

Teoría de la competencia; un enfoque histórico

Carmen Chávez-Fuentes✉ y Héctor Nava

Laboratorio de Biodiversidad Marina, Departamento de Zoología, Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

Resumen

Con el nacimiento de la ecología como ciencia, surgió el cuestionamiento acerca de cómo se estructuran las comunidades. Al inicio, se describió el proceso de colonización de organismos vegetales, conocido como sucesión vegetal. Una propuesta muy aceptada fue la de Clements publicada en 1916, que consideró que todas las comunidades evolucionaban hacia una estabilización conocida como clímax. Aunado a esto, el surgimiento del concepto de nicho fue usado para definir el espacio que ocupa un organismo el cual fue de utilidad en los trabajos de ecología de comunidades. A mitad del siglo XX se estableció que la competencia constituía la única fuerza estructuradora de las comunidades, llegando a la categoría de paradigma. Sin embargo, años más tarde, algunos ecólogos no estaban de acuerdo en que la competencia fuera la única fuerza actuando sobre la estructura de las comunidades, por lo que surgió una prueba estadística conocida como modelo nulo, donde se demostraba que el azar y la competencia tienen la misma probabilidad de actuar en la formación de la estructura en una comunidad. En la actualidad se sabe que la estructura y composición en la comunidad es más compleja y que en esta no solo influye la acción de una sola fuerza. Estas propiedades inherentes de las comunidades son el resultado de procesos tanto históricos como ecológicos.

Palabras clave: comunidades, competencia, modelo nulo

Competition theory; a historical approach

Abstract

At the beginning of ecology as a science, the question arose about how communities are structured. At first, the colonization processes of plant organisms known as plant succession was described. A widely accepted Clement's proposal was published in 1916 assuming that all the communities evolved towards a stabilization state known as climax. Simultaneously, the emergence of niche concept was used to define environmental requirements of organisms being useful in community ecology. In the middle of the twentieth century it was established that competition was the only force structuring communities, reaching the category of paradigm. However, several years later, some ecologists disagreed that competition were the only force acting on the structure of communities. So a statistical test known as null model, where it is demonstrated that chance and competence have the same probability to influence the formation of community structure. Today it is known that community structure and its composition is more complex and it is not affected by the action of a single force. This is the result of both historical and ecological processes.

Key words: community, competition, null model

Los inicios de la concepción de la comunidad

La palabra *ecología* fue acuñada por primera vez por Ernest Haeckel en 1869 y la describía como la ciencia que estudia las interacciones entre los organismos y su ambiente (Begon *et al.*, 2006). Los primeros estudios en ecología abordaron los cambios en las comunidades vegetales, ya que estaban subsidiados por Ministerios de Agricultura (Nuñez *et al.*, 2008). Ya a principios del siglo XX, en la obra "*Plant succession; an analysis of the development of vegetation*", Clements (1916) estudió muy ampliamente los diferentes procesos por los que ocurría la sucesión vegetal hasta llegar al proceso final al que llamó *estabilización*. Este proceso de estabilización es conocido como *climax* y es alcanzado cuando las condiciones son óptimas para el desarrollo de las poblaciones de plantas. Clements también sostenía que las comunidades son unidades integradas con límites definidos y la composición de la comunidad estaba ligada en el pasado y el presente (Nuñez *et al.*, 2008). Este autor comparaba también a una comunidad como un "super organismo" (complex organism) capaz de dirigirse de manera ordenada, predecible y progresiva de un estadio inicial simple a uno estructuralmente complejo (nacer,

desarrollarse y morir), libre de cambios y en equilibrio indefinido en el ambiente (Guariguata y Ostertag, 2002). Las ideas de Clements fueron apoyadas por la mayoría de ecólogos de Europa y América (Nuñez *et al.*, 2008). No obstante, Gleason en 1926 contrarrestó la idea de que cada asociación es un complejo organismo e introdujo la idea de que cada asociación es individual. El concepto individualista de Gleason consideraba que debido a las diferencias en el mecanismo de migración de las semillas (donde unas especies producen más, otras menos, otras necesitan polinizadores, otras se dispersan por el viento, por el agua u otro organismo y otras caen muy cerca de su progenitor), la distribución de especies de plantas es una característica individual de migración, por lo tanto su estructura es azarosa. En cuanto a las condiciones climáticas, la estructura de la vegetación variaba temporalmente pues las diferencias en las condiciones de temperatura o lluvia podían favorecer a ciertas especies y limitar a otras.

