

Tema 47. Ecología. Poblaciones, comunidades y ecosistemas. Dinámica de las poblaciones. Interacciones en el ecosistema. Relaciones intra e interespecíficas.

4º E.S.O. Bloque 3. Tema 4
.2º Bachillerato. Ciencias de la Tierra y del Medioambiente. Bloque 7.

47.1. Concepto de ecología. Conceptos fundamentales

47.2. Población. Dinámica de las Poblaciones

47.2.1. Densidad

47.2.2. Características de una población: Tasas de natalidad, mortalidad, inmigración y emigración.

47.2.3. Tasa de crecimiento

47.2.4. Dispersión y distribución de individuos.

47.2.5. Autorregulación de la comunidad.

47.2.6. Interacciones intraespecíficas (entre individuos de una población):

47.3. Comunidades

47.3.1. Dinámica de las comunidades. Sucesión

47.3.2. Interacciones en las comunidades (Interespecíficas)

47.1. Concepto de ecología. Conceptos fundamentales

La ecología, aunque presente en los escritos de clásicos como Hipócrates, Aristóteles u otros filósofos de la época, no se define hasta la segunda mitad del siglo XIX por E. Haeckel, padre de la embriología, que acuña el término. Antes hubo algunas aportaciones aisladas, como la Leeuwenhoek, a principios del siglo XVIII, definiendo las cadenas tróficas.

Es a principios del siglo XX cuando esta rama científica se estructura como un cuerpo de doctrina, y desde 1960 se ha ido integrando en el vocabulario general, siendo actualmente una de las que despiertan más sensibilidad en la sociedad.

Podríamos definir la ecología, actualmente, como el estudio de las interacciones de los diferentes organismos entre sí y con su ambiente físico; el objetivo científico de la misma es descubrir cómo y en qué medida un organismo afecta a su medio ambiente y es afectado por éste, definiendo, además, cómo estas interacciones determinan las diferencias cualitativas y cuantitativas de los organismos existentes en un determinado lugar y momento.

Dentro de la ecología, clásicamente se presentan dos subdivisiones, que, al igual que en cualquier otra rama de la ciencia, facilitan el estudio de la misma:

Autoecología. Tiene como objeto el estudio de las relaciones de una sola especie con su medio. En este caso, el objeto de estudio es algún organismo particular, con el propósito de indagar cómo se adapta a los factores ambientales físicos (luz, t° , etc.) en lo que se refiere a sus ciclos reproductores y a su comportamiento individual. El apartado siguiente del tema tiene este enfoque.

Sinecología. Se ocupa de analizar las relaciones entre individuos pertenecientes a distintas especies, así como entre éstas y su entorno (este tema y el siguiente tienen este enfoque). Es mucho más compleja que la anterior, dado el nº considerable de interacciones posibles y el desconocimiento de variables que puedan afectar a dichas interacciones. Podemos hablar de ecología de poblaciones (tema 47) y ecología de los ecosistemas (este tema).

Dentro de la Sinecología pueden adoptarse dos puntos de vista: uno descriptivo o estructural y otro dinámico o funcional, en el que se considera la evolución temporal de los sistemas y el flujo de energía a través de los mismos.

Existen otros posibles enfoques basándose en la naturaleza del medio, por ejemplo, ecología marina, de agua dulce y terrestre. O bien, en un criterio taxonómico, por ejemplo, ecología microbiana, ecología vegetal, ecología de insectos, etc.

Entre los conceptos ecológicos más frecuentes que se manejan están los de:

Ecosistema. Es la unidad funcional en ecología, entendiendo como tal el conjunto formado por el ambiente no vivo y los organismos vivos que ocupan un área determinada. Ej., un lago, un bosque, una charca, etc. Los ecosistemas se clasifican en tres grandes grupos según su extensión:

Macroecosistemas. Son los que tienen una extensión suficiente para funcionar de manera independiente. Se corresponde con los grandes biomas terrestres, y ocupan regiones continentales.

Mesoecosistemas. Están relacionados en su funcionamiento con ecosistemas próximos, y pueden considerarse subsistemas dentro de los grandes biomas. El tamaño puede ir del ámbito regional al local. Ej., lagos, bosque, etc.

Microecosistemas. Están incluidos en los anteriores, de los que a su vez dependen. Como ejemplo pueden señalarse los organismos que colonizan la superficie de una roca, un tronco muerto, etc.

Biocenosis o comunidad. Se utilizan indistintamente. Es el conjunto de organismos presentes en un ecosistema. Existen poblaciones mayoritarias que pueden ser tanto animales como vegetales.

Biotopo. Se entiende por tal la parte física de un ecosistema. Una playa arenosa, un desierto, un arroyo de montañas, por ejemplo. Sus dimensiones pueden variar en los distintos casos.

Hábitat. Es el conjunto de biotopos en los que un organismo dado puede vivir en función de su adaptación al mismo.

Nicho ecológico. Este concepto surge como consecuencia del efecto producido por la competencia. Es el espacio ecológico ocupado por cada población de un ecosistema.

El Nicho potencial (ideal o fisiológico) es aquel que cumplirá los requisitos máximos exigidos por una determinada especie. Resultaría prácticamente imposible alcanzarlo en los ambientes naturales, ya que es muy teórico, aunque podría conseguirse en condiciones de laboratorio (los animales criados en cautividad tienen mayor peso y talla que los salvajes).

Nicho ecológico (real) es el ocupado por una especie en condiciones naturales. En la naturaleza, la competencia hace que dichas especies pierdan parte o la totalidad de su nicho cuando existe solapamiento (superposición) del mismo entre unas y otras. La ganadora será siempre la mejor adaptada a él, la más especialista.

Se llaman **especies vicarias** a las que ocupan el mismo nicho ecológico y tiene un hábitat similar, pero en regiones alejadas geográficamente. Pueden ser tanto especies taxonómicamente próximas, como pertenecer a grupos muy diferentes.

