



C A P Í T U L O 4

LAS RELACIONES ENTRE POBLACIONES

Rafael Chávez-López

INTRODUCCIÓN

En la sección previa se analizaron las propiedades ecológicas de las poblaciones reconociéndose y aplicándolas sobre una población, observándola como una entidad individual y hasta cierto punto aislada.

Para introducirnos al estudio de las interacciones entre las poblaciones, cuando se estudió el crecimiento poblacional y en los modelos que lo describen se agregó de manera general a los factores abióticos del ambiente (sobre todo el modelo logístico o sigmoidal de Lotka-Volterra), en otro caso, el modelo matricial de Leslie los involucran sutilmente, pero ninguno establece cuál o cuáles son los causantes de las modificaciones en las tasas de sobrevivencia y reproducción poblacional, en este momento se puede establecer una conclusión obvia: el balance de la dinámica de una población no está determinado únicamente por las características abióticas del hábitat poblacional, sino que es indispensable añadir el efecto biótico de las interacciones con otras poblaciones.

Las interacciones entre especies son procesos que ocurren en diferentes formas; por ejemplo las peleas entre animales por una presa, espacio, el efecto de sombreado entre plantas, la asociación temporal o permanente para la explotación de un recurso, etcétera; de tal forma que de esta variedad de asociaciones se reconocen tres efectos básicos: El **positivo** (+) que denota a una especie que puede ocasionar incrementos en la sobrevivencia, crecimiento y fecundidad de otra, el caso contrario ocurre con aquellas poblaciones que se ocasionan efectos **negativos** (-) considerando esos mismos parámetros poblacionales, o bien otras neutrales (0) que no ejercen ningún efecto en otras especies (Tabla 4. 1).

Tabla 4. 1. Efectos recíprocos de una población (1) en la supervivencia, crecimiento y fecundidad sobre otra Población (2).

		Efecto de la población 1 sobre la población 2		
		Beneficio	Neutral	Daño
Efecto de la población 2 en la población 1	Beneficio	+, +		
	Neutral	0, +	0,0	
	Daño	-, +	0, -	-, -

Se debe hacer énfasis en dos hechos: primero, que estos efectos (negativos o positivos) se refieren a una población, de manera descuidada usamos como sinónimo población y especie, es pertinente recordar que una especie como entidad taxonómica puede referir a una o varias poblaciones distribuidas en el espacio de su distribución geográfica pasando por alto las diferencias ecológicas entre las poblaciones de una misma; segundo, que en términos ecológicos el efecto de una población sobre otra se mide mediante parámetros como las tasas de supervivencia, reproducción e incluso metabólicas.

De la variedad de relaciones positivas, negativas y neutras, surgen combinaciones que dan lugar a las diferentes interacciones entre especies, estas se presentan en la Tabla 4. 2:

Tabla 4. 2. Relaciones entre especies combinando diferentes tipos de efectos.

TIPO DE INTERACCION	POBLACIÓN 1	POBLACIÓN 2
NEUTRALISMO	0	0
• COMPETENCIA • POR INHIBICIÓN • POR RECURSOS	-	-
AMENSALISMO	-	0
• DEPREDACIÓN • CARNIVORIA • PARASITISMO • HERBIVORÍA • PARASITOIDES	+	-
COMENSALISMO	+	0
• MUTUALISMO • FACULTATIVO • OBLIGADO	+	+

Al observar la Tabla 4. 2 se reconocen tres categorías de relaciones, en el primer grupo una de las dos poblaciones se ve afectada (-), este tipo de interacción típicamente corresponde a las relaciones depredador-presa, en estas una de las poblaciones es un recurso para otra, esta última funge como depredador (+) y la consume en diferentes grados, desde los carnívoros que actúan directamente sobre su presa aniquilándola y consumiéndola, a otro nivel los parasitoides ocupan a una presa como una cámara de incubación y alimentación durante etapas larvales y juveniles, para después emerger sincronizando su salida con la muerte del hospedero; en contraste, los parásitos disminuyen la vitalidad y la fecundidad de su hospedero, consumiendo los recursos alimenticios que produce este último, como norma general, no le causa la muerte; de forma análoga, los herbívoros depredan a la vegetación pero también es raro que destruyan a la planta completa.

En el intermedio se reconocen a las asociaciones con signo neutro (0,0) ejemplificada como neutralismo, (0,+) comensalismo y (0,-) amensalismo, si hablamos de neutralismo las poblaciones no tienen ningún tipo de relación; por otro lado, en el comensalismo (0,+) una de las especies es mantenida y abastecida por otra, sin que esta obtenga algún tipo de beneficio; el saprofitismo de hongos y plantas vasculares entran en esta categoría, para algunos este puede ser un tipo de parasitismo, pero tal como ocurre en esa interacción, el efecto adverso en la presa-hospedero es difícil de cuantificar.

El amensalismo (0,-) se considera como la relación inversa al comensalismo, por ejemplo, en la alelopatía entre plantas, donde la producción de metabolitos tóxicos por una especie causa la reducción del crecimiento o limita la oportunidad de colonización para otras especies, esta interacción ha sido difícil de establecer por medio de experimentos controlados y en el campo se desconoce con profundidad su papel ecológico.

Llama la atención que en varias de las relaciones descritas en el CAPÍTULO de Poblaciones, existen obstáculos para medir la influencia negativa en las poblaciones afectadas; con esto se enfatiza que en términos de la ecología de poblaciones todavía no es posible cuantificar con certeza el efecto negativo de una población sobre otra, es decir, se infieren los daños en la población, pero en general no han sido claramente demostrados en las tasas metabólicas, de sobrevivencia y reproductivas de las poblaciones involucradas, el mutualismo tal vez es una excepción de lo anterior.

La tercera categoría corresponde a asociaciones de tipo positivo, el Mutualismo es la relación típica, aquí los participantes alcanzan el beneficio mutuo (+,+) de la sociedad y son capaces de aumentar su aptitud ecológica en el nicho que ocupan, la relación puede ser **facultativa** (también denominada **Protocooperación**) ya que no es obligada para los participantes; la principal diferencia con el Mutualismo

obligado es que en esta la sobrevivencia de los mutuales depende en buena medida de la eficiencia fisiológica de su relación y en algunos casos la separación implica la muerte de los socios.

Se puede apreciar que el análisis de estas interacciones es un tópico que difícilmente se puede observar en el corto plazo, más bien en la actualidad encontramos el producto de las relaciones entre poblaciones en el tiempo evolutivo y los profesionales de la biología intentamos describirlas de acuerdo a parámetros poblacionales actuales con la intención de caracterizar las tendencias que presentarán en el futuro; como comprobaremos en las siguientes secciones, las interacciones entre poblaciones se pueden inscribir en los siguientes principios propuestos por Odum (1972):

1). “En la Evolución y desarrollo de los ecosistemas, las interacciones negativas tienden a reducirse a grado mínimo en favor de las simbiosis positivas, lo que refuerza la supervivencia de las especies que están relacionadas”,

2). “Las asociaciones recientes o nuevas tienen más probabilidad de desarrollar coacciones negativas graves que las asociaciones más antiguas.”

Competencia entre poblaciones

En esta relación ocurre un efecto negativo entre dos poblaciones (-,-), este simbolismo señala el aspecto esencial de la relación, ya que ambas especies se causan una reducción demostrable en la sobrevivencia, crecimiento y fecundidad, este planteamiento sugiere reciprocidad en el daño que sufren ambas poblaciones; aunque de entrada se asume que los perjuicios afectan por igual a ambas poblaciones, en los hechos una de las poblaciones en lucha resultará más afectada que su contendiente; entonces es posible que el efecto negativo no sea tan fácil de medir sobre la población competidora más fuerte, aparentando más un caso de amensalismo (en esta interacción una población recibe daños (-) mientras que la otra no tiene alguna repercusión) que de competencia.

La competencia entre poblaciones ocurre por la escasez de un recurso, existen diferencias importantes en la forma que sucede en plantas y animales, los recursos que necesitan las plantas para crecer son parte del ambiente abiótico del hábitat, la carencia de desplazamiento provoca interferencias inmediatas en sus vecinos, ya sea por la posición de sus raíces, tallos y follaje; pues la cercanía de las plantas propicia la posibilidad inmediata de competencia por un recurso limitado como la luz, algún nutriente, espacio; por otro lado, en los animales no es común una lucha intensa entre los individuos, ya que debido a diferencias naturales en las estrategias de alimentación y hábitos pueden evitar un contacto tan estrecho en escalas espaciales y temporales variadas.

Características generales de la competencia interespecífica

Se puede hacer una distinción básica entre dos tipos de competencia: por interferencia y la competencia por explotación, en esta última los individuos interactúan indirectamente, respondiendo a un nivel de recurso que se está agotando por la actividad de los competidores.

Cuando la competencia envuelve la explotación de recursos una de las poblaciones consume y disminuye el recurso a un nivel tal que ocasiona un efecto dañino en el crecimiento, reproducción y sobrevivencia de la otra población involucrada.

Otro punto importante es que la competencia entre poblaciones es con frecuencia asimétrica, es decir, a pesar de que las consecuencias de la relación afectan a ambas especies competidoras, las competidores fuertes desplazarán a las débiles, gracias a una mayor reproducción diferencial serán capaces de generar más progenie y de sobrevivir a tasas mayores que la otra población competidora; Grace y Wetzel (1981) reportan una situación que ocurre con juncos en Michigan; en estanques plantas acuáticas se estudió a las plantas acuáticas *Typha latifolia* que se ubica en aguas más someras que *Typha angustifolia*; experimentalmente encontraron que *T. latifolia* desplaza a *T. angustifolia* en las aguas someras, en zonas más profundas la distribución de *T. latifolia* no es afectada por la competencia de *T. angustifolia* (Figura 4.1).

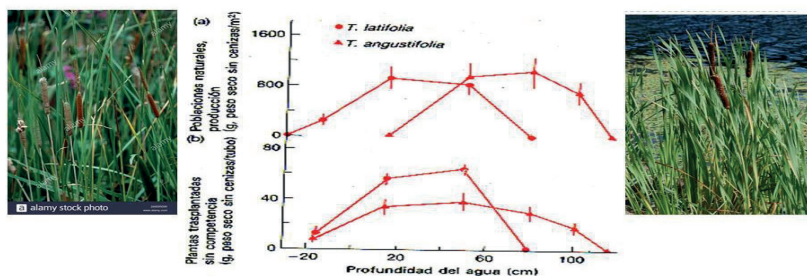


Figura 4.1. Competencia Asimétrica entre especies de especies de juncos. a). Las distribuciones naturales de poblaciones en coexistencia de *Typha latifolia* (en agua somera) y de *T. angustifolia* (en agua profunda). b). Cuando se trasplantan y se dejan crecer solas *T. angustifolia* crece en un rango de profundidades mayor (lo que sugiere que normalmente es desplazada de aguas someras), pero *T. latifolia* crece en el mismo rango de profundidades que cuando está en competencia. (De Grace y Wetzel, 1981).

