muchos casos la competencia toma otra forma, conocida como *interferencia*. Los individuos interaccionan aquí directamente unos con otros, y un individuo impedirá realmente a otro que ocupe una porción del hábitat y por lo tanto que explote los recursos que se hallan en él. Este caso se encuentra, por ejemplo, entre los animales móviles que defienden un *terri-*

el efecto último se ejerce sobre la fecundidad y la supervivencia

la competencia es por recursos limitados

explotación e interferencia

torio (estudiado con mayor detalle en la sección 6.11): el resultado es a menudo que el propio territorio se convierte en recurso. La interferencia se puede producir también entre organismos sésiles. La presencia de un balano sobre una roca, por ejemplo, impide que otro balano ocupe esta misma posición, si bien el alimento en este lugar puede exceder a la demanda de un sólo organismo. De hecho, la interferencia es muy frecuente entre los animales y plantas sésiles que viven en las costas rocosas: con frecuencia compiten a través del crecimiento de un individuo por encima de otro. En estos casos, los efectos de la competencia suelen ser obvios — en numerosos casos de explotación, los efectos son mucho más útiles. En la práctica, la interferencia está casi siempre acompañada por un elemento de explotación aunque, evidentemente, existen numerosos casos de explotación sin interferencia.

«reciprocidad
unilateral»

El tercer rasgo de la competencia intraespecífica estriba en que los individuos competidores son en esencia equivalentes — pero no lo son en la práctica. El mismo hecho de que hayan sido clasificados como de «la misma especie» implica que poseen muchas características fundamentales en común, y que cabe esperar que utilicen recursos similares y reaccionen de modo muy parecido a las condiciones. Sin embargo, es importante no llevar demasiado lejos la idea de que los efectos entre los individuos competidores son recíprocos. Existen muchas ocasiones en las que la competencia intraespecífica es muy desequilibrada: una plántula precoz, robusta, probablemente hará sombra a otra plántula más tardía, enana, y un briozoo de más edad y mayor tamaño probablemente «crecerá por encima» de otro individuo más pequeño y joven. Además, las diferencias hereditarias entre los individuos pueden asegurar con certeza que las interacciones competitivas no son recíprocas. Los genotipos altos del maíz, por ejemplo, habitualmente harán sombra y suprimirán a los genotipos bajos de la misma especie. Por consiguiente, no podemos decir que los individuos competidores de una misma especie son enteramente equivalentes. Lo que podemos decir es que los miembros de la misma especie tienen más probabilidades que los miembros de especies distintas de necesitar el mismo recurso y de reaccionar recíprocamente uno en la presencia del otro.

la competición
puede aumentar
la eficacia

Esta falta de equivalencia exacta significa que el efecto final de la competición no es ni mucho menos igual en los distintos individuos. Los competidores débiles contribuirán poco a la generación siguiente, o no contribuirán en absoluto. Es posible que la contribución de los competidores fuertes se vea sólo muy poco afectada. De hecho, un competidor fuerte puede realizar incluso una contribución *proporcional* superior cuando existe una intensa competencia, en comparación con el caso en que no exista competencia (es decir, si mantiene su contribución cuando todos los individuos que le rodean disminuyen la suya). En otras palabras, aunque el efecto final de la competencia es una reducción del output reproductivo, ello no significa siempre una disminución de la eficacia (es decir, de la contribución relativa) individual, en especial en el caso de los competidores más fuertes. Por consiguiente, no sería correcto afirmar que la competencia «afecta adversamente» a todos los individuos competidores (Wall & Begon, 1985).

los efectos
de la competencia
dependen
de la densidad

Finalmente, el cuarto rasgo de la competencia intraespecífica es que su efecto probable sobre cualquier individuo es mayor cuanto más elevado es el número de competidores. Por ello se dice que los efectos de la competencia intraespecífica *dependen de la densidad*. Para estudiar más a fondo la competencia intraespecífica debemos examinar los efectos de la densidad demográfica sobre los individuos, y en especial sus efectos sobre la muerte, el nacimiento y el crecimiento.

cabe esperar una relación inversa entre el tamaño del territorio y la densidad de néctar — que es precisamente lo que encontraron Gass *et al.*

Por consiguiente, el territorialismo puede ser considerado como una pauta de comportamiento sutil y flexible que ha evolucionado como resultado de las ventajas *netas* que proporciona a los competidores individuales. Como consecuencia independiente de esto, existe una influencia reguladora particularmente intensa sobre las poblaciones en cuestión. Este es sólo un ejemplo (aunque extremo) en el que la competencia intraespecífica es marcadamente asimétrica.