47.2. Población. Dinámica de las Poblaciones

La población es un grupo de individuos que pertenecen a la misma especie, se entrecruzan y ocupan un área determinada durante un período definido de tiempo. En todo caso, una población representa una parte más o menos importante del conjunto total de individuos que componen una especie.

Desde el punto de vista ecológico, las poblaciones presentan toda una serie de propiedades, objeto de estudio por la ecología de poblaciones, que son diferentes de las de los individuos que las componen, como, por ejemplo, los patrones de crecimiento, la capacidad de carga, los patrones de mortalidad y estructura por edades, etc. Vamos a estudiar estas características.

47.2.1. Densidad

La abundancia o magnitud de una población se puede expresar de dos maneras:

Por el nº total de individuos o efectivo (N). En la práctica, delimitar una población natural y contar el nº de individuos que la componen suele ser bastante difícil.

Si se trata de poblaciones cuyos límites espaciales son imprecisos es más fiable conocer la **densidad** de población [nº de individuos por unidad de superficie (o volumen en medios acuáticos)]. Es un parámetro más fácil de medir, puesto que el tamaño de la superficie o volumen a estudiar puede ser elegido por el investigador a su conveniencia. A partir de la densidad puede estudiarse el nº total de individuos de la población si se conoce el área total de su distribución y si ésta es homogénea.

Según los casos puede ser más interesante medir la densidad como cantidad de biomasa por unidad de espacio, ya que, por ejemplo, desde el punto de vista biótico no es lo mismo el efecto que producen 10 ardillas que 10 cabras.

La **densidad bruta**, representa el nº de individuos por unidad de espacio sin considerar las características ecológicas de la especie.

La **densidad específica o ecológica** es el nº de individuos por unidad de espacio, considerando únicamente el espacio del hábitat en que puede vivir la especie.

47.2.2. Características de una población: Tasas de natalidad, mortalidad, inmigración y emigración.

1. La **Tasa de natalidad** (b) se define como el nº de nacimientos por unidad de tiempo. Se calcula por medio de la siguiente fórmula

$$B = b \cdot N$$
 N = nº total individuos de la población, y b = nº de nacimientos por individuo y por unidad de tiempo

La natalidad teórica o absoluta es el nº de nacimientos por unidad de tiempo en condiciones ideales, es decir, cuando los individuos de la población no están sometidos a factores limitantes.

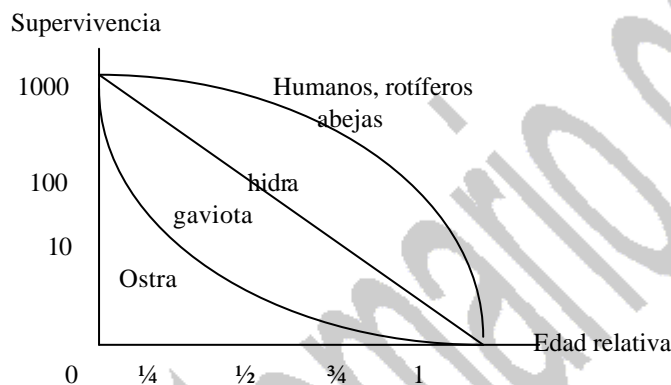
La natalidad real o ecológica es la que se produce en las condiciones reales, es decir, con los individuos sometidos a factores que pueden ser limitantes.

2. La **tasa de mortalidad** es el nº de individuos que muere por unidad de tiempo. Su ecuación es:

$$M = m \cdot N; m = \text{nº de muertes por unidad de tiempo}$$

La mortalidad mínima teórica es la que se produciría en condiciones ideales (envejecimiento). La real o ecológica es la que ocurre en las condiciones ambientales reales, considerando todos los factores que pueden ocasionar la muerte de todos los individuos de la población.

Si se considera el nº de individuos de una misma generación que van muriendo a lo largo del tiempo, se obtienen las **gráficas de supervivencia** de cada especie.



Las diversas especies muestran un comportamiento distinto respecto a la mortalidad. Hay algunas especies, como la especie humana, los rotíferos y las abejas, en las que casi todos los individuos llegan a adultos. Se dice que estas especies tienen una **esperanza de vida** alta. A una cierta edad, la tasa de mortalidad es muy elevada: en el hombre, esa edad está entre los 80 y 85 años.

En otras especies, como la hidra, la gaviota o el petirrojo americano (*Turdus migratorius*), la probabilidad de morir es prácticamente la misma en cualquier época de su vida. En las gráficas de supervivencia, al revés que las especies anteriores, que siguen una curva convexa, éstas dan una línea pendiente casi constante.

Un tercer grupo de especies presenta una mortalidad infantil muy elevada, pero, en cambio, los individuos que superan esa etapa son longevos. Éste es el caso de la ostra: en las primeras fases de su vida libre son muy depredadas, mientras que en su vida adulta se fijan a una roca, se rodean de una concha y resultan inexpugnables. Su curva de supervivencia es cóncava.

3. Las **tasas de emigración e inmigración** Reflejan, respectivamente, el nº de individuos que abandonan la población o ingresan en la misma procedentes de otras, en un período de tiempo determinado. La expresión matemática de ambas es la siguiente:

$I = i \cdot N$ y $E = e \cdot N$: i = nº de individuos ingresados por unidad de tiempo e = nº de individuos excluidos por unidad de tiempo.