Siguiendo con el tema, se realizaron estudios de campo sobre competencia en insectos, se encontró que los casos altamente asimétricos superaron a los de tipo simétrico en una proporción de dos a uno. El término amensalismo se usa generalmente para describir a las interacciones en las cuales una especie afecta adversamente a otra, sin sufrir algún tipo de efecto, los casos de asimetría competitiva excesivamente marcada pueden caer fácilmente en esta descripción.

Para describir los efectos de la competencia en condiciones naturales se pueden describir mediante casos interesantes de explotación de semillas por hormigas y ratones en hábitats xéricos, la escasez de agua ocasiona una presión ambiental fuerte que influye en las estrategias de utilización de recursos; Davidson (1977 a, b, 1978) y Brown y Davidson (1977) aportaron un ejemplo en el Desierto del Sureste de los Estados Unidos.

En este escenario ecológico, las semillas juegan un papel importante en la ecología trófica del desierto, pues constituyen estadios de resistencia en dormancia que le permiten a las plantas sobrevivir durante intervalos variados de tiempo en condiciones desfavorables, la disponibilidad y tamaño de las semillas como recurso depende de la cantidad de precipitación media anual y son usadas por varias especies de granívoros especializados que pueden pertenecer a taxones alejados (en este caso hormigas y ratones), sin embargo la similitud en la función alimenticia de estas especies permite ubicarlas en un "gremio alimenticio" (este término se refiere a un grupo de especies que explotan un recurso de modo similar).

Al caracterizar las dietas de hormigas y ratones, los autores citados encontraron un solapamiento en el uso de semillas por los dos grupos (Figura 4.2) y solo algunos tamaños de semillas son los recursos que provocan la competencia; al hacer experimentos de exclusión de competidores en parcelas controladas, registraron los siguientes resultados (Tabla 4. 3):

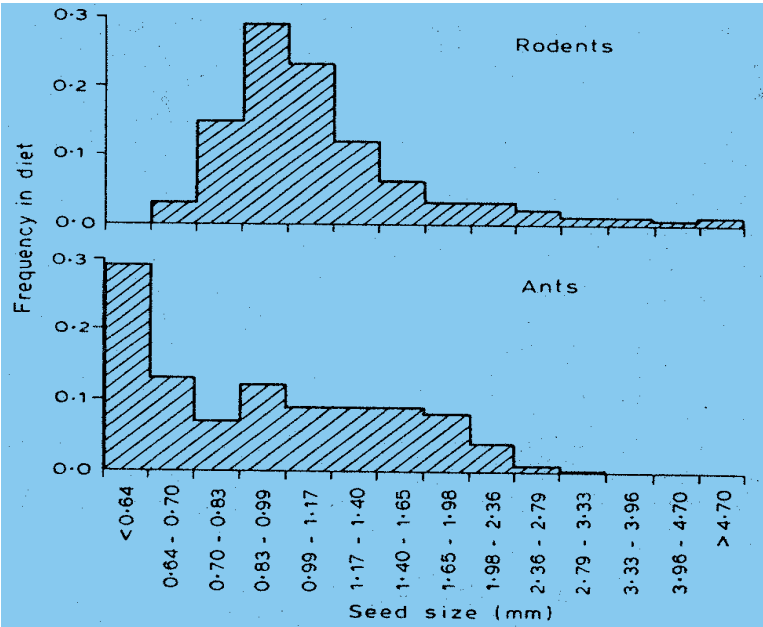


Figura 4.2. Los alimentos de las hormigas y los roedores se solapan: Los tamaños de las semillas nativas son cosechadas por coexistencia entre los dos grupos. (De Davidson y Brown ,1977).

Tabla 4. 3. La competencia afecta a los competidores y al recurso competido. Se muestran las respuestas de hormigas, roedores y densidad de semillas con la remoción de los consumidores (Tomado de Brown y Davidson, 1977).

	Roedores removidos	Hormigas removidas	Roedores y hormigas removidos	Control
Colonias de hormigas	543	----	----	318
Número de roedores	----	144	----	122
Densidad de semillas relacionada al control	1.0	1.0	5.5	1.0

Estos resultados son una evidencia clara de que los dos gremios compiten, porque cuando un gremio es removido las abundancias de las poblaciones del otro gremio aumentan significativamente; las tasas de consumo de semillas se mantienen en

presencia de cualquier gremio, sin embargo, en ausencia de ambos se incrementa la cantidad de este recurso; bajo circunstancias de competencia ambos gremios comen menos y alcanzan sus niveles mínimos de abundancia, de este ejemplo se puede concluir que ambos gremios coexisten en el mismo hábitat pero compiten por un recurso que los limita: las semillas.

Davidson (1977 a y b) también examinó la alimentación del gremio de hormigas: encontró que existe correlación entre la longitud corporal de las hormigas obreras y el tamaño de semilla que almacenan mediante un experimento con ocho especies de hormigas y un número similar de tamaños de semillas, los tamaños medios de semillas se correlacionaron con la talla de las especies, además cada especie tiende a especializarse a un tamaño específico de semilla dependiendo de su propia talla (Figura 4.3).

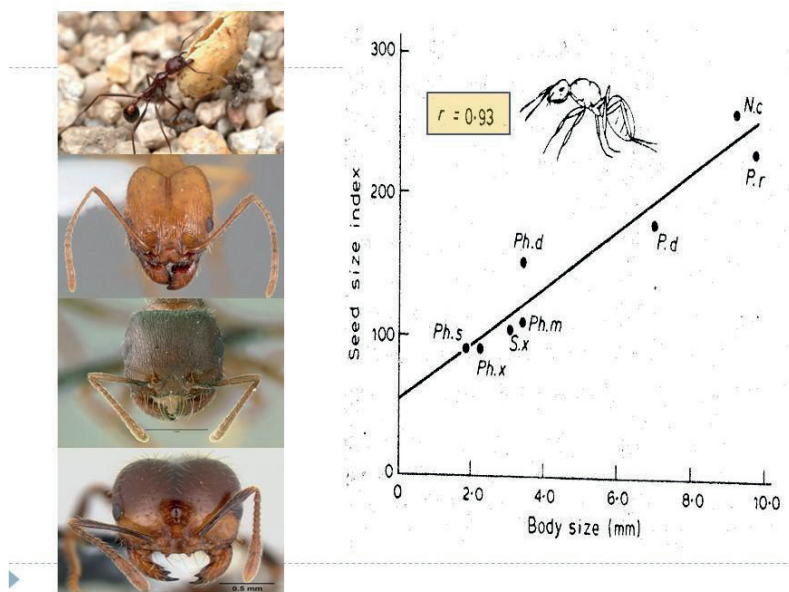


Figura 4.3. La correlación entre la longitud corporal de las hormigas trabajadoras y el índice del tamaño de semilla en experimentos con ocho especies de hormigas granívoras. Las abreviaturas de las especies son: N. c.= *Novomesor cockerelli*, Ph. d.=*Pheidole desertorum*, Ph. m.= *Pheidole militica*, Ph. s.= *Pheidole sitarches*, Ph. x.= *Pheidole xerophila*, P. d.= *Pogonomyrmex rugosus*, S. x.= *Solenopsis xyloni*, todas las especies a excepción de *Pheidole militica* coexisten en el lugar de estudio.

Otro ejemplo tradicional se extrae de los trabajos de Connell (1961) con dos especies de bálanos de Escocia, *Chtamallus stellatus* y *Balanus balanoides* (Figura 4.4.); los adultos de *Chtamallus* se acomodan en la zona intermareal superior, con respecto a las zonas inferiores que son ocupadas por *Balanus*, los jóvenes de *Chtamallus* con los que comparten esta área ocurren en abundancias considerables; Connell monitoreo la supervivencia de este grupo de edad mapeando a los individuos y manteniéndolos en contacto con los bálanos de la otra especie.

Los jóvenes sobrevivieron pero la presencia de *Balanus* incrementó la mortalidad en el grupo, más que el efecto de la permanencia prolongada en inmersión propio de la zona baja; las observaciones registraron a los adultos de *Balanus* encima de jóvenes de *C. stellatus*, cuya mortalidad se correlacionó con el aumento y crecimiento rápido de los individuos de *Balanus* en algunas temporadas del año; los sobrevivientes de *C. stellatus* crecen en parches hacinados y en tallas menores respecto a las de otros individuos que crecen aislados, con disminuciones en las tasas de fecundidad y producción de progenie.

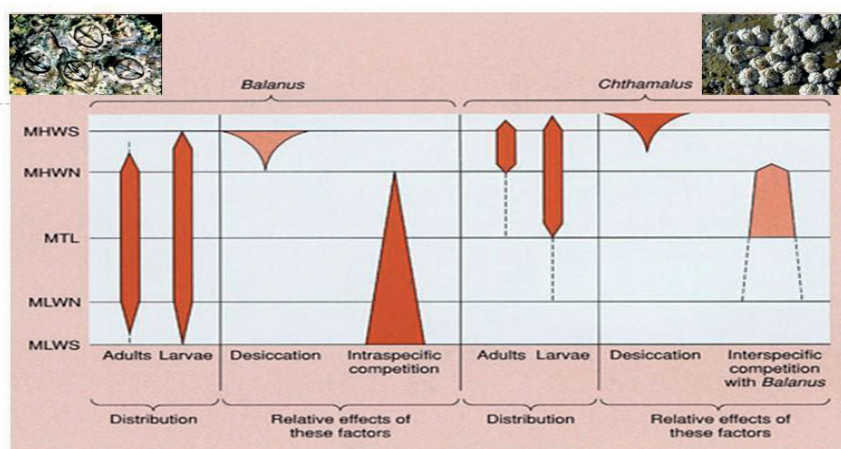


Figura 4.4. Distribución intermareal de adultos y de larvas de reciente asentamiento de *Balanus balanoides* y de *Chtamallus stellatus*, con una representación diagramática de los efectos relativos de la desecación y la competencia, la nomenclatura representada a la izquierda va desde M. H. W. S. (marea alta promedio, primavera) hasta M. L. W. S. (marea baja promedio, primavera). (Tomado de Connell, 1961).

Entonces se demuestra que *Balanus balanoides* y *Chtamallus stellatus* compiten, pero coexisten debido a que su distribución en la zona intermareal se solapa muy poco y a la existencia de barreras ambientales que impiden su dispersión y a que las habilidades competitivas de cada especie se manifiestan de acuerdo al lugar que ocupan en la zona intermareal, por ejemplo *C. stellatus* es mejor competidor en la zona intermareal superior debido a su mejor tolerancia a la desecación.

La competencia entre plantas

El carácter sésil de las plantas las hace un objeto de estudio adecuado para detectar cambios poblacionales ocasionados por la competencia mediante el manejo de densidades y mezclas proporcionales de especies que implican una competencia subterránea por espacio y una cantidad limitada de recursos, por ejemplo. Las concentraciones de nutrientes se pueden controlar como una variable de experimentación en el suelo, y en la parte exterior la necesidad de luz propicia un efecto de sombreado en las plantas de menor estatura, por su lado, las hojas del dosel luchan por la radiación solar.