6.12 Autoatenuación

Hemos visto que, a lo largo de un período de tiempo, la competencia intraespecífica puede influir sobre el número de muertes, el número de nacimientos, la cantidad de crecimiento y la distribución de la biomasa dentro de una población. En las secciones anteriores, esto ha sido ilustrado generalmente considerando los productos finales de la competencia. Pero en la práctica los efectos son a menudo progresivos. A medida que una cohorte envejece, los individuos aumentan de tamaño, sus necesidades aumentan, y por ello compiten con una intensidad cada vez mayor. A su vez, esto tiende a incrementar gradualmente su riesgo de morir. Por ello, el número de supervivientes y la tasa de crecimiento de los mismos están influidos simultáneamente por la densidad.

Las pautas que aparecen en las cohortes atiborradas, envejecidas, han sido estudiadas en diversas poblaciones vegetales. La figura 6.34a ilustra un ejem-

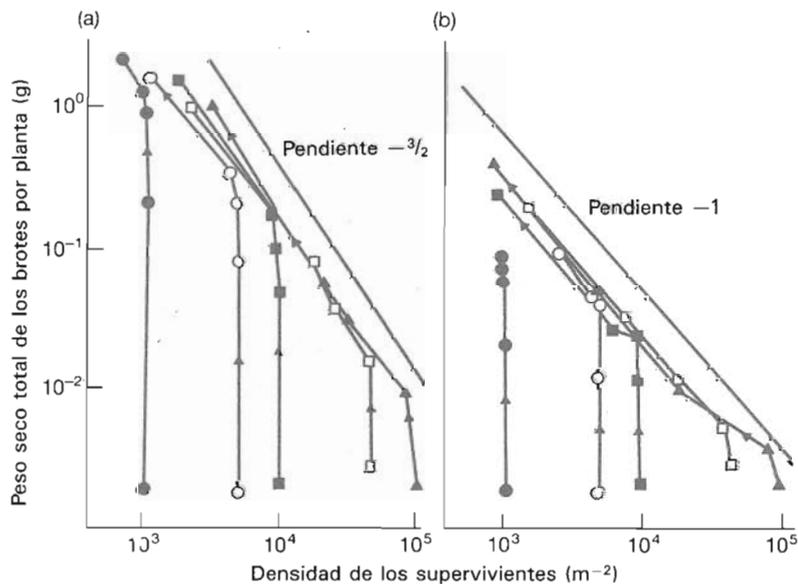


Figura 6.34 Autoatenuación en *Lolium perenne* sembrado con cinco densidades: 1000 (●), 5000 (○), 10 000 (■), 50 000 (□) y 100 000 (▲) «semillas» m^{-2} . (a) 0 % sombra, (b) 83 % sombra. Las líneas unen las poblaciones con las cinco densidades de siembra recolectadas en cinco ocasiones sucesivas. Por consiguiente, indican las trayectorias, en el tiempo, que habrían seguido estas poblaciones. Las flechas indican las direcciones de las trayectorias, es decir, la dirección de la autoatenuación. Para más detalles, véase el texto. (Según Lonsdale & Watkinson, 1982.)

plo de ello; ambos ejes son a escala logarítmica. El ray-grass perenne, *Lolium perenne*, fue sembrado con distintas densidades y se recolectaron muestras de cada densidad pasados 14, 35, 76, 104 y 146 días (Lonsdale & Watkinson, 1982). Las diferentes líneas de la figura representan distintas intensidades de siembra. Los puntos sucesivos a lo largo de una línea representan las poblaciones con la misma densidad inicial de siembra, pero a distintas edades. Por consiguiente, las líneas son trayectorias que siguen el paso del tiempo. Esto viene indicado por las flechas, que parten de un gran número de individuos pequeños, jóvenes (abajo, a la derecha) y terminan en unos pocos individuos mayores, de más edad (arriba, a la izquierda).

A partir del día 35, el crecimiento de las plantas era más lento en las poblaciones con densidad elevada: el peso medio de las plantas (en una edad determinada) era siempre mayor en las poblaciones con baja densidad (fig. 6.34a). También queda claro que las poblaciones más densas, de crecimiento más lento, eran las primeras en sufrir una mortalidad substancial: desde el día 35 hasta la última recolección, las dos poblaciones con una densidad de siembra más elevada experimentaron una disminución progresiva de la densidad. Pero lo que es más notable en estas poblaciones con densidad elevada es que *la densidad disminuía y el peso de las plantas aumentaba al unísono*: ambas poblaciones progresaron a lo largo de una línea recta única, con una pendiente de aproximadamente $-3/2$. Se dice que las poblaciones han experimentado una autoatenuación (es decir, una disminución progresiva de una población de individuos en crecimiento), y la línea con una pendiente aproximada de $-3/2$ a la que se aproximan y a la que luego siguen recibe el nombre de *línea de atenuación*.