47.2.3. Tasa de crecimiento

A partir de las cuatro tasas estudiadas hasta ahora, puede calcularse cómo varía N en períodos de tiempo determinados:

$$\Delta N$$

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = B - M + I - E = (b.N) - (m.N) + (i.N) - (e.N)$$

$\Delta N = N_t - N_{t_0}$; N_t y $N_{t_0} = n^\circ$ de individuos en el tiempo t y t_0

Si para simplificar, se supone que en una población no existe inmigración ni emigración, la ecuación anterior quedaría

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = B - M = (b.N) - (m.N), \text{ y si } b-m = r; \quad \frac{\Delta N}{\Delta t} = r \cdot N$$

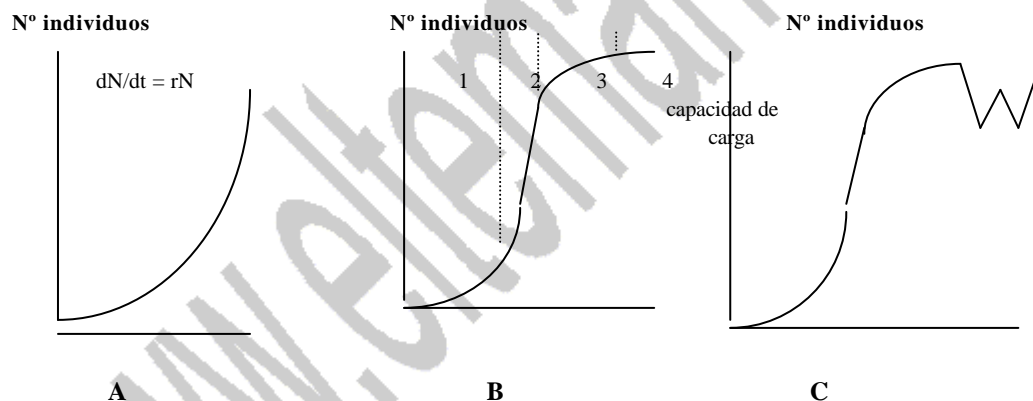
r = tasa de crecimiento o potencial biótico de la población, y representa el aumento o disminución del n° de individuos de una población.

Cuando se trata de aplicar el cálculo durante varias generaciones sucesivas se utiliza la siguiente fórmula:

$$N_t = N_0 (1+r)^t$$

Crecimiento exponencial. Una población que tuviese un crecimiento ajustado a esta última ecuación aumentaría de la forma representada en la gráfica A. Este tipo de crecimiento se llama exponencial o logarítmico. Como sucede en los lugares despoblados al llegar las primeras especies.

La curva exponencial presupone un crecimiento ilimitado de la población, pero, en realidad, esto no puede darse en un medio limitado, pues siempre existe una o varias condiciones del medio que actúan de factores limitantes del crecimiento.



Gráfica A.
 Crecimiento exponencial de una población en condiciones ideales sin limitación alguna

Gráfica B
 1. Fase de aceleración positiva
 2. Fase logarítmica
 3. Fase de aceleración negativa
 4. Fase de equilibrio

En 1918, R. Pearl y L. J. Reed calcularon, mediante una fórmula descubierta por el matemático P. F. Werhulst, la población de Estados Unidos de América y vieron que se correspondía con un crecimiento en curva sigmoideal o curva logística. En realidad el crecimiento de una población se asemeja más a una curva del tipo B. La ecuación del crecimiento logístico, cuya representación es la curva B, es la siguiente:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = r \cdot N \left[\frac{K - N}{K} \right] \text{ siendo } K \text{ el valor máximo de } N.$$

Por tanto K viene determinada por la máxima capacidad del medio para soportar la población.

La expresión $(K - N)/K$ se denomina **factor de resistencia ambiental**. Cuando el nº de individuos N es pequeño, el factor de resistencia ambiental tiene un valor próximo a uno, y la población crece de forma exponencial (primera parte de la curva). Pero, a medida que N aumenta, el factor se va aproximando a cero, por lo que, en la segunda parte de la curva, o parte asintótica, el crecimiento se ralentiza hasta detenerse cuando el valor de N se aproxima mucho al de K .

Cuando hay pocos individuos, el factor predominante es el llamado potencial biótico (r). El punto de la curva en que la pendiente es máxima representa el momento de máximo crecimiento. La derivada segunda de la función en este punto es cero.

$$\frac{d^2 N}{dt} = r \left(1 - \frac{2N}{K} \right) = 0 ; \text{ al ser } 1 - 2N/K = 0; N = K/2;$$

Si $N = K/2$ indica que el momento de crecimiento más rápido de la población es aquel en el que el nº de individuos es la mitad de la población máxima que puede albergar un ecosistema.

Estas curvas son características de las diversas poblaciones y pueden ser útiles para abordar temas tan diferentes como la productividad, el combate de plagas, etc. Así, por ejemplo, no será adecuado en un banco de peces realizar capturas por debajo del nivel de crecimiento (fase logarítmica de la gráfica), porque habría que esperar mucho tiempo para que se recuperase la población. De igual manera, matando la mitad de una población de una plaga o de ratas, sólo se conseguirá llevar a la población a un nivel donde crecería más rápidamente; luego sería más adecuado disminuir K , controlando, por ejemplo, las basuras.

Inspirado en la terminología empleada hasta aquí, se ha dividido la **estrategia reproductora** de las diferentes especies en dos grandes grupos:

Especies con estrategia de la r Producen gran cantidad de descendientes, pero al soportar tasas de mortalidad infantil muy elevadas, sus posibilidades de llegar a adultos son muy pequeñas. En cambio, sus poblaciones son capaces de recuperarse rápidamente a partir de unos pocos individuos supervivientes. Son poblaciones de ecosistemas muy variables.

Se trata de organismos a quienes la selección natural favorece en las fases iniciales de colonización de un ecosistema nuevo como, por ejemplo, un campo de cultivo o un embalse recién construido. Son especies oportunistas, que soportan mal la competencia a la que, frecuentemente, responden emigrando. Muchos organismos pequeños (bacterias, algas y hongos) se incluyen en este grupo que también comprende numerosos insectos y a vertebrados como los ratones.

Especies con estrategia de la K Tienen pocos descendientes, pero la mayoría de ellos llega a la edad adulta y, además la longevidad de los individuos es mayor que en las especies anteriores. En el caso de disminución drástica del nº de individuos, las poblaciones se recuperan, sin embargo, más lentamente. Son poblaciones de ecosistemas estables.

Son organismos capaces de utilizar y competir por los escasos recursos en poblaciones densas. Pertenecen a este grupo la mayoría de aves y mamíferos así como los insectos que cuidan de su prole.