En experimentos de tipo aditivo, las parcelas experimentales contienen mezclas de especies en distintas proporciones; cuando se mantienen las densidades de plantas constantes pero se varían las mezclas se denominan experimentos de sustitución; los trabajos de De Wit y sus colaboradores en los 1960, se realizaban estas series procurando sombreado y germinación constante y variando las combinaciones entre 0 y 100%; con el manejo de estas variables se han obtenido datos importantes sobre la competencia en plantas.

Los experimentos aditivos han utilizado semillas de cultivos comerciales por su facilidad de control y manejo, además de extraer datos valiosos para fines agrícolas; Trenbath y Harper (1973) investigaron la debilidad competitiva de varias especies de *Avena*, en los que diferentes densidades de *Avena fatua* y *A. ludoviciana* se comparan con el crecimiento de plantas de *A. sativa*.

Los resultados mostraron que *A. sativa* deprime su germinación cuando ocurren adiciones de individuos de cualquiera de las otras dos especies de *Avena* y esta depresión resulta como una medida de la competencia intra e interespecífica; los datos de la Tabla 4. 4 muestran que *Avena fatua* es un competidor más fuerte ya que provoca la reducción del peso en retoños, pajas y panículas de *A. sativa*, a *A. ludoviciana* le ocasiona los mismos daños, pero con una disminución menor.

Tabla 4. 4. Componentes del rendimiento de semillas de *A. sativa* en monocultivo y en mezcla con otras especies de *Avena* en competencia. (Tomado de Trenbath y Harper 1973).



	No. panículas / planta	No. semillas/ panícula	No. semillas / planta	Peso por semilla (mg)
Monocultivo	3.3	33.9	111.9	35.3
Mezcla + A. avena	1.5	44.8	67.2	34.4
Mezcla + A. fatua	1.0	43.8	43.8	17.4
Mezcla + A. ludoviciana	1.5	36.1	54.2	28.9



La disminución en el peso de las estructuras puede ser un indicativo de la competencia entre las especies, pero no demuestra que exista una reducción en la salida reproductora de los adultos, ya que el número de semillas por panícula permanece constante; otras evidencias relacionadas con la disminución del peso de la semilla si permite inferir el efecto en los procesos reproductivos de los competidores débiles como *A. sativa* y *A. ludoviciana*.

Es pertinente considerar que una interacción de competencia, aún en condiciones extremas, se dirige hacia la coexistencia de las especies, este hecho se puede resumir en los siguientes puntos:

- a) Las especies de taxones diferentes y distantes pueden competir por un recursos en condición limitada,
- b) La coexistencia puede ocurrir entre los competidores,
- c) La coexistencia implica diferencias en la utilización del mismo recurso por parte de los competidores, si las especies implicadas utilizan el recurso de la misma manera tienden a excluirse del sitio,
- d) La naturaleza particular de una población y las formas en las que utiliza un recurso, puede responder por sí mismo al entorno competitivo de la población.

Los incisos c) y d) nos dan la pauta para explorar las tendencias evolutivas de esta interacción, pues si bien los experimentos y experiencias de campo descritas dan luz acerca de las cuestiones principales de la competencia entre poblaciones:

¿Cuáles son las condiciones que permiten la coexistencia de los competidores y cuales la derivan hacia la exclusión competitiva? Los modelos matemáticos proveen detalles importantes en esta cuestión y se describirán en otra sección, pero las evidencias de campo y laboratorio aportan evidencias que comprueban la coexistencia y la exclusión competitiva.

El principio de Exclusión Competitiva.

Por lo planteado en los ejemplos previos, la competencia interpoblacional presenta resultados en los que sucede la exclusión de una poblacional por otra, lo que señala una asimetría excesiva, la población competidora fuerte no resiente la presencia de otra población, está como competidora débil sobrevive en densidades bajas y en otra situación ocurre una simetría en la interacción y ambas poblaciones competidoras se mantienen coexistiendo; antes de continuar en el discernimiento de estos resultados es necesario enfatizar en un concepto nuclear de la ecología y que rige en las explicaciones de las asociaciones interpoblacionales, principalmente en la competencia: **El Nicho Ecológico**.

El Nicho Ecológico

Este término es de uso añejo en el vocabulario ecológico ya que se ha usado por más de 50 años, y a pesar de que existen diferentes conceptualizaciones, aquí enfatizamos la propuesta por Hutchinson (1957).

Si se considera un solo parámetro ecológico (por ejemplo la temperatura), entonces una población dada será capaz de sobrevivir y reproducirse dentro de cierto intervalo térmico; este rango se considera como el nicho ecológico de la especie en una dimensión (Figura 4.5a), si se aumentan otros factores del ambiente y se añade otro, digamos la humedad entonces el nicho se vuelve bi-dimensional y se visualiza como un área (Figura 4.5b), y al incluir otra dimensión el nicho se convierte en un volumen (sume cualquier otro factor del ambiente en la Figura 4.5c).

Recordando que el ambiente es multifactorial y está compuesto por innumerables factores bióticos y abióticos, entonces el número de dimensiones del nicho será mucho mayor a las tres consideradas inicialmente, difícilmente se puede visualizar una figura con más de tres dimensiones, pero en analogía podemos considerar al nicho ecológico como un hipervolumen n-dimensional, que contiene una contribución positiva de información genética que será transmitida a las siguientes generaciones.

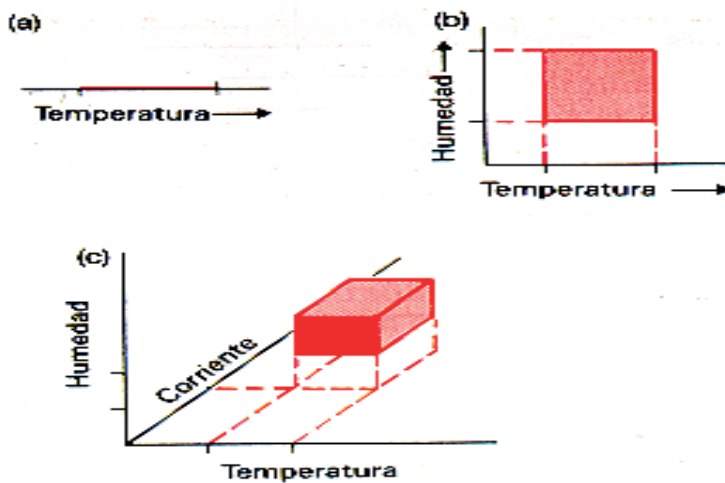


Figura 4.5. La Construcción de un hipervolumen n-dimensional. (a) en una dimensión (temperatura); (b) en dos dimensiones (temperatura y humedad); (c) en tres dimensiones (temperatura, humedad y tamaño de partícula de alimento).

Se pueden considerar otros puntos de vista importantes acerca de este concepto:

1). El nicho ecológico se ha definido considerando a la población como objeto de aplicación, esto permite contrastar este concepto con el de hábitat, el cual es una descripción objetiva de las n-dimensiones que componen y caracterizan la porción del ambiente en la que sobrevive la población.

2) Hutchinson le da una consideración especial a un factor ambiental especial: los competidores interpopulacionales, pues determina subdivisiones del nicho en función de la presencia de estos, llamándolo **fundamental** cuando no existe competencia y será el nicho que la población **potencialmente** puede ocupar, en la presencia de competidores de otras especies el nicho se reduce al **realizado**, determinado por la influencia de los organismos antagonistas.

De esta manera se enfatiza que la competencia reducirá el beneficio reproductivo de las contribuciones reproductivas de la población a las siguientes generaciones, por la disminución de algunas dimensiones ambientales del nicho fundamental.

3) Una población puede también ser restringida por las características del hábitat, ya que, si este no posee dimensiones favorables del nicho para la población en tiempo y espacio, el hábitat se vuelve irrelevante temporalmente.

4) Finalmente, debe quedar claro que el concepto de Hutchinson sobre nicho no es una descripción literal de las relaciones de una población en un lugar y un tiempo determinados con su hábitat, ya que como otros modelos conceptuales está conformado por interacciones inmensamente complejas y sus implicaciones van más allá que el gráfico mostrado para explicar este concepto.

Retomando la idea de explicar los resultados de la competencia interespecífica y teniendo en mente el concepto de Nicho Ecológico, es factible explicar lo que ocurre cuando en la competencia participa una especie fuerte que tiende a “someter” a otra competidora menos hábil, las evidencias experimentales provienen de los trabajos de Park (1954) con escarabajos de la harina *Tribolium confusum* y *Tribolium castaneum* ambas especies fueron mantenidas en cultivos estériles, bajo condiciones similares, variando únicamente un factor: el clima.

En todas las condiciones experimentadas las dos especies fueron capaces de sobrevivir en monocultivo; en otras palabras, los nichos ecológicos de ambas especies abarcaron el rango climático completo. En cultivos que incluyen a las dos especies los resultados fueron los siguientes (Tabla 4. 5):

Tabla 4. 5. Porcentaje de Ganados y Perdidos de *Tribolium confusum* y *T. castaneum* bajo un intervalo de condiciones climáticas (Tomado de Park, 1954).

En cultivos que incluyeron a las dos especies los resultados fueron los siguientes (Tabla 5):

CLIMA	% DE GANADOS	
	<i>T. confusum</i>	<i>T. castaneum</i>
Cálido-Húmedo	0	100
Templado – Húmedo	14	86
Frio - Húmedo	71	29
Cálido – Seco	90	10
Templado - Seco	87	13
Frio - Seco	100	0



Tabla5. Porcentaje de Ganados y Perdidos de *Tribolium confusum* y *T. castaneum* bajo un intervalo de condiciones climáticas (Según Park, 1954).

Para estas especies, las condiciones de climas extremos marcan los nichos realizados de cada especie y en los cuales solo una de las especies sobrevive, en condiciones intermedias medias una de las especies elimina a la otra, aunque este hallazgo no es definitivo, pues se debe considerar que en el experimento solo se maneja una dimensión del nicho de ambas especies.

Otro experimento desarrollado por Crombie (1947) que también ocupa a dos especies de escarabajos de la harina: *Tribolium confusum* y *Oryzaephilus surinamensis*, sucede algo similar al caso anterior, pues en condiciones de monocultivo ambas poblaciones sobreviven, mientras que en conjunto *T. confusum* elimina a *O. surinamensis*, debido a que alcanza tasas más altas de reproducción y sobrevivencia además es más efectivo para destruir a los individuos preadultos de *O. surinamensis* (ambas especies exhiben depredación recíproca), pero cuando se añade una variable

de espacio, que consiste en disponer tubos de dimensiones tales que solo permiten el paso de *O. surinamensis*, esta población gana protección contra la depredación y permite la coexistencia estable y ambas especies alcanzan sus nichos realizados.