En las poblaciones con una densidad de siembra menor, la autoatenuación empezó más tarde. De hecho, cuanto más baja era la densidad, tanto más tarde se iniciaba la autoatenuación. Pero en todos los casos las poblaciones siguieron al principio una trayectoria que era casi vertical, es decir, presentaban poca mortalidad. Luego, a medida que se acercaban a la línea de atenuación, las poblaciones sufrieron una tasa creciente de mortalidad, de modo que las pendientes de todas las trayectorias de autoatenuación se aproximaron gradualmente a $-3/2$. Finalmente, al alcanzar la línea de atenuación, las poblaciones progresaron a lo largo de ella.

Los ecólogos especializados en el reino vegetal han encontrado repetidamente que las poblaciones vegetales en crecimiento, con autoatenuación (si poseen una densidad de siembra suficiente) se aproximan y luego siguen una línea de atenuación cuya pendiente es de aproximación $-3/2$. Por ello, esta relación recibe a menudo el nombre de «*ley de la potencia $-3/2$* » (Yoda *et al.*, 1963), puesto que la densidad (d) está relacionada con el peso medio (\bar{w}) según la ecuación:)

$$\log \bar{w} = \log c - \frac{3}{2} \log d$$

o bien

$$\bar{w} = c d^{-3/2},$$

donde c es una constante. De hecho, en muchos de los casos en los que se ha encontrado esta relación, no se siguió en el tiempo a una sola cohorte, sino que se compararon diversas poblaciones similares con edades distintas. Esto es cierto sobre todo con poblaciones de árboles y otras especies de vida larga.

la cohortes se aproximan a una línea de atenuación y luego la siguen

las pendientes similares en las distintas líneas de atenuación condujeron a la ley de la potencia $-3/2$

pendientes
de atenuación de -1

Una pendiente de $-3/2$ indica que en una población en crecimiento y con autoatenuación, el peso medio de las plantas *aumenta* más rápidamente que no *decrece* la densidad. Por consiguiente, una población que siga una línea de atenuación $-3/2$ aumentará constantemente su peso *total* (o su producción). Evidentemente, llega a un momento en que esto debe cesar: la producción no puede aumentar indefinidamente. Cabe esperar que la línea de atenuación pase de una pendiente de $-3/2$ a una pendiente de -1 , de modo que el peso total por unidad de superficie permanezca constante. Esto es lo que sucedía cuando se cultivaban poblaciones de *Lolium perenne* (fig. 6.34b) con intensidades luminosas bajas (17 % de la luz de pleno día). Una pendiente de -1 significa que el crecimiento ulterior de los supervivientes equilibra exactamente las muertes de otros individuos, es decir, que parece ocurrir cuando la producción total alcanza un máximo que no puede ser rebasado por dicha especie en ese ambiente determinado. En un ambiente con una intensidad luminosa reducida, la producción máxima se halla disminuida; las pendientes de -1 se ponen entonces de manifiesto con densidades más bajas (fig. 6.34b). Pero en la práctica, incluso en los experimentos artificiales, pocas poblaciones con autoatenuación alcanzan estas producciones máximas; las pendientes de autoatenuación de -1 son raras.

las diferentes especies
se encuentran
aproximadamente
sobre la misma línea
de atenuación

Curiosamente, todos los tipos de plantas tienen una línea de atenuación con una pendiente aproximadamente de $-3/2$, y parece también que se encuentran aproximadamente sobre la *misma* línea de atenuación, con intersecciones (es decir, valores de c en la ecuación) que quedan dentro de un margen notablemente estrecho (fig. 6.35). En el extremo de la derecha de la línea de la figura 6.35 se encuentran poblaciones de plantas pequeñas con densidad elevada (hierbas anuales y plantas perennes con brotes de vida corta), mientras que en el extremo de la izquierda se hallan las poblaciones menos densas de plantas muy grandes, principalmente de árboles. Todo el espectro de formas y tamaños vegetales se encuentra a lo largo de la línea que une estos dos extremos: la gama incluye las secuoyas (*Sequoia sempervirens*), que son los árboles más altos conocidos, y también el alga unicelular *Chlorella* (J. White, comunicación personal). Pero cada especie se atenúa a lo largo de tan sólo una parte de la línea general de la figura 6.35; es decir, una especie determinada en un ambiente determinado empieza su trayectoria con una línea vertical, que luego se aproxima a la línea $-3/2$ y la sigue durante una parte de la misma. (Probablemente abandonaría de nuevo dicha línea para seguir una pendiente de -1 cuando hubiera alcanzado su producción máxima.) Las diferentes especies entran y salen de la línea general en distintos puntos.