Observamos que, como dice Terradas, se cumple el lema según el cual “el que mucho abarca poco aprieta”, ya que las especies menos tolerantes (**especialistas** o estrategias de la K) suelen responder de manera más eficaz cuando las condiciones del medio son propicias; por el contrario, las especies eurioicas son **generalistas** o estrategias de la r , y a pesar de que se adaptan mejor a las condiciones cambiantes del medio, su abundancia es menor.

En el siguiente cuadro recogemos algunas características de este tipo de seres vivos

	Estrategas de la r	Estrategas de la K
Tiempo de vida	Corto	Largo
Duración del desarrollo	Corto	Largo
Reproducción	Pronto, una sola vez	Tarde, varias veces
Descendientes	Numerosos	Pocos

Tamaño de la población	Muy variable $< K$	Muy constante $\approx K$
Mortalidad	Muy elevada	Según la densidad
Clima, alimentación	Inseguro, imprevisible	Constante o previsible
Medios ocupados	Vírgenes, medios inestables	Medios estables

47.2.4. Dispersión y distribución de individuos.

La dispersión de una población es la tendencia mayor o menor de sus individuos a trasladarse. Este factor viene determinado por las migraciones.

La dispersión se encuentra limitada por la capacidad de moverse del individuo y por la existencia o no de barreras geográficas. La dispersión de los individuos móviles es activa, mientras que la de los que viven fijos al sustrato es pasiva, pudiendo ser transportados por el viento (dispersión anemócora), por las aguas (hidrócora), por los animales (zoócora), etc. Las especies que primero se establecen en una determinada área son las oportunistas o pioneras.

Las poblaciones tienden a extenderse en todas las direcciones hasta encontrar algún obstáculo. Dentro de esa área, los miembros de la población se pueden encontrar **distribuidas al azar**, de difícil comprensión desde el punto de vista ecológico, o de manera más o menos **uniforme** por toda el área como consecuencia de la competencia y la territorialidad. Lo más común es que se encuentren en pequeños grupos o **agregados**, también denominados en enjambre o por contagio. En cualquier caso se ha demostrado experimentalmente que el grupo opone mayor resistencia a las condiciones adversas que un individuo aislado; el efecto combinado de los diferentes mecanismos protectores del grupo es muy superior en eficacia al que puede ofrecer un solo individuo.

La distribución al azar se da en especies sin inclinación natural a formar grupos, con gran amplitud de tolerancia y en un ambiente uniforme. Por ejemplo, los leones de la sabana africana. La distribución uniforme se produce en ambientes desfavorables y con competencia intraespecífica por algún factor limitante. En muchos bosques, la distribución de los árboles es uniforme debido a la competencia por la luz.

La distribución en agregados, es decir, por grupos de individuos, puede ser a su vez al azar, uniforme o formando agregados de agregados. Esta distribución comporta un efecto negativo, pues aumenta la competencia intraespecífica, y un efecto positivo, pues eleva la supervivencia de la especie. Estos efectos originan un equilibrio entre la tendencia al agrupamiento y entre la tendencia al aislamiento.

Todas las poblaciones tienden a establecer una estabilidad manteniendo aproximadamente constante una densidad de población que está sujeta a fluctuaciones producidas por diversos factores.

Fluctuaciones. En muchos casos, la realidad de la naturaleza no se ajusta exactamente a los modelos matemáticos vistos, y es frecuente observar variaciones cíclicas en el nº de individuos.

Cuando la intensidad de actuación de los diversos factores ambientales y su mutua interacción varía con el tiempo, el nº de individuos de la población tiende a fluctuar alrededor de K .

Cuando la capacidad de soporte del medio disminuye a lo largo del tiempo, generalmente debido al incremento de población por encima del límite, el nº máximo K de individuos que puede soportar el medio disminuye con el tiempo.

Cuando las variaciones a ambos lados de la línea asintótica se reproducen cíclicamente, se denominan fluctuaciones cíclicas. Uno de los casos mejor conocidos es el referido a los sistemas **depredador-presa** (Ver apartado siguiente).

Por ejemplo, las fluctuaciones registradas en la curva sigmoideal, de una determinada población puede ser debida a fluctuaciones que experimenta la población de la que se nutren los individuos de la primera, y viceversa, como se observa en la población de liebres del Canadá y la población de linces que se alimentan de ella. El retardo entre los incrementos de cada población es de un año, y la periodicidad del fenómeno de 9 ó 10 años.

Extinciones: Se produce la extinción de una población cuando el nº de individuos decrece hasta cero. Las causas más frecuentes son el agotamiento de la capacidad de soporte del medio, la imposibilidad de competir con otras especies o, en el caso de poblaciones sometidas a explotación humana, la sobreexplotación

Pirámides de edades. Al igual que la mortalidad varía con la edad, la natalidad es proporcional al nº de individuos en condiciones reproductoras, aspecto que también puede representarse por tres edades: prerreproductiva, reproductiva y posreproductiva. Basándonos en esto y dada su importancia, las poblaciones se puede representar distribuidas por edades, representando el nº de individuos existentes de una edad determinada por barras horizontales dispuestas verticalmente y proporción longitudinal a dicho nº.

Como hemos dicho pueden distinguirse tres tipos de pirámides:

- a) Las que representan poblaciones de rápida reproducción, en las que predominan los individuos jóvenes. En este caso la pirámide posee una ancha base.
- b) Las que representan poblaciones en las que predominan las edades seniles, como ocurre en muchas poblaciones de árboles de gran tamaño, que debido a fenómenos de competencia no dejen desarrollarse a los individuos jóvenes. En este caso la base de la pirámide es pequeña.
- c) Las de tipo intermedio con un moderado aumento en el porcentaje de individuos jóvenes.

Es curioso señalar que las poblaciones tienden a mantener su pirámide de edades de tal forma, que si se elimina un determinado nº de individuos de una determinada edad, al cabo de cierto tiempo se recupera la estructura inicial de edades.