The sole conclusion we can draw from all the foregoing consideration is that the vegetation of an area is merely the resultant of two factors, the fluctuating and fortuitous immigration of plants and an equally fluctuating and variable environment (Gleason, 1926).

✉ **Autor de correspondencia:** Carmen Chávez Fuentes. Av. San Juanito Itzicuaró s/n, Col. Nueva Esperanza, C.P. 58337, Morelia, Michoacán, México. email: chavez0711@yahoo.com.mx

Tansley (1935) también rechazó la idea del complejo organísmico donde expuso que para poder llamar sucesión en el sentido estricto, los cambios en una comunidad deben poder describirse por etapas, por lo tanto solo podría llamarse sucesión a la sucesión alógena (cambios efectuados a una comunidad por factores externos) ya que los cambios por sucesión autógena (cambios efectuados naturalmente en la comunidad) es difícil identificar el momento exacto del cambio. No estaba de acuerdo en que la comunidad llegara a un solo clímax (mono clímax), sino que podrían existir varios clímax en la comunidad (poli clímax) (Ej. un clímax a nivel edáfico) y prefería que la comunidad fuera catalogada como un sistema en el sentido físico (flujo de energía), un sistema que abarcará tanto el complejo organísmico, los factores físicos que forman lo que se conoce como ambiente y los factores bióticos (Ej. herbívora). En los años que Clements, Gleason y Tansley aportaban sus ideas sobre la dinámica de las comunidades vegetales, se establecían los primeros conceptos de nicho ecológico. Los conceptos trataban de relacionar las propiedades ecológicas de las especies con su área de distribución (Soberón, 2007).

La participación del concepto de nicho en la teoría de la competencia

Un concepto central en ecología es el de nicho y existe un estrecho lazo entre este y el concepto de competencia (Vázquez, 2005). El término nicho ecológico se atribuye a dos ecólogos, Joshep Grinnell y Charles Elton (Rockwood, 2006). Grinnell (1917) planteaba al nicho en el potencial que tenían las especies para distribuirse sobre los diferentes tipos de hábitats (Soberón, 2007). El nicho de Grinnell se empleó en escalas gruesas (ejemplo, 10 km²) y planteó que la topografía y el clima definían la distribución de los

animales (Leibold, 1995).

El concepto de nicho propuesto por Elton en 1927 entraba en consonancia con las actividades o movimientos de los individuos (Soberón, 2007) y se concentró en el papel que cumple la especie en la cadena alimenticia, en los hábitos alimenticios y las interacciones bióticas de los organismos (Rockwood, 2006; Soberón, 2007), sin tomar en cuenta los factores abióticos. Básicamente, este concepto se reduce a como los organismos actúan en su medio ambiente (Soberón, 2007). Posteriormente, el concepto de nicho propuesto por Hutchinson en 1957 surgió de la necesidad de resolver la paradoja de la exclusión competitiva propuesta por Gause en 1934 (ver más adelante) (Gaxiola y Armesto, 2012) y se refiere al conjunto de variables y los valores de límites donde una especie puede vivir, definido como un “hipervolumen” (Vázquez, 2005).

Estas variables y sus respectivos valores límite definen una región (un hipervolumen n -dimensional), cada punto de la cual corresponde a un posible estado del ambiente en el que la especie puede existir indefinidamente. Hutchinson (1957) incluyó explícitamente entre estas variables ambientales factores tanto abióticos (componentes físico-químicos) como bióticos. Este hipervolumen N_1 representa el nicho fundamental de una especie S_1 , Hutchinson definió además el nicho realizado de una especie S_1 en presencia de otra especie S_2 como $N_1 - N_2$ (la porción del hipervolumen de S_1 que queda por fuera del hipervolumen de S_2) más la porción de ambos nichos fundamentales en su intersección ($N_1 \cap N_2$) en la que S_1 sea capaz de sobrevivir y reproducirse (Vázquez, 2005) (Figura 1).