Debemos hacer notar de paso que las figuras 6.34 y 6.35 han sido dibujadas, convencionalmente, con el logaritmo de la densidad en el eje x y el logaritmo del peso medio en el eje y . Esto no quiere significar que la densidad es la variable independiente de la que depende el peso medio. De hecho, se puede aducir que el peso medio aumenta naturalmente durante el crecimiento del vegetal y que determina así la disminución de la densidad. El enfoque más satisfactorio consiste en pensar que la densidad y el peso medio son totalmente interdependientes: ninguno es independiente del otro.

una explicación
de la pendiente $-3/2$

No disponemos de una respuesta exacta a la pregunta de por qué las líneas de atenuación tienen una pendiente de $-3/2$ (véase, por ejemplo, White, 1981). Pero sabemos que en una cohorte en crecimiento, la superficie de cobertura vegetal por unidad de superficie de terreno (el índice de superficie foliar) pasa rápidamente a ser independiente de la densidad de la planta — no continúa aumentando a medida que se incrementa la masa de la población. La relación $-3/2$ suele ser considerada como un reflejo del hecho de que las poblaciones

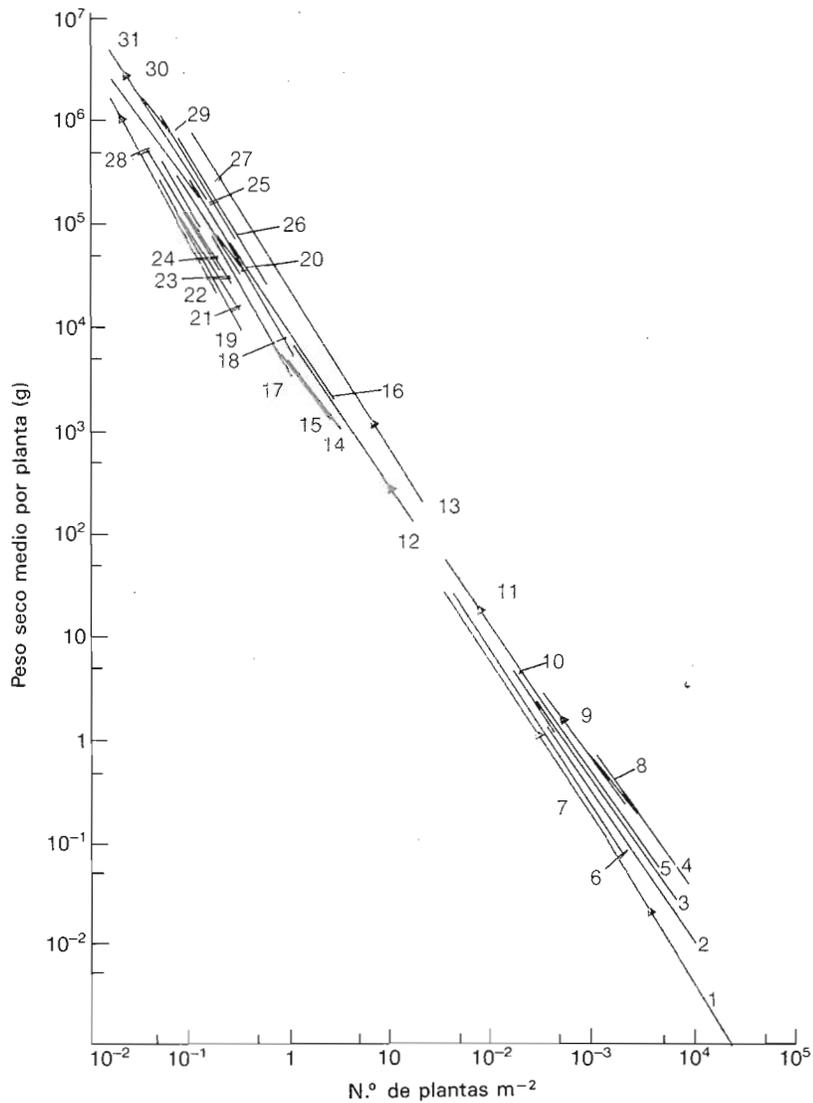


Figura 6.35 Autoatenuación en una gran diversidad de hierbas y árboles. Cada línea representa a una especie diferente, y la línea indica la gama sobre la que se realizaron observaciones. Las flechas, dibujadas sólo sobre las líneas representativas, indican la dirección de la autoatenuación con el transcurso del tiempo. La figura se basa en la figura 2.9 de White (1980), que cita también las fuentes originales y el número de las especies de los 31 grupos de datos. Obsérvese que todas las líneas tienen una pendiente de aproximadamente $-3/2$, y que sus intersecciones caen en una franja relativamente estrecha.

vegetales representan peso o volúmenes (dimensiones con la potencia 3) empaquetados bajo una superficie de follaje que capta la luz (dimensiones con la potencia 2), que permanece constante y que ello es proporcional a la inversa de la densidad.