Estas pirámides son muy útiles para poder predecir tendencias tanto en poblaciones animales como vegetales: las poblaciones en expansión tendrán una amplia base, mientras que las que se encuentran en regresión, presentarán bases inferiores a las zonas medias.

47.2.5. Autorregulación de la comunidad.

La coexistencia de poblaciones diferentes genera una serie de interacciones, de las que depende la evolución simultánea de todas ellas. Dichas interacciones actúan como factores limitantes bióticos, que al permitir la existencia de unas en detrimento de otras, van a contribuir a la estabilidad del conjunto.

Cuando existen varios modelos de poblaciones de cuya coexistencia resulte una maximización del beneficio, rápidamente aparecerán los mecanismos más eficientes, aunque sea a costa de minimizar o rebajar la cooperación de las propias poblaciones. Ilustramos lo dicho con **el modelo depredador-presa**.

Este modelo es estabilizador, ya que se basa, en esencia en un bucle de realimentación negativo. Revisando los viejos documentos de una compañía peletera del norte de Canadá, se descubrió que durante décadas las temporadas buenas y malas de pieles de lince y de liebre de las nievas habían seguido un patrón que sugería que la población de estos animales oscilaba siguiendo un ciclo definido. Las presas iniciarán su crecimiento y la población del depredador, al tener abundante alimento, empezará a crecer hasta que la población de la presa empiece a escasear. Tras un cierto tiempo, los depredadores, al no existir suficientes presas para mantener la elevada población, morirán de hambre, disminuyendo su nº. Cuando éste sea muy reducido, las presas pueden volver a iniciar su aumento. Este círculo vicioso de aumento y descenso de ambas poblaciones se repetirá hasta que una de ellas desaparezca.

La gráfica resultante presenta una serie de fluctuaciones. Entre una y otra oscilación se observa una diferencia temporal, debido al tiempo de respuesta de las poblaciones. La razón del comportamiento de estas dos poblaciones es fácilmente explicable mediante la teoría de sistemas: en principio suponemos que tanto presas como depredadores crecen sin ningún factor limitante, con respectivas tasas de natalidad y de mortalidad ahora bien, si fijamos *los encuentros* como *variable auxiliar* (variable que relaciona de forma directa a las dos poblaciones, en principio independientes), observamos que dichos encuentros controlan ambas poblaciones a través de su influencia sobre la tasa de natalidad del depredador y la tasa de mortalidad de la presa, o lo que es lo mismo, que el tamaño de la población de la presa controla el tamaño de la población del depredador, y viceversa.

Si N_p y N_d son los nº de individuos de presa y depredador, r_p la tasa de natalidad de la presa y m_d la tasa de mortalidad del depredador, el aumento de la población de la presa y la disminución de la del depredador, supuestas separadas, vendrían dadas por las expresiones

$$\frac{dN_p}{dt} = r_p \cdot N_p, \text{ y } \frac{dN_d}{dt} = -m_d \cdot N_d$$

Cuando se produce la interacción de las poblaciones de depredador y presa tienen lugar un incremento de la mortalidad de esta última en función de la abundancia del depredador, que a su vez incrementa la tasa de reproducción en función de la cantidad de presas asequibles. Si representamos coeficientes de proporcionalidad por v y w , respectivamente, lo dicho se puede escribir como

$$m_p = v \cdot N_d \text{ y } r_d = w \cdot N_p$$

Por consiguiente, las expresiones que describen las variaciones del nº de individuos de presas y depredadores que habitan un mismo medio se pueden escribir de la siguiente forma

$$\frac{dN_p}{dt} = r_p \cdot N_p - (v \cdot N_d) \cdot N_p \text{ y } \frac{dN_d}{dt} = (w \cdot N_p) \cdot N_p - m_d \cdot N_d$$

47.2.6. Interacciones intraespecíficas (entre individuos de una población):

Las relaciones entre individuos de la misma especie pueden clasificarse en dos grupos: relaciones de competencia y relaciones de cooperación.

1. COMPETENCIA INTRAESPECÍFICA

Al estudiar la ecuación de Verhust (página 4) sobre el crecimiento de las poblaciones, ya nos hemos referido a este factor, como la causa de la estabilización del efectivo en torno a un valor máximo de K . Podemos definir la competencia intraespecífica como una interacción entre individuos de la misma especie, provocada por la necesidad común de un recurso limitado, que conduce a la reducción de la supervivencia, del crecimiento y/o de la reproducción de los individuos competidores.

A medida que aumenta el nº de individuos la disponibilidad de recursos es menor, por lo que la obtención de la misma cantidad de recursos, que cuando hay menos individuos, requiere un mayor gasto energético. Ello se traduce en que el individuo, si es que sobrevive, tendrá en definitiva menos energía para su desarrollo y reproducción. Como quiera que la supervivencia y la capacidad reproductiva determinan la contribución de cada individuo a la siguiente generación, cuanto mayor sea el nº de competidores intraespecíficos tanto menor será dicha contribución.

La variabilidad entre los individuos de una población hace que, cuando hay competencia intraespecífica, sólo sobrevivan los más aptos, los cuales aportan sus características genéticas a las siguientes generaciones. Como vemos, cierto nivel de competencia intraespecífica, si bien perjudica a algunos individuos, puede ser favorable para la población, globalmente considerada.

2. RELACIONES DE COOPERACIÓN

Son las que permiten a los individuos de una población realizar determinadas funciones vitales que serían imposibles o muy difíciles para individuos aislados. Constituyen el fundamento mismo de la población. Estas relaciones pueden ser temporales o perennes.

Entre las funciones que son objeto de cooperación podemos citar la protección mutua, la reproducción, la búsqueda de alimento, la orientación y la distribución del trabajo. Según cual sea el tipo de función que se favorece por el agrupamiento, distinguimos diferentes tipos de poblaciones. Algunos de ellos son:

- A. **Poblaciones familiares.** Están constituidas por individuos que se mantienen unidos por razón de parentesco. Las relaciones fundamentales dentro de ellas son la reproducción y el cuidado de la prole. El modelo más sencillo, es la familia parental monógama que consta de una pareja de individuos reproductores de distinto sexo y su descendencia (águilas, lobos, palomas). Otros tipos de poblaciones familiares son la parental polígama, formada por el macho, varias hembras y la prole

(ciervos, gorilas, gallinas); la poliándrica, formada por una hembra y varios machos (quebrantahuesos); la matriarcal, integrada por la hembra y la prole (arácnidos, escorpiones, roedores,...), la filial, integrada sólo por la prole (peces), etc.