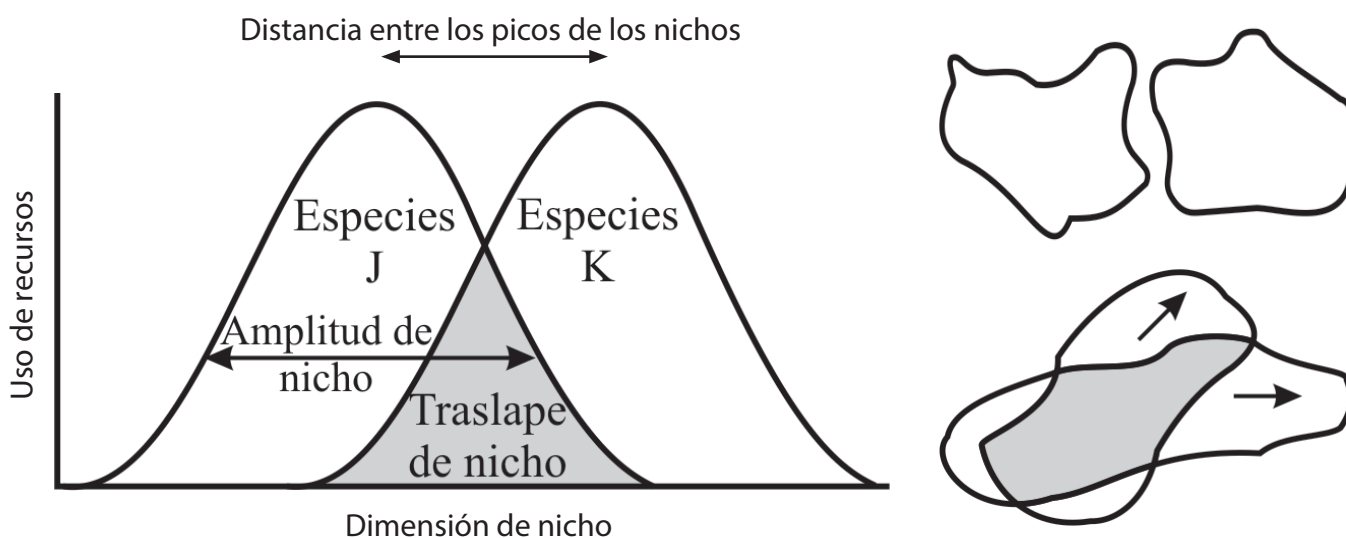


Figura 1. De acuerdo a Hutchinson el nicho fundamental de la “especie J” y “especie K” es el espacio (hipervolumen) que representa las condiciones en la que una especie puede vivir en ausencia de otra y el nicho realizado representa el conjunto de condiciones que una especie realmente puede utilizar en interacción con otra especie. El nicho realizado de cada especie es el nicho fundamental de la “especie J” (zona en blanco correspondiente) menos el nicho fundamental de la “especie K” (zona en blanco correspondiente) más la porción de los dos nichos traslapados (zona sombreada). Modificado de <http://www.aprenda.bio.br/portal/?p=8296>.

El nacimiento de la teoría de la competencia

En general se dice que dos especies compiten cuando utilizan el mismo recurso (Margalef, 2005) y este se encuentra en disponibilidad limitada (Keddy, 2001). Estos recursos pueden ser alimento, espacio, las formas de energía, el viento y el agua entre otros (Hickman *et al.*, 2001). Las especies pueden competir por un sinfín de recursos pero eso no implica que compitan por todos al mismo tiempo (Huston, 1979). De esta manera, el entorno de cada organismo se compone de todos los recursos que se involucran con su supervivencia y reproducción (Hickman *et al.*, 2001). Este entorno es conocido como nicho e incluye los factores bióticos y abióticos (Hickman *et al.*, 2001; Begon *et al.*, 2006; Margalef, 2005).

La teoría de competencia surgió cerca de la mitad del siglo XX y estuvo vigente por casi 20 años como la fuerza estructuradora de las comunidades (Galindo, 1987; Nuñez y Nuñez, 2006; Nuñez *et al.*, 2008). Los primeros trabajos que la desarrollaron estaban enfocados a la sucesión ecológica de plantas y posteriormente a la estructura de las comunidades vegetales (Galindo, 1987). Ya desde 1916, Clements argumentaba que la competencia ocurría cuando dos o más plantas demandaban en exceso los recursos y que esta era una característica universal de todas las comunidades de plantas.