La interpretación de estos experimentos conlleva al planteamiento del principio de **Exclusión Competitiva** propuesto por Gause:

“Dos especies con ecologías idénticas no pueden vivir juntas en el mismo lugar y en el mismo tiempo; aunque no puede haber una sobreposición ecológica completa, si dos especies coexisten es porque hay diferencias ecológicas entre ellas”, esto quiere decir que si no hay diferencias entre los nichos realizados de las especies competidoras, o si dicha diferenciación está determinada por las limitaciones del hábitat, entonces una de las especies eliminará a la otra, al contrario, cuando sucede la diferenciación de los nichos realizados de las poblaciones por las características del hábitat, ocurre la coexistencia de los competidores.

Algunos casos de Exclusión Competitiva en el campo

Recordando que en el trabajo de Connell (1961) con *Balanus balanoides* y *Chtamallus stellatus* se observó que las características del hábitat permitieron el éxito competitivo de *B. balanoides* en la zona intermareal baja, en la que desplazó completamente a *C. stellatus*, mientras que en otras áreas de la zona intermareal coexistieron.

En el siguiente ejemplo de exclusión competitiva Inouye (1978) investigó la exclusión competitiva con dos especies de abejorros: *Bombus appositus* y *B. flavifrons* de las Montañas Rocallosas de Colorado, *B. appositus* se alimenta principalmente de la espuela *Delphinium barbeyi* y *B. flavifrons* de *Aconitum colombianum*.

Cuando se removió temporalmente a una de las especies de abejorro, los individuos de la población presente aumentaron su consumo sobre la flores menos preferidas, visitándolas constantemente y con mayor tiempo, a diferencia de lo que ocurre en presencia del otro competidor; así, el nicho fundamental de las dos poblaciones de abejorros en ausencia de competencia incluyó el uso de los dos tipos de flores, desde que la presencia de una población competidora restringe el consumo de una especie de flor a la otra especie, se observa con claridad la exclusión competitiva recíproca.

En este caso, el autor propone un mecanismo morfológico para explicar este proceso: *Bombus appositus* presenta una proboscis alargada mejor adaptada para alimentarse de flores de corola larga como ocurre con *Delphinium barbeyi*, cuando ambos abejorros están presentes en parcelas con esta flor, *B. appositus* agota el néctar a tal punto que hace poco atractivo el recurso para *B. flavifrons*, si ambas poblaciones están separadas, de manera indistinta aprovechan a las dos flores como fuentes de néctar.

Por su parte, cuando *B. flavifrons* concentra su actividad alimenticia sobre *Aconitum colombianum* también disminuye la cantidad de néctar disponible para *B. appositus*, que en esta situación alcanza una relación beneficio-costo adversa en términos energéticos, haciendo que este recurso le sea poco atractivo; ambas especies de abejorros demuestran afinidad por un tipo particular de flor en presencia de la población competidor al que le restringen su uso, lo que resulta en una exclusión competitiva recíproca.

Liberación Competitiva

Una evidencia que surgió de los ejemplos anteriores es la llamada **liberación competitiva**, este concepto se relaciona a la extensión del nicho de uno de los competidores cuando el otro abandona el su hábitat o es removido.

El siguiente ejemplo sucede en el archipiélago de Nueva Guinea que está formado por islas de diferentes extensiones, la distribución de las especies en estas ha sido un tema de investigación ampliamente abordado, el hecho es que las islas pequeñas carecen de especies que sí están presentes en las islas de mayor tamaño y el continente.

Las palomas son un caso interesante para demostrar la liberación competitiva, en el archipiélago hay tres especies de palomas terrestres y se distribuyen progresivamente desde las tierras interiores hacia la costa en esta secuencia general: *Chalcocaps indica* coloniza en el matorral costero, *C. stephani* ocupa bosques de dosel bajo y *Gallicolumba rufigula* tiene mayor afinidad por el bosque lluvioso (Figura 4.6).

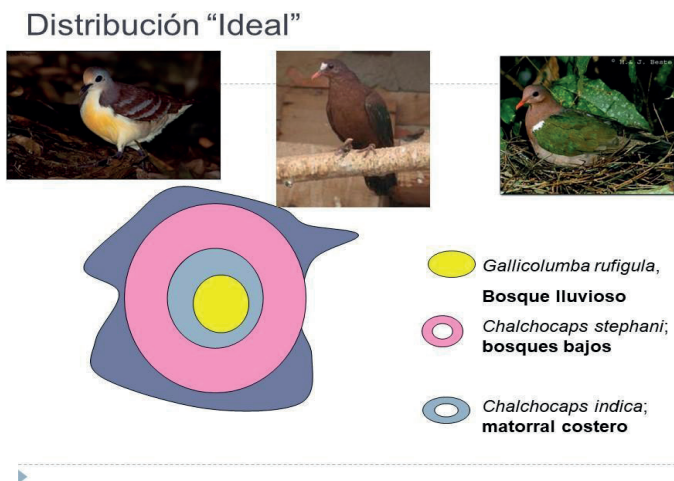


Figura 4.6. Distribución observada en palomas terrestres que compiten por espacio en islas de Nueva Guinea .

Geográficamente, en la isla Bagabag *G. rufigula* está ausente, así *C. stephani* se expande hasta el bosque lluvioso, en otras islas como Karkar, Tolokiwa y Nueva Bretaña donde *C. indica* está ausente, *C. stephani* se extiende hacia la costa hasta ocupar el gradiente completo de hábitats vegetales; en Espíritu Santo, *C. indica* es la única especie presente en la isla y ocupa los tres hábitats (Figura 4.7).



Figura 4.7. Distribución observada en palomas terrestres en islas de Nueva Guinea, en ausencia de una o más especies competidoras.
a) *G. rufigula* ausente; b) *G. rufigula* y *C. indica* ausentes.

Con estos hallazgos, Diamond (1975), remarcó que, aunque no se ha establecido un proceso de competencia entre las poblaciones de estas palomas debido a que ocurre una separación de hábitats porque la colonización se extiende a otras áreas del archipiélago cuando hay ausencia de por lo menos una de las especies de palomas. Por lo que se puede asumir que ocurre una exclusión que se amortigua por la liberación del espacio que es el recurso en competencia.

La Coexistencia: ¿Es una repartición de recursos?

De las evidencias directas provistas de los casos en el campo y las circunstancias derivadas de los experimentos, se desprende que la exclusión competitiva puede influir en la distribución de las especies, por lo que en este momento se puede plantear: ¿bajo cuáles circunstancias las poblaciones que compiten pueden coexistir?

Vance (1972) estudió la competencia y los mecanismos de coexistencia en tres especies simpátricas de cangrejos ermitaños intermareales en las Islas San Juan del estado de Washington: *Pagurus hirsutiusculus*, *P. granosimanus* y *P. beringanus*; todas las especies son omnívoras y la competencia ocurre por las conchas vacías de otros gasterópodos que estos cangrejos utilizan durante su crecimiento; la selección del tamaño de concha y la afinidad de cada especie de cangrejo solo por determinadas tallas de conchas confirmó esta hipótesis, la repartición del recurso como mecanismo de coexistencia mostró que *P. hirsutiusculus* prefirió conchas ligeras y de espiral corta, mientras que *P. beringanus* y *P. granosimanus* utilizaron conchas más largas y pesadas; el hábitat también se reparte pues *P. hirsutiusculus* predominó en las zonas intermareales superiores y entre tapetes de *Hedophyllum sessile*, una alga café que vive en las caras horizontales de las rocas en las zonas mareales bajas, *P. beringanus* ocupó en las pozas mareales de las zonas mareales bajas y *P. granosimanus* predominó bajo las grandes rocas y en las pozas mareales de la zona intermareal media, por lo que hay diferenciación entre los nichos realizados de las tres especies, permitiéndoles competir y coexistir al mismo tiempo.

El modo de competencia entre las especies es la interferencia, ya que la ocupación de las conchas está determinada por la competencia intra e interespecífica, los cangrejos que pudieron alcanzar conchas menos apropiadas trataron de desplazar a los que poseían conchas más adecuadas (recordando la afinidad por el tamaño y la ligereza) y estas cualidades determinan el desarrollo de la competencia por el recurso, la afinidad por el hábitat aportó la evidencia de la especialización en la explotación del recurso y en cada zona la especie de cangrejo predominante fungió como competidor fuerte; entonces la repartición del hábitat puede considerarse como una repartición de recursos que permite a los cangrejos coexistir (Tabla 4. 6).

Tabla 4. 6. Cangrejos ermitaños que compiten por la ocupación de conchas de *Littorina sitkana* (en la preferencia de *Pagurus hirsutiusculus* y *Searlesia dira* (en la preferencia de *P. beringanus* y *P. granosimanus*) colectadas de varios hábitats físicos de una misma localidad.

La Coexistencia: ¿Es una repartición de Recursos?





Hábitat	<i>P. hirsutiusculus</i>	<i>P. beringanus</i>	<i>P. granosimanus</i>
Especie de concha <i>Littorina sitkana</i>			
Lechos de <i>Hedophyllum</i>	20	0	0
Pozas mareales profundas, intermareales bajas	10	16	2
Lechos pedregosos	6	0	32
Especie de concha <i>Searlesia dira</i>			
Pozas mareales profundas, intermareales bajas	0	18	1
Pozas someras, intermareales medias	0	0	26




Si bien los ejemplos descritos sirven para ilustrar ambos procesos, es claro que la repartición de recursos y la exclusión competitiva son alternativas para evitar la competencia extrema; la exclusión competitiva entre especies ocurre sobre porciones de su nicho fundamental, este hecho guía a la diferenciación de sus nichos realizados.

Entonces se pueden considerar dos patrones que surgen de los ejemplos que se han considerado en los párrafos anteriores: los pares de especies competidoras, ya sean balanos o abejorros, parten su recurso en una dimensión simple como la longitud de la corola, la ubicación en la zona intermareal, y por el otro lado, los cangrejos ermitaños requirieron por lo menos de dos dimensiones: la forma y el peso de la concha además de la localización de estas; mientras el gremio de hormigas granívoras repartieron su recurso sobre la base del tamaño de semilla.

Desplazamiento de Caracteres

El nicho realizado de las poblaciones competidoras también se puede manifestar en la diferenciación de las características morfológicas al paso del tiempo, estas evidencias se han referido como casos de **Desplazamiento de Caracteres**, que sucede también como una respuesta a la competencia intensa, entre especies taxonómicamente relacionadas y en escalas de tiempos amplias.

Un caso se ilustra en la Figura 4.8, con datos del trabajo de Davidson (1978) con la hormiga granívora *Veromesor pergandei* colectada de varios sitios del desierto del Suroeste de los Estados Unidos, las semillas que le sirven de alimento pueden ser un factor limitante para esta especie y como se mencionó, el gremio de hormigas granívoras se especializa en la recolección de semillas de tamaños que están en correlación con la talla de cada especie; para *Veromesor pergandei* se observó que la longitud de la mandíbula y la variabilidad del forrajeo disminuyó significativamente con el incremento en la diversidad de poblaciones competidoras; por esto se consideró a esta especie como una especialista en el tamaño de semilla en los sitios donde la competencia interespecífica ocurre además el tamaño de las obreras varió en los sitios que *V. pergandei* coexiste con poblaciones de otras especies. Esta modificación morfológica en presencia de otros competidores es lo que se conoce como desplazamiento de caracteres.