Observando con mayor detalle una cohorte en desarrollo, vemos que son las hojas que cubren a sus vecinas las que capturan eficazmente la radiación. Por consiguiente, las hojas eficaces son aquellas que se encuentran sobre pecíolos o tallos más largos o sobre tejido muerto persistente como el tronco

gran parte de la «biomasa» que se acumula en una cohorte en atenuación es necromasa

variaciones en la línea de atenuación

¿autoatenuación en los animales?

de un árbol. Por esta razón, la población va quedando formada por individuos progresivamente mayores y más escasos, que llevan su follaje sobre una proporción cada vez mayor de tejido de sostén no fotosintetizador o muerto; y es este tejido muerto el que es acumulado por una población a medida que avanza por la línea de atenuación de $-3/2$. De hecho, si observamos la línea de atenuación de la figura 6.35, de derecha a izquierda, pasamos de las plantas herbáceas hasta los árboles leñosos, pasando por los arbustos; la proporción de tejido muerto es cada vez mayor. ¡No se trata de biomasa, sino de necromasa! Por consiguiente, no podemos explicar la ley de la atenuación $-3/2$ simplemente en términos de alguna relación limitante entre el volumen del follaje y la superficie de terreno. La explicación del presente debe hallarse en el pasado. (Esta idea puede ser extendida para considerar no sólo cómo se produce la atenuación dentro de una población de una única especie, sino también para estudiar el modo en que una especie substituye a otra en el transcurso de una sucesión de vegetación — véase el capítulo 16.)

Finalmente, aunque hemos subrayado el carácter aparentemente universal de la ley de atenuación $-3/2$, existen algunas variantes importantes que debemos considerar. Como ya hemos dicho, los árboles se hallan situados a la izquierda de la figura 6.35 porque sus follajes mantienen un peso muy considerable de tejido; y pueden conseguirlo porque una gran parte de dicho tejido es muerto y necesita muy poco mantenimiento. En cambio, las gramíneas pueden mantener una cantidad relativamente reducida de tejido, ya que la mayor parte de éste requiere un mantenimiento activo. Por ello se hallan situadas a la derecha en la figura 6.35. Los niveles reducidos de luminosidad inducen líneas de atenuación con una pendiente de -1 (fig. 6.34b) debido a que el menor nivel de fotosíntesis sólo puede mantener un peso reducido de tejido. Pero los niveles reducidos de nutrientes no alteran la pendiente de la línea de atenuación. En vez de ello reduce la tasa con que la población avanza a lo largo de dicha línea (Yoda *et al.*, 1963; White & Harper, 1970). Esto es debido a que la cantidad inalterada de luz puede mantener aún (a través de la fotosíntesis) el mismo peso de tejido, pero a niveles bajos de nutrientes las plantas sólo construyen con lentitud este tejido. Finalmente, la forma y el tipo de planta parecen desempeñar un papel crucial en la determinación de la intersección de la línea de atenuación. Las coníferas suelen tener intersecciones más altas que los árboles caducifolios, y las gramíneas tienen una intersección más alta que las plantas herbáceas dicotiledóneas. La importancia de este hecho ha sido discutida por Lonsdale y Watkinson (1983).

Los animales, ya sean sésiles o móviles, deben también «autoatenuarse», por cuanto los individuos en crecimiento de una cohorte compiten de modo creciente entre sí y reducen su propia densidad. Sin embargo, está aún por dilucidar si los animales tienen su propia «ley» de autoatenuación. Evidentemente, no dependen de la luz como las plantas; pero los animales sésiles abarrotados, por lo menos, necesitan empaquetar «volúmenes» bajo un área aproximadamente constante. Por otro lado, parece menos probable la existencia de una ley de autoatenuación que pueda ser aplicada de modo general a los animales móviles (pero, sobre este tema, véase Begon *et al.*, 1986).

brio, estable, de las dos especies, a la que tienden a aproximarse todas las poblaciones mixtas.