Como antecedente histórico, A. J. Lotka formuló en 1920 una ecuación para explicar la lucha por la existencia y lo plasmó en su obra *Elementos de Biología Física* (Gause, 1934). Por su parte V. Volterra, sin conocer el trabajo de Lotka, expuso en 1926 sus ecuaciones de la lucha por la existencia, llegando a similitudes (Gause, 1934). De esta manera, Lotka y Volterra estuvieron enfocados en elaborar un sistema teórico y ponerlo a prueba (Harding, 1960). El modelo de Lotka y Volterra describió la dinámica de dos especies distintas en competencia interespecífica (Marañón, 1991) y donde el supuesto es que tanto los individuos como las poblaciones se encuentran en constante interacción, por lo que hay dependencia de estas interacciones y los individuos (Gaxiola y Armesto, 2012).

Otro modelo fue el propuesto por Huston (1979), basado en las ecuaciones del modelo de competencia de Lotka y Volterra. El modelo asume que en las comunidades no existe el equilibrio competitivo, pues este es impedido por las reducciones periódicas de las poblaciones y las fluctuaciones ambientales. El modelo predice un equilibrio dinámico entre la tasa de desplazamiento competitivo (crecimiento y capacidad competitiva) y la frecuencia de la reducción de las poblaciones (Huston, 1979; Marañón 1991).

El modelo mecanístico de competencia por los recursos de Tilman (1982), a diferencia del modelo de Lotka y Volterra que solo toma en cuenta la abundancia de los individuos para determinar que especie es más competitiva, toma en cuenta la abundancia del recurso necesario (Gaxiola y Armesto, 2012) y del supuesto de heterogeneidad del medio donde se encuentran los organismos. Por lo tanto, relaciona la diversidad con la disponibilidad de recursos (Magañón,

1991).

El principio de exclusión competitiva propuesto por Georgii Frantsevich Gause en 1934, con su obra titulada *"The struggle for existence"*. En esta obra el autor hizo una recopilación de trabajos zoológicos y botánicos que abordaban este problema. Gause concluyó que dos especies con ecología similar no podían coexistir en el mismo sitio (Harding, 1960). En los trabajos recopilados por Gause (1934) se muestran diferentes ecuaciones de la lucha por la vida (competencia) pero que solo aplicarían para determinados casos (Harding, 1960). Gause obtuvo fuertes críticas donde cuestionaban la definición de "ecología similar" y argumentaban que numerosas plantas y animales vivían y se alimentaban en el mismo sitio (Harding, 1960). Aunque Gause hablaba de exclusión total de la especie por sus experimentos en laboratorio con paramecios (**Figura 2**), en la naturaleza raramente se puede hacer una exclusión total de la especie (Huston, 1979).

Se resume el Principio de exclusión competitiva de Gause o "Principio de exclusión" a continuación:

Dos poblaciones que no se aparean (mezclan) entre ellas, no ocupan el mismo nicho ecológico (en el sentido de nicho propuesto por Elton).

Las poblaciones tienen que ocupar el mismo territorio geográfico (simpatria).

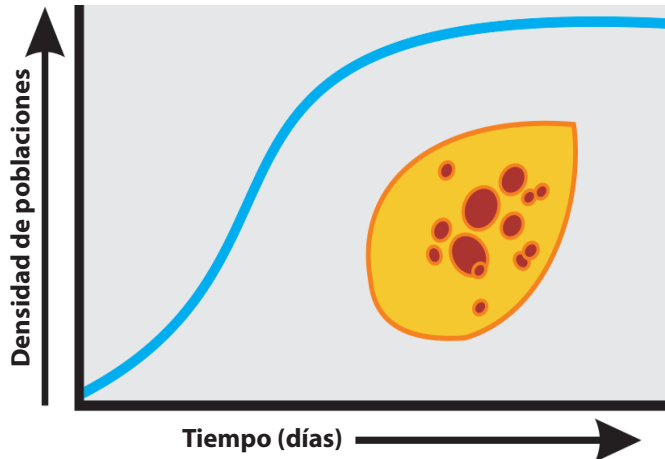
Y si la población "A" aumenta a menor tasa que la población "B", la población "A" llegará a la extinción. (Harding, 1960).