- B. **Poblaciones gregarias.** Están formadas por individuos entre los que no existe necesariamente relación de parentesco. Las principales condiciones que se dan entre ellas son la protección mutua frente a los depredadores, la orientación en las migraciones y la búsqueda de alimento. Son ejemplos de este tipo de poblaciones las bandadas de aves (estorninos, golondrinas), los cardúmenes o bancos de peces (sardinillas, atunes, etc.), las manadas de mamíferos (herbívoros), piaras de cerdos, jaurías de perros, etc.
- C. **Poblaciones estatales.** Están integradas por individuos agrupados en castas entre las que existe una división del trabajo, que implica una diferenciación anatómica: así unos se encargan de la defensa, otros de la búsqueda y acarreo del alimento y otros de la reproducción. Un individuo aislado del resto de la población no puede sobrevivir. Forman este tipo de poblaciones los insectos sociales (hormigas, abejas, termitas, etc.).
- D. **Poblaciones coloniales.** Los individuos que las integran están unidos físicamente, formando un organismo común. Se originan por la reproducción asexual de un progenitor común. Pueden ser todos iguales (colonia homomorfa), como las madréporas, coral rojo, etc., o presentar diferencias morfológicas y fisiológicas (heteromorfas). En este último caso, las colonias presentan división del trabajo: hay individuos cazadores, reproductores, etc. Los corales y sifonóforos (Cnidarios o Celentéreos) y el alga Volvox son organismos coloniales muy conocidos.

3. TERRITORIALIDAD

Es la inclinación que tiene cada individuo de la población a ocupar un espacio determinado y defenderlo de los demás individuos de su especie. Esta actitud facilita la obtención del alimento y permite disponer de una zona propia para el refugio y la alimentación. Ejemplos de animales territoriales son los rinocerontes, leones, etc.

47.3. Comunidades

Una biocenosis o comunidad. La forman el conjunto de poblaciones relacionadas que viven en un biotopo. El estudio de la biocenosis implica la consideración de una serie de parámetros: abundancia, diversidad, dominancia y estratificación.

- a) **Abundancia (A).** La abundancia de una especie en una comunidad es la proporción entre el nº de individuos de esa especie (n) y el nº total de individuos de esa comunidad (N). Se calcula mediante la siguiente fórmula $A = n/N$.
- b) **Diversidad.** Este término puede hacer referencia a diferentes aspectos:
- Diversidad de especies: Variedad de especies (nº de especies diferentes y sus abundancias relativas en una zona determinada).
 - Diversidad genética: Variabilidad genética entre individuos de la misma especie.
 - Diversidad ecológica: Variedad del ecosistema (variedad de bosques, desiertos, mares, ríos y otras comunidades biológicas).

Referido a un ecosistema en concreto, por biodiversidad se entiende, la variedad de poblaciones que constituyen la comunidad.

La diversidad de una comunidad es la proporción entre el nº de especies presentes y el nº total de individuos de esa comunidad. Una manera de calcular la diversidad es utilizando la fórmula de Shannon-Weaver:

$$H = -\sum p_i \log_2 p_i = \frac{N_i}{N} \quad H = \text{Diversidad}, N = \text{nº total individuos}; N_i = \text{nº individuos de la especie } i;$$

p_i = abundancia de cada especie

Cuanto mayor sea la diversidad mayor será la posibilidad de permanencia en el tiempo, es decir aumenta su estabilidad. Parece ser que los ecosistemas más estables son los que presentan una mayor diversidad (aunque este es un concepto que está en revisión).

- c) **Dominancia.** Es la influencia determinante que ejerce una especie (dominante) en la comunidad. Estas especies suelen ser la más abundantes y son las que regulan en cierto modo el ciclo alimentario y el desarrollo de la biocenosis. Las especies dominantes, con frecuencia, dan el nombre al ecosistema en el que se encuentran: encinar, pinar, etc.
- d) **Estratificación.** La estratificación es la distribución en capas superpuestas de las poblaciones que forman la comunidad. Se debe a las respuestas adaptativas de las diferentes especies a las condiciones ambientales.
- En las biocenosis marinas se pueden distinguir varios estratos, según la luminosidad, el estrato fótico y el afótico. Éste último carece de seres fotosintéticos.
- En las biocenosis terrestres se pueden distinguir varios estratos: arbóreo, arbustivo, herbáceo, muscíneo (de musgo) o criptogámico y edáfico. No siempre están presentes todos ellos, por ejemplo en un brezal falta el estrato arbóreo.

Mención aparte merece la zona de contacto convergente entre dos comunidades (**ecotono**). Suelen ser zonas estrechas y alargadas, frecuentemente ricas en especies que se encuentran en mayor cantidad en esa zona que en la correspondiente a las comunidades vecinas entre las que hay una separación brusca, de forma lineal. Este hecho se conoce como **efecto de borde**, y a esas especies, como especies de borde. El flujo de materiales atraviesa el límite en una dirección predominante. Ej., la frontera entre un bosque y una pradera (los herbívoros comen en la pradera y van a refugiarse al bosque).

El límite divergente o **ecoclina** es una división, entre comunidades vecinas, poco brusca, a través de la cual se pasa imperceptiblemente de un ecosistema a otro. El intercambio a través de la divisoria se produce en ambos sentidos. Los ecosistemas separados tienen similar complejidad estructural y funcional.