De modo general, el modelo de Lotka-Volterra de la competencia interespecífica es capaz de general diversos resultados posibles: la predecible exclusión de una especie por otra, la exclusión en función de las densidades iniciales, y la coexistencia estable. A continuación se discutirán estas posibilidades, junto con los resultados de las investigaciones de campo y de laboratorio. Veremos que los tres resultados del modelo corresponden a circunstancias biológicamente razonables.

7.4.2 El principio de la exclusión competitiva

La figura 7.8a y b describe casos en los que un competidor interespecífico fuerte elimina invariablemente por competencia a un competidor interespecífico débil. Resulta útil considerar esta situación desde el punto de vista de la teoría de los nichos (secciones 2.12 y 3.7). Recordemos que el nicho de una especie en ausencia de competidores de otras especies es su nicho *fundamental* (definido por la combinación de condiciones y recursos que permite que la especie mantenga una población viable). Pero en presencia de competidores, la especie puede verse limitada a un nicho *efectivo*, cuya naturaleza exacta está determinada por el tipo de especies competidoras presentes en él. Esta distinción subraya que la competencia interespecífica reduce la fecundidad y la supervivencia, y que pueden existir partes del nicho fundamental de una especie en las que, como resultado de la competencia interespecífica, la especie ya no pueda sobrevivir y reproducirse con éxito. Estas partes de su nicho fundamental faltan en su nicho efectivo. Así, volviendo a las figuras 7.8a y b, podemos decir que el competidor interespecífico débil carece de un nicho efectivo cuando se halla en competencia con el competidor fuerte. Los ejemplos reales de competencia interespecífica estudiados antes pueden ser examinados ahora de nuevo en términos en nichos.

En el caso de las especies de diatomeas de Tilman y sus colaboradores, los nichos fundamentales de ambas especies eran suministrados por las condiciones de laboratorio (ambas especies medraban cuando eran cultivadas por separado). Pero cuando *Synedra* y *Asterionella* competían, *Synedra* disponía de un nicho efectivo, pero no así *Asterionella*: se producía la exclusión competitiva de *Asterionella*. Se llegaba al mismo resultado cuando competían *P. aurelia* y *P. caudatum* en el experimento de Gause; *P. caudatum* carecía de un nicho efectivo y era excluido competitivamente por *P. aurelia*. Por otro lado, cuando competían *P. aurelia* y *P. bursaria*, ambas especies disponían de un nicho efectivo, pero éstos eran marcadamente distintos — *P. aurelia* vivía en el medio de cultivo y se alimentaba de bacterias, mientras que *P. bursaria* se concentraba en las células de levadura del fondo del tubo. Así pues, la coexistencia estaba asociada a una diferenciación de los nichos efectivos, o «división» de los recursos.

En los experimentos de Tansley con *Galium*, los nichos fundamentales de ambas especies incluían suelos ácidos y suelos calcáreos. Pero en la competencia entre ellas, el nicho efectivo de *G. hercynicum* quedaba limitado a los suelos ácidos, mientras que el de *G. pumilum* se limitaba a los suelos calcáreos: se producía una exclusión competitiva recíproca. Ninguno de los dos hábitats permitía una diferenciación de los nichos, y ninguno de los nichos del hábitat fomentaba la coexistencia.

Entre los balanos de Connell, el nicho fundamental de *Chthamalus* ba-

**nichos fundamentales
y nichos efectivos**

**las especies privadas
de un nicho efectivo
por un competidor
son empujadas
a la extinción**

**los competidores
coexistentes muestran
a menudo
una diferenciación
de los nichos efectivos**

«principio de la exclusión competitiva»

problemas metodológicos difíciles para probar el principio y sobre todo para refutarlo

diferenciación de los nichos y competencia interespecífica: una pauta y un proceso que no siempre están relacionados

jaba hasta la zona de *Balanus*; pero la competencia de *Balanus* limitaba a *Cbthamalus* a un nicho efectivo en la parte superior de la costa. En otras palabras, *Balanus* excluía competitivamente a *Cbthamalus* en las zonas inferiores, pero para el propio *Balanus*, ni tan siquiera su nicho fundamental se extendía hasta la zona de *Cbthamalus* — su sensibilidad a la desecación le impedía sobrevivir allí incluso en ausencia de *Cbthamalus*. Así, de manera general, la coexistencia de estas especies estaba asociada también a una diferenciación de los nichos efectivos. La pauta que se ha detectado en estos ejemplos ha sido descubierta también en otros muchos, y ha sido elevada a la categoría de principio: el «principio de la exclusión competitiva» o «principio de Gause». Puede ser definido del siguiente modo: si dos especies *competidoras* coexisten en un ambiente estable, lo hacen como resultado de la diferenciación de los nichos, es decir, de la diferenciación de sus nichos efectivos. Sin embargo, si no existe dicha diferenciación, o si el hábitat la hace imposible, una de las especies competidoras eliminará o excluirá a la otra. Así, la exclusión se produce cuando el nicho efectivo del competidor superior llena por completo aquellas partes del nicho fundamental del competidor inferior que se encuentran en el hábitat.