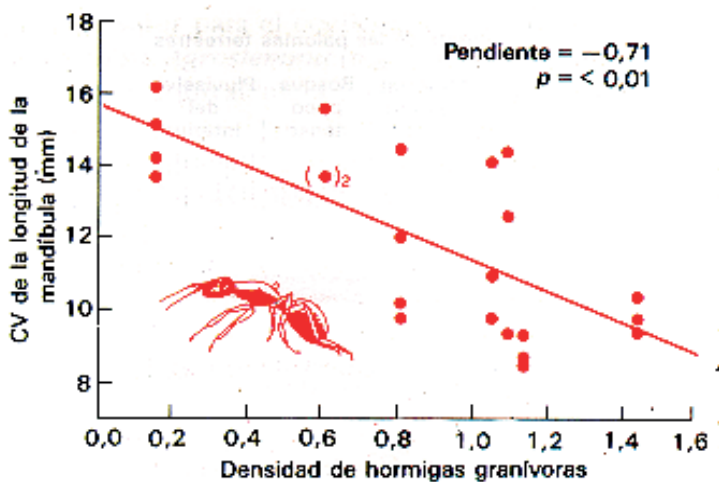


Figura 4.8. Desplazamiento de Caracteres: La relación entre el Coeficiente de Variación dentro de la colonia (CV) en la longitud de las mandíbulas de *Veromesor pergandei* y la diversidad de especies de hormigas granívoras en la Comunidad (Tomado de Davidson, 1978).

Por lo anterior, se infiere que la talla de las obreras se ha seleccionado y es significativamente diferente respecto a las tallas de hormigas obreras de las otras especies con las que coexiste, permitiendo la repartición de recursos, así cada especie de hormiga consume un tamaño de semilla específico y también permite la coexistencia con otros competidores potenciales.

Otro ejemplo lo aportó el trabajo de Fenchel (1975) con los caracoles *Hydrobia ulvae* e *Hydrobia ventrosa* en Limfjord, Dinamarca; cuando las dos especies viven separadas sus tamaños son más o menos similares, pero cuando coexisten siempre hay una diferencia marcada en sus tallas, además cuando están separadas las especies presentaron una dieta amplia de los tamaños de partículas que consumen, si conviven *H. ulvae* que es la especie de mayor talla, consume partículas más grandes que *H. ventrosa* (Figura 4.9), estos datos sugieren fuertemente que ocurre una modificación morfológica y el desplazamiento de caracteres que permite la repartición de recursos y la coexistencia.

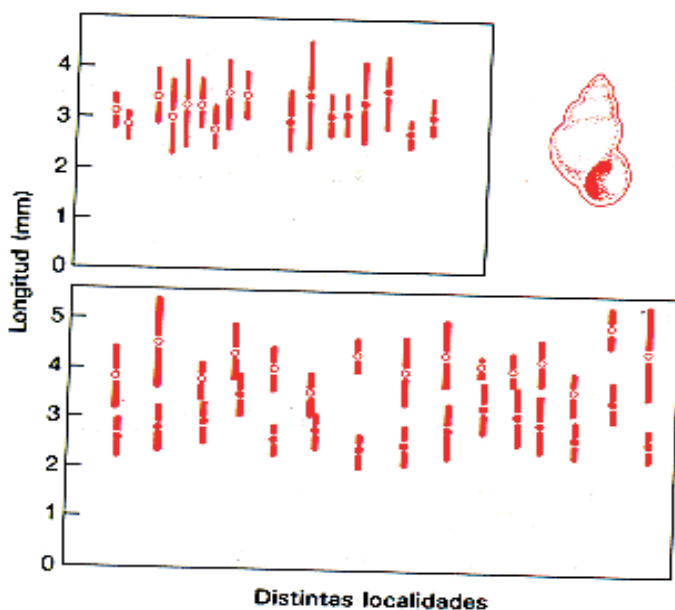


Figura 4.9. Desplazamiento de caracteres: longitudes promedio (más desviación estándar) de *Hydrobia ulvae* (círculos abiertos), *Hydrobia ventrosa* (círculos oscuros). Cuando las especies viven separadas los individuos presentan tallas similares, pero en coexistencia, (gráfica inferior) sus tamaños difieren. (Tomado de Fenchel, 1975).

El desplazamiento de caracteres propone que las diferentes especies exploten diferentes recursos; la intensidad de la competencia se relajará y las especies pueden coexistir, pero para probar el desplazamiento de caracteres son necesarios datos sobre la dinámica poblacional de las especies en la situación de competencia, de otra manera esta tendencia no pasa de ser una simple y atractiva sugerencia, que implica una salida a la competencia extrema mediante la aparición de rasgos en las especies genéticamente fijados en el fenotipo de los participantes, sin embargo esta explicación se ejemplifica típicamente con la separación de caracteres morfológicos encontrados en los pinzones de las Islas Galápagos (Figura 4.10).

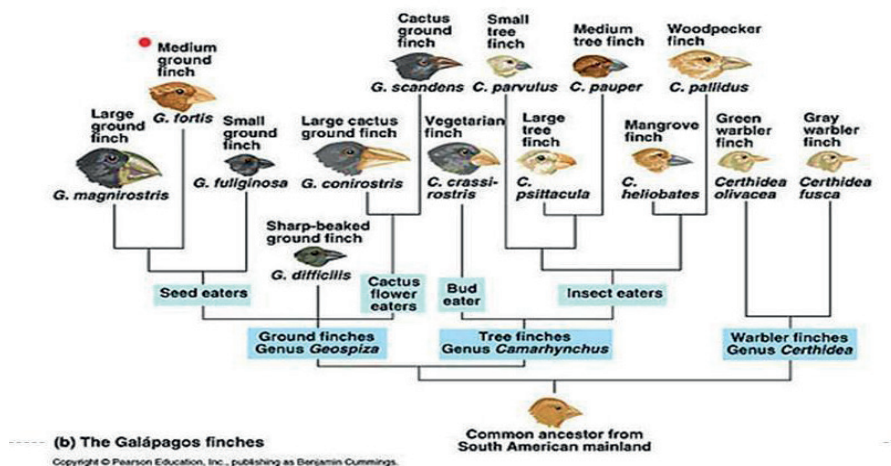


Figura 4.10. Desplazamiento de caracteres en los pinzones de Darwin.

Un Modelo Matemático para explicar la Competencia Interspecífica.

El modelo de Lotka-Volterra para la competencia interespecífica es una extensión de la ecuación logística que describe el crecimiento sigmoideal de una población, aprovechando los términos matemáticos que describe, incorpora un elemento que determina la competencia intraespecífica (observe dentro de los paréntesis):

$$\frac{d_n}{d_t} = \frac{r(K - N)}{K}$$

La base de utilizar el modelo de Lotka y Volterra para la competencia es incorporar un término que reemplace a la competencia intraespecífica pero que a la vez incorpore otro que incluya la competencia interespecífica.

El tamaño poblacional de una especie puede denotarse como N_1 y el de una segunda especie como N_2 y sus capacidades de carga y tasas intrínsecas de crecimiento poblacional como respectivamente.

Ahora suponga que diez individuos de la especie 2 tienen en conjunto, el mismo efecto inhibitorio que tendría un solo individuo de la especie 1, el efecto competitivo total sobre la especie 1 (es decir, considerando la competencia intra e interespecífica) sería el equivalente al efecto de $(N_1 + N_2 / 10)$ individuos de la especie 1; por ello la constante $1/10$ que surge del ejemplo es llamada **coeficiente de competencia**,

y se puede denotar por la letra α que mide el efecto competitivo per cápita de la especie 2 sobre la especie 1, así multiplicando N_2 por α el producto se convierte en un número de organismos equivalentes a N_1 , (note que $\alpha < 1$ significa que la especie 2 tiene menos efecto inhibitorio sobre la especie 1, que el efecto intraespecífico de la misma especie 1 en sí misma, mientras que $\alpha > 1$ significa que la especie 2 tiene un gran efecto inhibitorio por competencia que el efecto competitivo intraespecífico de la especie 1.

El elemento crucial en el modelo es el reemplazo de N_1 en el paréntesis de la ecuación logística con un término que signifique " N_1 más N_1 -equivalentes de la otra especie en competencia":

$$d N_1 = r_1 N_1 (K_1 - N_1 + \alpha N_2) dt K_1$$

para la especie 1, y

$$d N_2 = r_2 N_2 (K_2 - N_2 + \beta N_1) dt K_2$$

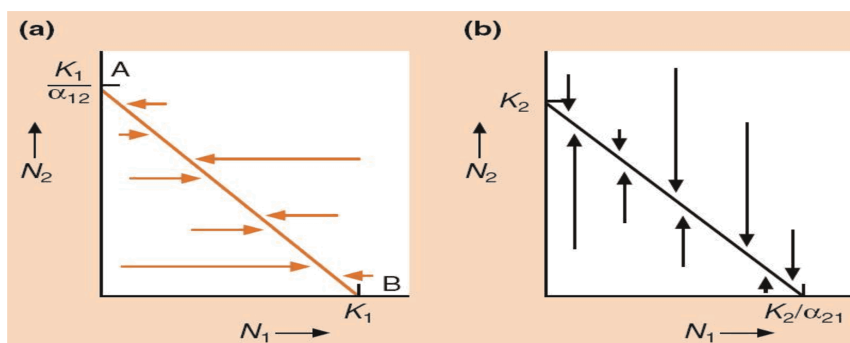


Figura 4.11. Las isoclinas cero generadas por la Ecuación de Competencia de Lotka-Volterra. (a) La isoclina cero para la especie N1 se incrementa por abajo y a la izquierda de ella, y disminuye de por encima y a su derecha. (b) Es el equivalente de la isoclina cero pero para N2.

Para la especie 2, debe notarse que en esta segunda ecuación se añadió el coeficiente de competencia β que tiene el mismo significado que α a diferencia que implica el efecto competitivo inhibitorio de la especie 1 sobre la especie 2.

Para entender las bondades del modelo es indispensable tratar de responder bajo que circunstancias las abundancias de las especies competidoras disminuyen,

mediante el uso de diagramas esta explicación puede ser más evidente al combinar las abundancias de ambas especies (se deben considerar todas las posibles combinaciones entre N_1 y N_2), los diagramas (Figura 4.11) tienen en los ejes a N_1 en el eje vertical y a N_2 en el eje horizontal, las abundancias bajas de las especies tienden a ubicarse en la intersección de los ejes y los números se incrementan hacia arriba en el eje vertical y hacia la derecha en el eje horizontal.