47.3.1. Dinámica de las comunidades. Sucesión

Una comunidad puede establecerse en un área que no haya estado nunca ocupada por otra comunidad; en este caso hablamos de sucesión primaria; las especies que primeramente colonizan estos medios se llaman especies pioneras. Si la zona ya estuvo ocupada y la comunidad anterior ha desaparecido por cualquier motivo (tala, fuego, inundación, etc.), se habla de **sucesión secundaria**. Cada una de esas comunidades que se van sucediendo en un área determinada recibe el nombre de **etapa seral** o simplemente sere.

A su vez, esas comunidades colonizadoras varían tanto en lo referente a las especies que las forman como a sus interacciones. Este fenómeno se llama sucesión ecológica. Esta sucesión ordenada de comunidades que tienden a presentarse en un área determinada conduce, finalmente, a una comunidad madura estable, en equilibrio con el medio físico (**comunidad clímax** o simplemente clímax).

Las causas finales de la sucesión no son siempre evidentes, pues influyen el clima y otros factores físicos; sin embargo, la propia naturaleza de la comunidad determina que la zona sea cada vez más desfavorable para sí y más favorable para otras especies hasta llegar al clímax.

En cualquier caso, las especies oportunistas (estrategas de la r) son las primeras en establecerse para ser sustituidas poco a poco por especies mejor adaptadas a comunidades equilibradas de alta densidad (estrategas de la K). Son especies de crecimiento lento, donde la biomasa no tiende a aumentar en función del tiempo.

El tiempo que transcurre para el establecimiento de las primeras especies pioneras hasta llegar al clímax es muy variable. En general, cuanto más complejo sea el sistema climácico en equilibrio con las condiciones del medio, más tiempo requerirá su formación. Por ejemplo, un bosque boreal de coníferas puede tardar menos de 100 años en recuperarse de una tala, mientras que en algunos bosques tropicales el período de recuperación es muy superior.

Los lagos desecados, e incluso las simulaciones en el laboratorio, son elementos de estudio valiosísimos para comprender estos procesos, pudiendo llegar también a establecer una predicción de los cambios futuros en una comunidad dada.

- Un ejemplo de sucesión primaria sería el que tiene lugar durante el proceso de aterramiento de un lago: 1. Las plantas sumergidas empiezan a enraizar, 2. Los restos vegetales y el cieno van rellenando el lago, 3. Juncos y plantas semiacuáticas fijan el suelo de la ciénaga formando un prado, 4. La colonización por especies arbóreas forma un bosque.
- Ejemplo de sucesión secundaria: la que tiene lugar en un bosque tras un incendio forestal: 1. Tras el incendio se forma un pastizal, constituido por vegetación herbácea (gramíneas), 2. Si el suelo se erosiona se forma un prado yermo (erial) con asfodelos.
- Si el suelo no se ha destruido de forma irreversible, se inicia un proceso que tiende a restablecer la comunidad y aparecen sucesivamente: 1. Matorral con predominio de arbustos bajos (tomillo, romero, jaras, etc.) que coexisten con el estrato herbáceo, 2. Maquia, con predominio de grandes arbustos (madroño, lentisco), 3. Maquia arbolada en la que abundan los pinos, 4. Bosque, con la instalación definitiva de una comunidad.

A medida que transcurren las sucesiones, se pueden apreciar una serie de cambios en los ecosistemas:

- **La diversidad aumente.** La comunidad clímax presenta una elevada diversidad que implica una existencia de un gran nº de especies.
- **La estabilidad aumenta.** Las relaciones entre las especies que integran la biocenosis son muy fuertes, existiendo múltiples circuitos y realimentaciones que contribuyen a la estabilidad del sistema.
- **Cambio de unas especies por otras.** Las especies pioneras u oportunistas colonizan, de forma temporal, los territorios no explotados. Se pasa de forma gradual de las especies estrategas de la r a las de la K.
- **Aumenta el nº de nichos.** Este incremento es debido a que cuando se establecen relaciones de competencia, las especies estrategas de la r son expulsadas por las de la K, que ocupan sus nichos. El resultado final es una especie para cada nicho y un aumento del nº total de ellos.
- **Evolución de los parámetros tróficos.** La productividad decrece con la madurez. Margalef afirma que la comunidad clímax es el estado de máxima biomasa y mínima tasa de renovación (ver tema 48)

47.3.2. Interacciones en las comunidades (Interespecíficas)

Son, como ya sabemos, las que se establecen entre individuos de distinta especie y que pertenecen por consiguiente, a diferentes poblaciones. Estas relaciones influyen en la distribución y abundancia de los organismos protagonistas, que pueden verse favorecidos (+), perjudicados (-) o no afectados (0), como se resume en la tabla adjunta.

	ESPECIE A	ESPECIE B
Competencia	-	-
Depredación	+	-
Parasitismo	+	-
Mutualismo	+	+
Comensalismo	+	0
Amensalismo	0	-

1. COMPETENCIA INTERESPECÍFICA

Es una relación en la que los individuos de una especie experimentan una disminución de la supervivencia, la fecundidad o el crecimiento, como consecuencia de la explotación de los recursos limitados, por los individuos de otra especie. Si bien las dos especies resultan perjudicadas una lo es más que la otra, pudiendo llegar a desaparecer.

Basándose en distintas experiencias (cultivo de dos especies de paramecios), Gause formuló el **principio de la exclusión competitiva**: dos especies que habiten en un mismo territorio, no pueden tener idénticos requerimientos, porque una de ellas eliminará a la otra (competencia por explotación).

La competencia por interferencia tiene lugar cuando un individuo efectúa una actividad que, indirectamente, limita el acceso del competidor al recurso común. Por ejemplo, algunos pájaros que

compiten entre sí mediante el territorialismo, pues anidan en determinados agujeros e impiden que otros lo hagan.

Con frecuencia los factores ambientales pueden cambiar el signo de la competencia interespecífica. En la naturaleza no siempre se llega a la exclusión competitiva, siendo frecuente la **coexistencia**. Ello ocurre cuando las condiciones ambientales fluctúan, desplazando el equilibrio hacia una u otra especie y también cuando los requerimientos de ambas especies no son exactamente los mismos o no coinciden en el tiempo.