Sin embargo, se puede plantear un problema metodológico importante al tratar de establecer la pertinencia del principio de exclusión competitiva en una situación determinada. Consideremos las salamandras de Hairston, por ejemplo. Las dos especies competían y coexistían, y el principio de exclusión competitiva sugeriría que ello era el resultado de la diferenciación de los nichos. Se trata realmente de una suposición razonable; pero hasta que se haya observado esta diferenciación y se haya comprobado que mejora los efectos de la competencia interespecífica, deberá continuar siendo una suposición. Así, cuando existen dos competidores, resulta a menudo difícil establecer claramente que se produce una diferenciación de los nichos, y es *imposible* demostrar la ausencia de dicha diferenciación. Cuando un ecólogo no consigue encontrar esta diferenciación, ello puede significar simplemente que ha observado el lugar equivocado o que la observación ha sido efectuada de modo erróneo. El principio de exclusión competitiva ha sido ampliamente aceptado *a)* porque el peso de la evidencia se halla a su favor, *b)* porque parece intuitivamente lógico, y *c)* porque existen razones teóricas para creer en él (modelo de Lotka-Volterra). Pero siempre se darán casos en los que no puede ser establecido de modo absoluto; y tal como veremos en la sección 7.6, existen otros muchos casos en los que simplemente no se aplica. En pocas palabras, la competencia interespecífica es un proceso que a menudo se halla asociado a una pauta particular (diferenciación de los nichos); pero la pauta puede surgir a través de otros procesos, y el proceso no tiene necesariamente que conducir a la pauta.

7.4.3 Antagonismo mutuo

La figura 7.8c, derivada del modelo de Lotka-Volterra, describe una situación en la que la competencia interespecífica es, para ambas especies, una fuerza más poderosa que la competencia intraespecífica. Esta situación recibe el nombre de antagonismo mutuo.

Un ejemplo extremo de una situación de este tipo lo proporciona el trabajo de Park (1962) con dos especies de escarabajos de la harina: *Tribolium confusum* y *Tribolium castaneum*. Los experimentos que Park realizó en los años 1940, 50 y 60, se cuentan entre los que ejercieron una mayor influencia sobre

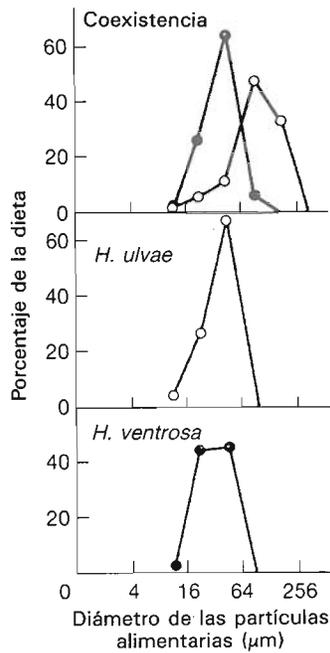


Figura 7.23 Desplazamiento de caracteres en *Hydrobia*: distribución del tamaño de las partículas alimenticias ingeridas por *H. ulvae* y por *H. ventrosa* en localidades típicas en las que viven solas o coexisten (según Fenchel, 1975).

peces de tamaño similar vivían separadas, consumían partículas alimenticias de tamaño similar, pero que cuando coexistían, *H. ulvae*, que mostraba un tamaño mayor, tendía a consumir partículas alimenticias de mayor tamaño que *H. ventrosa* (fig. 7.23). Por lo tanto, estos datos sugieren en gran medida la existencia de un desplazamiento de caracteres que permitiría la división del recurso y la coexistencia. Fenchel y Kofod (1976) encontraron también que cuando individuos de tamaño similar de las dos especies crecían juntos con recipientes experimentales, la competencia interespecífica era tan intensa como la intraespecífica; pero este efecto reductor quedaba significativamente disminuido cuando los individuos de las dos especies tenían tamaños diferentes. Si las especies de caracol del mismo tamaño coexistieran en una localidad, explotarían el mismo recurso alimenticio y competirían por él. La extinción local de la especie menos competitiva parecería entonces inevitable. Por otro lado, el desplazamiento de caracteres aseguraría que las distintas especies tendieran a explotar recursos diferentes. Con ello disminuiría la intensidad de la competencia interespecífica, y las especies coexistirían. Pero incluso en este ejemplo, y debido a la ausencia de datos sobre la dinámica de población de la competencia en el campo, el desplazamiento de caracteres sólo puede ser sugerido más que demostrado.