Ciertas combinaciones darán lugar a incrementos de la especie 1 de la especie 2, mientras que otros propiciarán disminuciones en las abundancias de dichas poblaciones, también dependiendo de los valores que tomen habrá **isoclinas cero**, estas son líneas que determinan un punto en el que no hay incrementos y decrementos, dividiendo las combinaciones que producen incrementos poblacionales de las que ocasionan decrementos de cualquier población. Mas aún, si una isoclina cero se grafica primero, ocurrirán combinaciones en las que en uno de los extremos aumenta el tamaño de una población con decrementos de la otra población por el otro extremo, para dibujar una isoclina cero para la especie 1, se puede partir del hecho que $dN_1/dt = 0$ (por definición), así que esta ecuación quedaría:

$$r_1 N_1 (K_1 - N_1 - \alpha N_2) = 0 \quad \text{Ecuación 1}$$

Esto es verdadero cuando la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r_1) es igual a cero y cuando el tamaño de la población (N_1) es cero, pero también es verdad cuando:

$$K_1 - N_1 - \alpha N_2 = 0$$

esta ecuación se puede arreglar como:

$$N_1 = K_1 - \alpha N_2 \quad \text{Ecuación .2}$$

En otras palabras, en cualquier punto a lo largo de la línea recta que representa esta ecuación $dN_1/dt = 0$, esta línea es la isoclina cero para la especie 1, y desde que es una línea recta se puede trazar encontrando dos puntos y uniéndolos. Así en la ecuación .2.

$$\text{Cuando } N_1 = 0, N_2 = K_1 / \alpha \quad (\text{punto A, figura 4.11a})$$

$$\text{Cuando } N_2 = 0, N_1 = K_1 \quad (\text{punto B, Figura 4.11 a})$$

y uniéndose nos da la isoclina cero para la especie 1, por abajo y a la izquierda de esta, los números de ambas especies son relativamente bajos, sujetos solamente a una competencia débil, los incrementos en abundancia (las flechas de izquierda a derecha, N_1 sobre el eje horizontal), por encima y a la derecha de la línea, los números son altos y la especie 1 disminuye en abundancia (flechas de derecha a izquierda). Basados en una derivación equivalente, la Figura 11b presenta combinaciones que

guían al incremento y decremento de la especie 2, separada por una isoclina cero 2, con flechas, como el eje N_2 , corriendo verticalmente.

Finalmente, para saber el resultado de la competencia en este modelo, es necesario fusionar las dos figuras, lo que permite que la predicción de la conducta de una población reunida y haciendo esto se puede notar que las flechas en la figura 4.11 son vectores con una dirección y magnitud, que determinan la conducta de las poblaciones N_1 y N_2 , entonces las reglas normales de la adición de vectores pueden ser aplicadas.

La figura 4.12, muestra que de hecho hay cuatro formas diferentes en las cuales las dos isoclinas cero se pueden arreglar una en relación de otra, y el resultado de la competencia será diferente en cada caso. Los diferentes casos pueden ser definidos y distinguidos por las intersecciones de las isoclinas cero de las dos especies. En la figura 4.12 por instancia:

$$K_1/\alpha > K_2 \text{ y } K_1 > K_2/\beta$$

p. ej. $K_1 > K_2 \text{ y } K_1\beta > K_2$

La primera desigualdad indica que el efecto inhibitorio intraespecífico que la especie 1 puede ejercer sobre sí misma es más grande que el efecto interespecífico que la especie 2 ejerce sobre la especie 1, La segunda desigualdad indica que la especie 1 puede ejercer mayor efecto sobre la especie 2 que la especie 2 en sí misma.

Entonces la especie 1 se muestra como un competidor fuerte, mientras que la especie dos es un competidor interespecífico débil, y como se muestra en los vectores de la figura 4.12, la especie 1 alcanza su capacidad de carga y conduce a la extinción a la especie 2, la situación es inversa en la figura 4.12b, por tanto, en las figuras 4.12 a y b se describen los casos en los que una de las especies desplaza a otra y triunfa en la competencia.

En la figura 12c:

$$K_2 > K_1/\alpha \text{ y } K_1 > K_2/\beta$$

p. ej. $K_2 > K_1\beta \text{ y } K_1 > K_2\alpha$

En este caso ambas especies son competidoras fuertes y ejercen mayor efecto sobre la otra especie que sobre sí mismas. Esto ocurriría cuando cada especie produce una sustancia que es tóxica para la otra especie, pero no es dañina para sí misma, o

cuando cada especie es agresiva hacia individuos de la otra especie, más que para individuos de su propia especie. La consecuencia como lo muestra la Figura 4.12 es un equilibrio inestable de N_1 y N_2 (marcado en el cruce de las isolíneas) y dos puntos estables.

En el primero de los puntos estables, la especie 1 alcanza su capacidad de carga y la especie 2 se extingue, mientras que en el segundo la especie dos alcanza también su capacidad de carga y la especie 1 se extingue, cualquiera de los posibles resultados de esta competencia está en función de las densidades poblacionales iniciales, entonces la especie que tuvo la ventaja inicial conducirá a la otra población a la extinción.

Finalmente, en la figura 4.12d:

$$K_2 > K_1/\alpha \text{ y } K_1 > K_2/\beta$$

p. ej. $K_1 > K_2 \alpha \text{ y } K_2 > K_1 \beta$

En este caso ambas especies carecen de un efecto competitivo fuerte sobre la otra especie y presentan un efecto autoinhibitorio fuerte, esto también se puede anotar como sigue:

$$\alpha, \beta < 1$$

Esta expresión corresponde ampliamente a situaciones donde la competencia entre las especies es menos significativa que la competencia dentro de las especies, el resultado de acuerdo con la gráfica se alcanza un equilibrio estable entre las dos especies competidoras.

El modelo de Lotka-Volterra para describir la competencia interespecífica es capaz de generar un rango de posibles resultados: La exclusión predecible de una especie (**Exclusión Competitiva**), la exclusión dependiendo de las densidades iniciales de las especies competidoras y la coexistencia estable (**Repartición de Recursos, Desplazamiento de Caracteres, Liberación Competitiva**), que corresponden a circunstancias biológicas y ecológicas razonables que suceden en el laboratorio y el campo (Figura 4.12).

Modelos de competencia de Lotka-Volterra

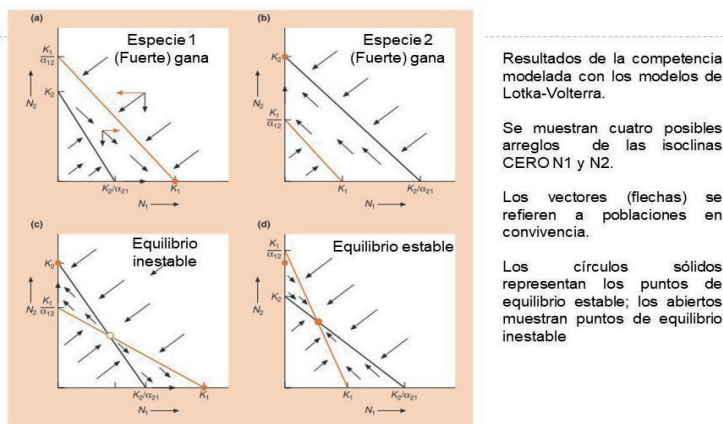


Figura 4.12. Los resultados de la competencia generados por las ecuaciones de competencia para los cuatro posibles arreglos de las isoclinas cero de N_1 y N_2 . Los vectores generalmente se refieren a las poblaciones juntas, y están derivadas como se indica en (a). Los círculos sólidos muestran los puntos de equilibrio estable. Los círculos claros en (c) presentan un punto de equilibrio inestable.

DEPREDACIÓN

Esta relación ecológica es uno de los procesos más importantes porque afectan la abundancia y distribución de los organismos que participan; la depredación se puede anotar simplemente como el consumo de un organismo (llamado **presa**) por otro (denominado **depredador**), se puede añadir que debido a las variantes de esta interacción puede ser complicado establecer una definición clara de “**depredación**”.

Sin embargo es posible distinguir cuatro tipos principales de depredación: la depredación verdadera (ejemplificada por los carnívoros), herbívoros, parasitoides y parásitos; los depredadores “verdaderos” asesinan a su presa para obtener energía, a lo largo de su vida pueden hacerlo con diferentes poblaciones de presas; pueden consumirlas por entero o solo algunas partes, a este grupo pertenecen los carnívoros más conocidos como los felinos, las aves rapaces e inclusive las plantas llamadas “carnívoras”.

Entonces la depredación se puede definir simplemente como el consumo de un organismo (llamado presa -) por otro (denominado depredador +), por las variantes que presenta esta relación se complica establecer una definición clara de “depredación”; pero en general los depredadores:

- Asesinan a su presa casi inmediatamente después de que la atacan
- Pueden consumir diferentes presas;
- La presa se consume por entero o solo algunas partes.

Con base en su nivel de letalidad y su dependencia fisiológica aquí se distinguen cuatro tipos de depredadores: **carnívoros**, **herbívoros**, **parasitoides** y **parásitos** (Figura 4.13):



Figura 4.13. Distinción de los tipos de depredación con base en el nivel de dependencia fisiológica (eje vertical) y de letalidad (eje horizontal).

En la figura se establecen las categorías de depredación considerando el nivel de dependencia fisiológica de los depredadores a sus presas, en estos casos los parásitos presentan modos de vida en los que prácticamente dependen de la existencia y “estado de salud” de su población presa hospedera de ellos extraen la energía para satisfacer sus procesos metabólicos, como veremos la especificidad parasitaria puede ser un factor que limite la sobrevivencia de una población de parásitos en ausencia de la población presa, esto es menos necesario en poblaciones de parásitos externos o ectoparásitos.

En el caso de los parasitoides, estos aniquilan a sus presas una vez que concluyó “su uso”, de manera común las hembras parasitoides son las que utilizan a sus presas como incubadoras de sus huevos, una vez que concluye el desarrollo de esta fase las larvas emergen del cuerpo del hospedero y continúan con fases de vida libre.

En el eje horizontal, los herbívoros en general realizan la llamada “depredación suave” porque solo consumen una parte de su población presa, con facilidad reconocemos la especialización herbívora sobre polen, frutos, hojas, tallos y raíces, incluso en el caso de los polinívoros se alcanzan niveles de especificidad tales que la existencia del depredador y la presa no es posible y depende de la presencia de ambos participantes de la interacción en un hábitat.

PARASITOIDES

Los parasitoides son interesantes por su estrategia de vida, son un grupo de insectos que presentan como característica principal una conducta de **oviposición por las hembras adultas en el interior de las presas**, donde sus larvas se desarrollarán subsecuentemente, las especies con este modo de vida pertenecen al orden **Hymenoptera**, en particular numerosas avispas, pero también se incluyen varias especies de **dípteros**.