- La **explotación** consiste en la interacción de varias especies durante su actividad biológica, que tiene como resultado el beneficio de unas especies a expensas de otras que se ven perjudicadas (ej. el cuco común o europeo (*Cuculus canorus*)).

2. DEPREDACIÓN

Es una relación en la que un organismo vivo (presa) es matado y consumido total o parcialmente por otro. Desde el punto de vista funcional podemos considerar dos tipos de depredadores:

- **Predadores verdaderos**, caracterizados por dar muerte a su presa con rapidez. A lo largo de su vida pueden matar a muchos individuos de especies diferentes (carnívoros en general).
- **Ramoneadores**. Son los herbívoros. Los ataques de estos organismos sobre las plantas, rara vez son letales a corto plazo, con frecuencia lo son a medio y largo plazo. Los efectos del ramoneo exceden con frecuencia la simple ingestión de partes de la planta. Algunos de estos organismos son vectores de enfermedades, otros descortezan anularmente a los árboles pequeños (cabras, ardillas, conejos).

Si bien sobre el individuo presa, la depredación es negativa, para la población a la que pertenece puede ser beneficiosa. Ello es así porque:

- Los individuos que son matados, a menudo son los más débiles.
- Los que escapan a los depredadores adquieren, con frecuencia, reacciones de defensa frente a futuras agresiones.
- La depredación alivia los efectos de la competencia intraespecífica.

En el proceso de depredación se produce un flujo unidireccional de energía en el sentido presa-depredador. Los depredadores controlan las poblaciones de las presas, al mismo tiempo que éstas controlan las poblaciones de depredadores, que se pueden alimentar de ellas, lo que constituye un sistema feed-back (Ver fluctuaciones página 6). Cuando se introduce en la comunidad un nuevo depredador, el sistema se desequilibra hasta que vuelve a conseguirse una situación de equilibrio.

3. PARASITISMO

Esta relación está tan extendida que son raros los organismos de vida libre que no alberguen varios individuos parásitos de varias especies. Se produce cuando un organismo (el parásito), consume una parte del otro (el hospedador), provocándole daño, pero sin causarle la muerte, al menos durante un largo período de tiempo. Los parásitos, a diferencia de los depredadores, centran sus ataques en uno o muy pocos organismos. Además la asociación hospedador-parásito es íntima. Por otra parte la acción parasitaria es específica, es decir, los parásitos sólo ejercen su acción sobre una, o unas pocas especies.

Modernamente se distinguen:

- **Microparásitos**. Se multiplican dentro del hospedador definitivo, incluso dentro de sus propias células (Virus, bacterias, protozoos, hongos microscópicos). Algunos se transmiten a través de un hospedador intermedio (Trypanosoma, Plasmodium), otros lo hacen directamente (virus, bacterias).
- **Macroparásitos**. Crecen en su hospedador definitivo, en el cual producen formas infectivas que lo abandonan para infectar a otros hospedadores. Podemos diferenciar los **endoparásitos** (platelmintos, nemátodos) que viven entre las células o en cavidades corporales del hospedador y los **ectoparásitos** que lo hacen en su superficie (piojos, pulgas). Algunos se transmiten a través de un hospedador intermedio (Tenia), otros lo hacen directamente (lombriz intestinal).

4. MUTUALISMO

Es una relación en la que se asocian dos especies con el resultado de un beneficio mutuo. Este beneficio se traduce en el aumento de la valencia ecológica de los organismos simbios, que pueden colonizar ambientes que, serían para ellos poco propicios o incluso letales, y también en un incremento del nº de individuos al facilitar el mutualismo alguna o varias funciones de nutrición, reproducción y relación.

Si la dependencia entre los mutualistas es muy fuerte la relación se denomina **SIMBIOSIS** (líquenes). En ocasiones, la unión es tan íntima que una de las especies (endosimbionte) vive dentro de las células de su compañera (algas Chlorella en paramecio).

Otras especies mutualistas son facultativas pues, aunque la relación las favorece, pueden prescindir de ella (pez payaso entre los tentáculos de anémonas). Pueden considerarse relaciones mutualistas las que se establecen entre algunas plantas superiores y las micorrizas, entre los insectos comedores de polen y las plantas a las que polinizan, entre el hombre y las bacterias de su intestino grueso, etc.

5. COMENSALISMO

En esta relación una de las especies obtiene beneficio, mientras que la otra, no es favorecida ni perjudicada. Las ventajas que obtiene la especie favorecida pueden ser muy diversas. Alimento, protección frente a los depredadores o factores abióticos, hábitculo y transporte.

- El **inquilinizismo**, asociación entre una especie y otra que le da cobijo (ardilla y árbol, el pez Fierasfer y la holoturia), puede considerarse otro caso de mutualismo.
- La **foresis** o foresia es la relación entre dos especies cuando una es transportada pasivamente por la otra (pez rémora y tiburón).
- La **epibiosis** es la relación que se da entre dos organismos cuando uno vive sobre el otro (plantas epífitas).

Es posible que el comensalismo sea en muchos casos un estadio inicial de relación que más tarde afecte al hospedador derivando hacia el mutualismo o hacia el parasitismo.

6. AMENSALISMO.

Esta relación tiene lugar cuando la actividad normal de una especie produce perjuicios a otra: Los eucaliptos que acidifican el suelo tóxico para otras plantas; la secreción de antibióticos (**antibiosis**) por los hongos Penicillium que impide el crecimiento de las bacterias (acción bacteriostática), o les produce la muerte (bactericida), etc.

Como en el caso anterior, esta relación puede ser un estado inicial que evolucionaría hacia otras, como parasitismo o depredación.

Los distintos tipos de relaciones interespecíficas son un intento de sistematización didáctica, en realidad, un mismo ejemplo, puede incluirse en varios de dichos tipos de relaciones, por ejemplo, el pez rémora puede ponerse como ejemplo de comensalismo (se alimenta de restos de comida de los tiburones), de mutualismo (los limpia de parásitos), y de foresia (se fijan al vientre del tiburón y son transportados).