En general el principio de exclusión competitiva es un sistema ecológico pensado, pero no se pueden hacer pruebas directamente en el mismo (Harding, 1960).

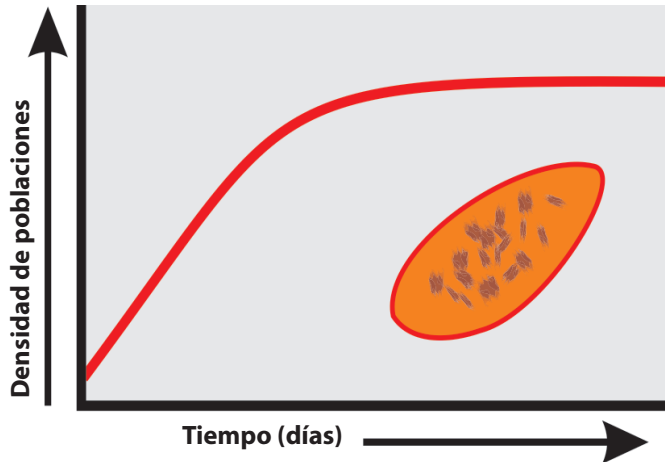
Los modelos nulos

Algunos ecólogos no estaban de acuerdo con que la única fuerza estructuradora de las comunidades fuera la competencia y enfatizaban la falta de hipótesis alternativas (Galindo, 1986; Gotelli y Graves, 1993; Vilchis, 2000; Nuñez y Nuñez 2006). De esta manera, el surgimiento de los modelos nulos se le atribuye a Robert K. Colwell y David W. Winkler en una conferencia en Wakulla Springs, Florida en 1981 (Gotelli y Graves, 1993). Un modelo nulo analiza estadísticamente patrones ecológicos (Gotelli y Graves, 1993) y un modelo nulo típico genera comunidades esperadas en ausencia de un mecanismo en particular. Como regla general, estos patrones están estadísticamente comparados con los datos de una comunidad real (Gotelli y Graves, 1993). Básicamente, un modelo nulo tiene como principal objetivo determinar si los datos observados (reales) son causados por mecanismos ecológicos, mecanismos evolutivos o tan solo por el azar (Vilchis, 2000). Sin embargo Connor y Simberloff (1979) con una fuerte crítica al trabajo de Diamond (conocido como reglas de ensamblaje de Diamond), demostraron a través de modelos nulos que la distribución de especies en las islas es igual de probable que se deba a la competencia como al azar. No obstante, Diamond y Hutchinson no estuvieron de acuerdo, llegando a argumentar que si no se probaba la competencia el trabajo sería erróneo (Nuñez *et al.*, 2008).

P. aurelia creciendo separadamente



P. caudatum creciendo separadamente



Ambas especies creciendo juntas

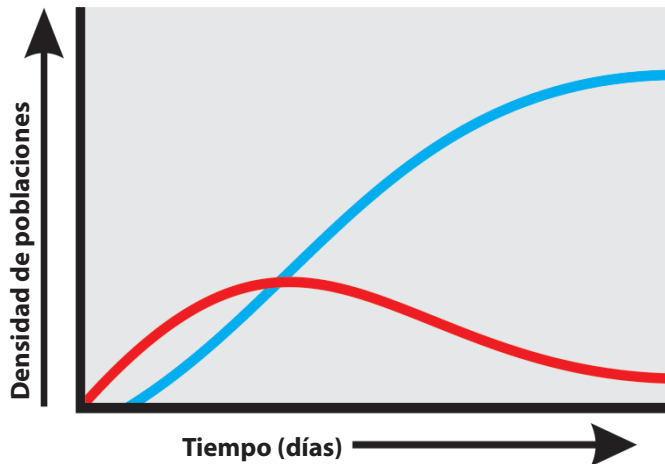


Figura 2. De acuerdo al experimento de laboratorio de Gause con los paramecios, especies que consumen el mismo tipo de recursos no podrían coexistir en el mismo lugar. La especie más competitiva excluirá a la otra. Modificado de http://www.fisicanet.com.ar/biologia/ecologia/ap09_competencia.php