Los machos adultos parasitoides son de vida libre, las hembras depositan sus huevos sobre otros insectos, como en arañas y garrapatas (Figura 4.14); el parasitoide en estadio larval se desarrolla dentro de la presa individual (a la que también podemos llamar hospedero), **en apariencia al inicio del desarrollo de la larva hay poco daño hacia el hospedero**, pero conforme crece, consume al hospedero hasta que muere, en este momento el depredador **emerge ya sea antes o durante el estado pupal**; si bien lo común es encontrar a un solo individuo por hospedero, también se dan casos en los que varios parasitoides se desarrollan a partir de una presa.

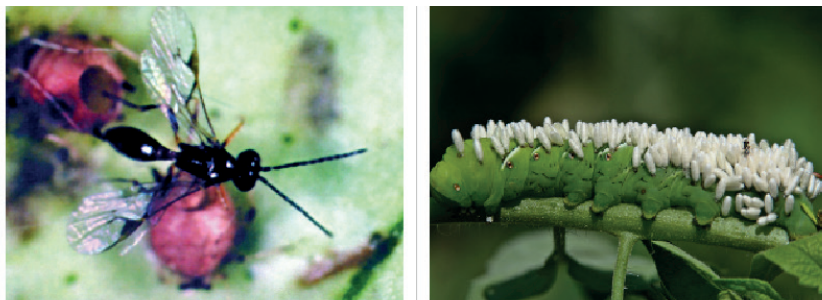


Figura 4.14. Ejemplos de parasitoides himenópteros, a la izquierda: emersión de una avispa desde un áfido momificado; derecha: larva de polilla (*Manduca* sp.) transportando huevos de avispa de la familia Braconidae.

En resumen, los parasitoides están **íntimamente asociados con un hospedero individual (como los parásitos)**, no causan una muerte inmediata a su presa (igual que los herbívoros y los parásitos), pero en este caso el **efecto letal es inevitable** (como en los depredadores carnívoros); a pesar de que es una forma de vida poco común, Godfray (1994) considera que cuentan para el 10% de las especies del mundo, pues cada especie de insecto de vida libre sostiene a un parasitoide y estos a su vez también pueden mantener a otro, en este caso un **hiperparasitoide**.

En similitud con los insectos herbívoros que se alimentan de plantas, la tasa de depredación está determinada por la tasa a la que la hembra adulta es capaz de atrapar y ovoponer en los hospederos-presa, cada huevo descargado por la hembra es un ataque para su presa-hospedador, considerando el consumo de la presa por la larva, en otros casos la tasa de depredación dependerá de la tasa de encuentro físico entre el depredador y su presa (Figura 4.15).

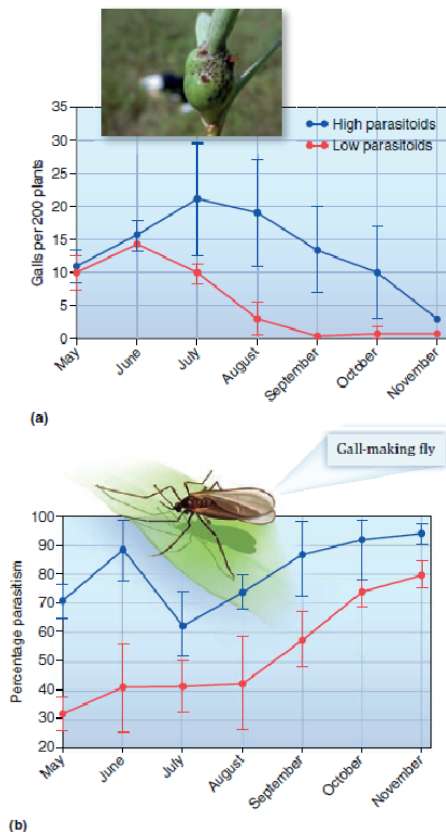


Figura 4.15. La reducción del número de parasitoides incrementa la abundancia de las agallas de *Asphondylia borrichiae*. A) número de agallas nuevas en islas con niveles altos y bajos de parasitoides. B) niveles de parasitismo correspondientes a las mismas islas. (De Stilling y Rossi, 1997).

PARASITISMO

En la Naturaleza, la depredación es la forma más común para adquirir energía por las diferentes poblaciones de animales y algunas plantas para mantener su subsistencia, es preciso reiterar que de las formas de depredación, esta interacción y la herbivoría no implican la muerte de la presa, como ocurre en la carnivoría y con los insectos parasitoides; ya que en la herbivoría el daño depende de la intensidad del ataque de las poblaciones de herbívoros y las estructuras de la planta que son consumidas, además ocurren situaciones en las que este tipo de depredadores promueven la germinación, la polinización, el transporte de semillas e incluso la regulación de la competencia entre las poblaciones de plantas.

El parasitismo al igual que la herbivoría, se categorizan como depredaciones de tipo suave, donde el depredador, en este caso el parásito, raramente mata a su presa también llamada hospedero, sin embargo, ocasionalmente las poblaciones de parásitos alcanzan tamaños a los que el hospedero muere, este concepto se ha definido como Densidad Letal.

En esta relación destaca el hecho que el parásito obtiene sus recursos de uno o varios hospederos individuales durante su ciclo de vida, es decir, las poblaciones de hospederos aportan el nicho ecológico que ocupa el parásito; se pueden enfatizar otros aspectos de la asociación, como la relación dependiente a nivel fisiológico del depredador parásito hacia el hospedero, por lo que a diferentes niveles se ocasiona algún tipo de daño.

Este término (daño) implica un efecto nocivo en la reducción de la sobrevivencia y la reproducción, que puede ser medido por las tasas de crecimiento poblacional del hospedero.

Las características típicas de los parásitos involucran adaptaciones a esta forma de vida como la reducción de aparatos y órganos como el excretor y digestivo, la modificación de apéndices locomotores en estructuras de fijación y en el caso de parásitos internos la presencia de tegumentos externos resistentes a sustancias y enzimas digestivas; sobresaliendo el desarrollo notable del aparato reproductor que les permite una gran capacidad reproductiva iterópara y explosiva, que como veremos es una garantía para la viabilidad de que algunos individuos alcancen los estadios adultos y la madurez reproductiva (Figura 4.16).

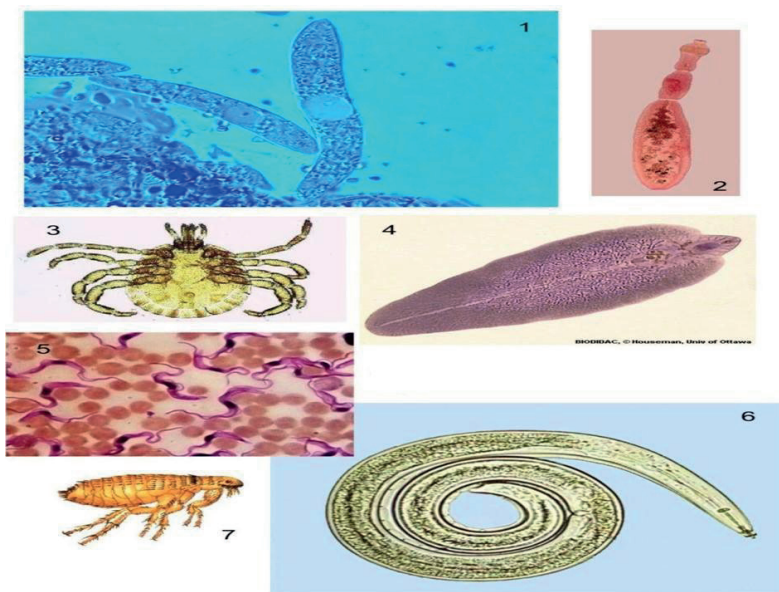


Figura 4.16. Diferentes morfologías de parásitos. 1. Monogeneo. 2. Céstodo. 3. Ácaro. 4. *Fasciola hepática*. 5. *Trypanosoma cruzi*, microparásito celular. 6. Nemátodo. 7. Pulga común.

El parasitismo es una forma de vida común entre las poblaciones que ocupan los hábitats naturales, las interacciones más estudiadas son las que son importantes en la salud humana y para las especies de plantas y animales que usamos como recursos, en la naturaleza es raro encontrar poblaciones que no alberguen a una especie de parásito, además es preciso enfatizar que estas asociaciones son altamente específicas con rangos limitados de hospederos, por esto May (1988) sugiere que si cada especie de vida libre sostiene por lo menos una relación con una especie de parásito, el número de especies conocidas en la Tierra se duplicaría, sobra añadir que muchas especies de parásitos todavía permanecen desconocidas.

De acuerdo con Begon et al. (1986), los parásitos se clasifican como microparásitos, los cuales se reproducen en el interior de su hospedero, mientras que los macroparásitos más bien crecen dentro o fuera de los hospederos, reproduciéndose mediante estadios infectivos que se liberan del hospedero para continuar infectando a otros, para alojarse en células, cavidades o estructuras externas.

Con esta perspectiva, se presentan los elementos básicos para entender la ecología de los procesos parasitarios, enfocada principalmente a grupos de macroparásitos, considerando que los microparásitos agrupan principalmente a organismos patógenos (hongos, bacterias, protozoarios) que poblacionalmente se analizan mejor mediante modelos epidemiológicos.

Tabla 4. 7. Clasificación ecológica de los parásitos, con base en su tamaño y patogenicidad.

Microparásitos	Macroparásitos
De tamaño pequeño	De tamaño más grande
Principalmente unicelulares	Metazoarios, muchos de ellos con reproducción interna y sexual
Se incluyen hongos bacterias, protozoarios, (virus)	Helmintos, invertebrados y algunos vertebrados como peces y ¿aves?
De alta patogenicidad	De baja patogenicidad
Su dispersión se basa en la muerte del hospedero	Su dispersión ocurre por procesos pasivos y activos

Entre los grupos principales de macroparásitos animales se encuentran los helmintos, grupo que incluye a los platelmintos como céstodos, tremátodos y monogéneos y a grupos como los acantocéfalos, nemátodos, también se cuentan a los artrópodos como crustáceos (copépodos, balanos, isópodos), insectos y garrapatas, este modo de vida también se ha encontrado en vertebrados como peces.

Para esta explicación se parte de señalar la diferencia principal entre la forma de vida parasitaria y los organismos de vida libre, esta radica en los hábitats que ocupan, para los parásitos estos hábitats son otros organismos y este hábitat puede considerarse repetitivo en el espacio y el tiempo, pues los organismos de una especie determinada de hospedero ofrecen potencialmente las mismas características (p. ej. morfológicas y fisiológicas) que conforman el nicho del parásito depredador y la única variación evidente se relaciona a las diferentes etapas del ciclo de vida del hospedero.

Cada hospedero es un ambiente heterogéneo para los parásitos o sea es una matriz de hábitats potenciales, aún una célula bacteriana es un ambiente variado para una partícula viral infecta; el intestino, los ojos, la sangre, hígado, y páncreas son hábitats diferentes para distintos parásitos de vertebrados y se debe considerar que las diferentes especies de hospederos, aun cuando se relacionan filogenéticamente, difieren en sus propiedades (p. ej. morfología, dieta, hábitos, entre otros) y estas pueden ser obstáculos que facilita o evitan la invasión de poblaciones de parásitos.