El desplazamiento de caracteres, allí donde puede ser demostrada su existencia, constituye otro ejemplo en el que por lo menos una evitación parcial de la competencia interespecífica ha evolucionado y ha quedado genéticamente fijada.

7.11 La naturaleza de la diferenciación de los nichos

A pesar de todas las dificultades que se plantean al querer establecer una conexión directa entre la competencia interespecífica y la diferenciación de los nichos, es indudable que esta última es a menudo la base de la coexistencia de los competidores. Por ello surge la pregunta acerca de la naturaleza exacta

de la diferenciación de los nichos. Aquí esbozaremos este tema que será tratado con mayor profundidad en el capítulo 18. A continuación (sección 7.11.1) hablaremos de los problemas especiales de la diferenciación de los nichos en los vegetales.

Los nichos pueden ser diferenciados de diversos modos. El primero de ellos consiste en la división de los recursos o, de modo más general, en la *utilización diferencial de los recursos*. Esto puede ser observado cuando unas especies que viven en el mismo hábitat, exactamente, utilizan recursos diferentes. Puesto que la mayoría de los recursos para los animales son los individuos de otras especies, o parte de estos individuos (de las cuales existen literalmente millones de tipos), en principio no resulta difícil imaginar la forma en que los animales competidores pueden repartirse los recursos. En cambio, las plantas tienen todas ellas unas necesidades muy similares de unos mismos recursos potencialmente limitados (capítulo 3), y existe aparentemente mucho menos margen para la división de los recursos (pero véase más abajo). Pero el nitrógeno constituye una excepción que merece la pena mencionar. Todas las plantas terrestres utilizan el nitrógeno del suelo, pero un cierto número de especies, sobre todo leguminosas, son capaces también de utilizar el nitrógeno libre del aire gracias a su asociación mutualista con bacterias fijadoras del nitrógeno (capítulo 13). Además, unas pocas plantas insectívoras pueden obtener nitrógeno directamente de sus presas. Esto sugiere inmediatamente que las especies vegetales competidoras pueden coexistir gracias a la utilización diferencial del recurso de «nitrógeno total», y la confirmación de que realmente pueden hacerlo ha sido suministrada por los resultados de un experimento de sustitución llevado a cabo por de Wit y sus colaboradores (de Wit *et al.*, 1966).

En muchos casos, los recursos utilizados por especies ecológicamente similares están separadas en el espacio. La utilización diferencial de los recursos se pondrá entonces de manifiesto en una diferenciación de microhábitats entre las especies, o incluso en una diferencia en la distribución geográfica. Pero la disponibilidad de los diferentes recursos puede estar separada en el tiempo, es decir, que los diferentes recursos pueden estar disponibles en diferentes momentos del día o en diferentes estaciones del año. La utilización diferencial de los recursos se puede manifestar entonces como una separación temporal entre las especies. Existen muchos ejemplos en el reino animal y en el reino vegetal de la segregación de los recursos en el espacio o el tiempo. Pero la separación espacial y temporal tendrá un significado particular entre los vegetales y otros organismos sésiles, a causa de su limitado margen para la utilización diferencial de los recursos en la misma localidad y en el mismo momento.

El otro modo principal en que pueden diferenciarse los nichos se basa en las condiciones. Dos especies pueden utilizar precisamente los mismos recursos; pero si su capacidad para hacerlo se halla influida por las condiciones ambientales (tal como suele suceder) y si responden de forma diferente a estas condiciones, entonces cada una de ellas puede ser competitivamente superior en distintos ambientes. También esto puede manifestarse en una diferenciación de microhábitats o en una diferencia de la distribución geográfica, o en una separación temporal, según si las condiciones apropiadas varían en una escala espacial reducida, en una escala espacial amplia, o con el tiempo. Naturalmente, en una serie de casos (especialmente en los vegetales) no resulta fácil distinguir entre condiciones y recursos (capítulo 3). Los nichos pueden ser entonces diferenciados sobre la base de un factor (como por ejemplo el agua) que sea tanto un recurso como una condición.

**utilización diferencial
de los recursos:
fácil de imaginar
en los animales — pero
menos en las plantas**

**separaciones especiales
y temporales basadas
en los recursos**

**diferenciación
de los nichos basada
en las condiciones**