La competencia, que en sus inicios se describía con modelos matemáticos (teóricos) que no eran aplicables a todas las comunidades, proporcionó una base para el estudio de los procesos en los cambios de la estructura de la comunidad (Gaxiola y Armesto, 2012). Ahora se tiene claro que la estructura y composición de los organismos en una comunidad es más compleja y que en esta no sólo influye la acción de una sola fuerza como se creía en la antigüedad. Estas son el resultado de procesos tanto históricos como ecológicos (Gaxiola y Armesto, 2012). A partir de que perdió fuerza el consenso de que la competencia era el único mecanismo estructurador; la depredación, el mutualismo y/o la herbívora comenzaron a tomar fuerza como interacciones en la dinámica de la comunidad y en la actualidad se han clasificado más tipos de interacciones.

Referencias

- Begon M, Townsend CR y Harper JL** (2006) *Ecology; from individuals to ecosystems*. Fourth edition. Blackwell Publishing, Reino Unido, 758 p.
- Clements FE** (1916) *Plant succession; an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington, Washington, 512 p.
- Connor EF y Simberloff D** (1979) The assembly of species communities: chance or competition?. *Ecology* 60: 1132-1140.
- del Val E, Boege K** (2012) ¿Por qué estudiar las interacciones bióticas? En E del Val, K Boege (eds), *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*. Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp 11-13
- Galindo LC** (1987) La teoría de la competencia y la estructura de las revoluciones científicas. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 19: 1-22.
- Gause GF** (1934) *The struggle for existence*. Williams & Wilkins, Baltimore, 129 p.
- Gaxiola A y Armesto JJ** (2012) Competencia. En E del Val, K Boege (eds), *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*. Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp 15-42.
- Gleason HA** (1926) The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.
- Gotelli NJ y Graves GR** (1993) *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Grinnell J** (1917) Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist* 51: 115-128.
- Guariguata MR y Ostertag R** (2002) Sucesión secundaria. En MR Guariguata y GH Kattan (eds), *Ecología de bosques neotropicales*. Editorial Tecnológica, Cartago, Costa Rica, pp 591-623.
- Hardin G** (1960) The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292-1297.
- Hickman CP, Roberts LS y Larson A** (2001) *Integrated Principles of Zoology*. 11th ed. McGraw-Hill, New York, NY, 918 p.
- Huston M** (1979) A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* 113: 81-110.

- Keddy PA** (2001) *Studying competition*. 2nd edition. Kluwer Academic Publishers, pp 1-59.
- Leibold MA** (1995) The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 76(5): 1371-1382.
- Marañón T** (1991) Diversidad en comunidades de pasto mediterráneo: modelos y mecanismos de coexistencia. *Ecología* 4: 149-157.
- Margalef R** (2005) *Ecología*. Ediciones Omega, SA, Barcelona, 968 p.
- Naveh Z y Whittaker RH** (1979) Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in northern Israel and other Mediterranean areas. *Vegetario* 41: 171-190.
- Núñez GP y Núñez AM** (2006) Controversias en ecología: La competencia interespecífica y la estructuración de comunidades. *A parte rei*. 47: 1-15.
- Núñez PG, Núñez CI, Núñez MA** (2008) La ecología en tensión. Una indagación histórica del presente de la disciplina. *Observatorio Medioambiental* 11: 13-24.
- Rockwood LL** (2006) *Intoduction to population ecology*. Wiley-Blackwell, Maiden, MA., 352 p.
- Soberón J** (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology letters* 10: 1115-1123.
- Tansley AG** (1935) The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16(3): 284-307.
- Vázquez DP** (2005) Reconsiderando el nicho Hutchinsoniano. *Ecología Austral* 15: 149-158.
- Vilchis OM** (2000) Modelos nulos en interacciones biológicas, una propuesta: depredación en *Chirostoma riojai*-zooplankton. *Ciencia Ergo Sum* 7(2): 153-156.
- Whittaker RH** (1977) Animal effects of plants species diversity. In R Tuxen (ed), *Vegetation and fauna, Symposium International Vegetskunde, Rinteln*. Cramer, Vaduz, pp 409-425.