Los parásitos, tal como ocurre con los mutualistas, varían los grados de intimidad con los que interactúan con sus hospederos, en un extremo están los ectoparásitos que se alimentan de los recursos del hospedero desde el exterior del organismo infectado (como las pulgas, garrapatas, piojos, copépodos, etc.) este grupo comparte las condiciones ambientales externas con su hospedero, quien los aísla relativamente de las adversidades; un grupo intermedio de parásitos se desarrolla en las cavidades de los hospederos, por ejemplo el tracto digestivo, los pulmones, tubos de Eustaquio, etcétera, si bien no penetran tejidos o células del hospedero, están dentro de su ambiente; en el extremo final de este espectro están los endoparásitos que ocupan directamente los tejidos y células del hospedero del cual dependen estrechamente, los microparásitos y los helmintos son el ejemplo típico de este grupo.

Por su parte, los hábitats que ofrecen los hospederos son ampliamente dinámicos, en estos se sobrevive si se tiene la capacidad de crecer poblacionalmente, si se es potencialmente reactivo, o sea que se pueda responder activamente a las modificaciones en el hospedero provocadas por la presencia del mismo parásito resistiendo reacciones de tipo inmune, inclusive los hábitos del hospedero imponen condiciones que afectarán los patrones de transmisión del parásito en el dentro del propio hospedero; al paso del tiempo evolutivo el desarrollo de estas interacciones han derivado en coevolutivos que permiten explicar la alta especificidad de esta asociación, las posibles relaciones de evolución filogenética entre taxones de hospederos y parásitos (Paterson et al., 1993), y de cómo la presencia de estos últimos puede reflejarse en rasgos morfológicos y etológicos de peso en la selección sexual de una población hospedera (Rennie, 1992) que señalaría la ocurrencia de asociaciones filogenéticas entre grupos parásitos con grupos particulares de organismos de vida libre que han sucedido y coexistido en a lo largo del tiempo.

Las poblaciones de parásitos

Un carácter llamativo de las poblaciones de parásitos es la distribución que presentan en las poblaciones de hospederos, en contraste con los organismos de vida libre que presentan tres patrones comunes que son el agregado, uniforme y raramente al azar, en este grupo se observa un patrón de sobreagregación o hacinamiento, es decir muchos hospederos presa son ocupados por pocos o ningún parásito y pocos hospederos presa presentan una gran cantidad de parásitos.

En este tipo de poblaciones con agregación sobredispersa, la densidad media de parásitos no es una medida muy útil para detectar este patrón, para estos casos el parámetro poblacional más usado es la **Prevalencia de la infección**, esta es la proporción o porcentaje de una población de hospederos infectados por un parásito, por otro lado, la severidad de la infección también se relaciona con el número de parásitos albergados, en el caso de macroparásitos; esta medida se denomina intensidad de infección e incluye también a los hospederos no infectados.

Para estudiar a los parásitos se han considerado niveles de organización jerárquica desde los individuos hasta las comunidades pasando por las poblaciones, Esch et al. (1975) reconocieron esta categorización, partiendo de distinguir que una población de hospederos representa un hábitat para los parásitos que la ocupan, este se replica espacial y temporalmente en todos y cada uno de sus congéneres, por lo que las características estructurales y fisiológicas son equivalentes entre los organismos de la misma especie como un sitio de colonización para los parásitos, de tal forma que estos hábitats replicados serán distintos entre especies del mismo taxón genérico por sus evidentes diferencias morfo-fisiológicas, genéticas y etológicas.

Desde este punto de vista, es posible hacer una caracterización parasitaria a nivel poblacional para estimar parámetros y tendencias demográficas definiendo dos categorías:

La Infrapoblación entendida como la población de un parásito encontrada en un hospedero individual, el siguiente nivel corresponde a una Suprapoblación que comprende a todos los individuos de una especie de parásito en un ecosistema, incluyendo a los miembros que se alojan en los hospederos definitivos, intermediarios y las fases de vida libre, este enfoque se ha enfrentado a problemas de tipo metodológico, pues los métodos y técnicas conocidos no han permitido recolectar y describir los estadios de vida parasitario en especies con ciclos de vida indirecto, ya que incluso muchos hospederos intermediarios se desconocen, por lo que la demografía de muchas especies parásitas siguen inconclusas.

También desde hace algunas décadas se han estudiado a las comunidades de parásitos (Bush y Aho 1986; Price 1990), en este enfoque se toma en cuenta la fuerte relación entre el parásito y su fuente de recursos que es la población de hospederos, los niveles jerárquicos para el abordaje del estudio de las comunidades de parásitos son:

Infracomunidad: Es un concepto análogo al referido para infrapoblación, contempla a todas las poblaciones de parásitos dentro de un hospedero individual.

Componente de Comunidad: Se entiende como un ensamblaje de especies asociadas con un microambiente, en el caso de parásitos todas las infracomunidades en una población de hospederos forman un componente de comunidad, este nivel está determinado por la significancia de cualquier interacción entre parásitos dependiendo de la frecuencia en que ocurran, se estudia esta categoría debido a que es simple y moderadamente discreta.

En un componente de comunidad parasitaria se distinguen a las especies "núcleo" es decir, que son de ocurrencia frecuente y abundantes y especies satélite que presentan ocurrencia baja y son abundancia baja (Hanski 1982).

Comunidad Compuesta: también es análoga a la noción de suprapoblación se define como una mezcla compleja de componentes de comunidad que interactúan a varios grados, como en una pradera, un bosque, un lago o una escorrentía, a este nivel se pueden investigar los intercambios de parásitos entre especies de hospederos.

El paradigma que rige el estudio de las comunidades de parásitos radica en la explicación de la colonización de los hábitats por parte de los parásitos, recordando que en las interacciones parásito-hospedero este último provee los recursos necesarios para la sobrevivencia del parásito.

Con esta idea en mente, Holmes (1973) concluye que la competencia entre especies dentro de un hospedero resulta la ocupación de microhábitats discretos mediante el proceso denominado segregación interactiva de sitio, la exclusión competitiva o en otros casos por segregación interactiva de sitio, estas ideas se conjuntan en la Hipótesis de Competencia donde esta relación es el mecanismo ecológico que influye en la organización de las comunidades de parásitos a través del tiempo evolutivo y que aún actúa en el tiempo ecológico actual, en este planteamiento, depende de la habilidad competitiva de los parásitos el destino de la competencia, dando lugar a las Comunidades Interactivas.

En la hipótesis de Concentración de Población, el mecanismo principal de la estructura comunitaria es la biología reproductiva de las especies, de tal forma que las diferencias de nicho entre las poblaciones de parásitos que interactúan se deben a procesos de reproducción diferenciados en situaciones de competencia, Rohde (1979) argumenta que la ocupación de nichos estrechos es esencial para propósitos reproductivos, a su vez esto permite explicar la alta especificidad por hábitats particulares y por hospedero en varios grupos de parásitos.

Price (1980), apuntó que la vida parasitaria es mucho más especializada comparada a la vida libre, los parásitos, principalmente por su tamaño y poca movilidad tienden a explotar hábitats poca extensos, que los orientan hacia la especialización, entonces la colonización del hábitat está en función de procesos coevolutivos que provocan respuestas individuales a las condiciones del nicho e independientes de las otras especies.

La función ecológica de los parásitos

Esta función depende en buena medida del efecto que produce en sus hospederos, como ya se dijo, el más obvio pero menos común es la muerte del hospedero, que en contraste, si ocurre con los insectos parasitoides; los ejemplos que se citan a continuación ejemplifican varios de estos efectos dañinos en los hospederos, las muertes de delfines *Stenella attenuata* son ocasionadas por la presencia del nemátodo *Crassicauda* sp., o del hemíptero acuático *Hydromettra myrae* por la garrapata ectoparásita *Hydrphantas tenuabilis*, ambos son ejemplos claros de un efecto parasitario letal.

También suceden efectos subletales que implican una disminución de la aptitud ecológica, una muestra de esto es la disminución de la producción en cultivos domésticos (ya sea de plantas o animales) por la presencia de parásitos; otros efectos se observan en la disminución de la ingesta de alimento, la eficiencia digestiva y la capacidad de absorción, como ocurre con las larvas del nemátodo *Contracaecum aduncum* en el hígado del bacalao *Gadus morhua*, esta pérdida de energía y de condición disminuida tiene efectos poblacionales que provocan una disminución en la habilidad competitiva del pez, que aumenta la depredación y sobrevivencia de los individuos jóvenes; también ocurren efectos más agresivos sobre los aparatos reproductores de los hospederos, ya que los parásitos los castran o atacan directamente los órganos de reproducción, por ejemplo, el nemátodo *Mammanidula asperocutis* destruyen las glándulas mamarias de las musarañas *Sorex* sp.

Las poblaciones de parásitos que ocupan hospederos intermediarios como parte de su ciclo de vida suelen modificar la conducta de estos, la modificación de sus hábitos incluye cambios que los hacen más susceptibles a la depredación por los posibles hospederos en los que continuarán el ciclo de vida.

Los parásitos también pueden ser reguladores de procesos de competencia, fungiendo como "armas de competencia", en el experimento clásico de Park (1954) donde competían especies de *Tribolium*, el esporozoario *Adelina* sp. produjo efectos inhibitorios en la reproducción y sobrevivencia del competidor dominante, reduciendo las poblaciones de los competidores potenciales a niveles que permitieron su coexistencia.

Otros casos sugieren que la presencia de un parásito representa una ventaja más que un daño, un buen ejemplo es el conejo europeo *Oryctolagus cuniculus* que mantiene en el estómago al nemátodo *Graphidium strigosum*, este es altamente patógeno a la liebre *Lepus europeus*, con la ayuda del verme los conejos desplazan a las liebres en las áreas boscosas donde las larvas del nemátodo sobreviven más en las fases de vida libre.

A diferencia de lo descrito en los casos anteriores, los parásitos pueden actuar como un factor de selección importante para el desarrollo de las asociaciones mutuales, la larva de la mariposa *Glaucopsyche lygadamus* proporciona nectarios a la hormiga *Formica fusca*, está como “pago” protege a la larva contra parasitoides y depredadores, cuando se excluyen las hormigas, las tasas de ataque y mortalidad a las larvas se duplican por parte de parasitoides braconidos y tachinidos.

Otro caso se ha descrito para el oligoqueto comensal *Chaetoceros limnæi*, que reduce significativamente la invasión de caracoles competidores al infectarlos con miracidios y cercarias de trematodos, dependiendo de su densidad estos afectan a los caracoles castrándolos y matándolos, el efecto benéfico se refleja por la mediación que realiza el oligoqueto en la competencia entre los caracoles.

Aspectos de regulación poblacional de parásitos

Los mecanismos de regulación poblacional de las poblaciones de parásitos dependen de la eficiencia de los mecanismos de transmisión durante las diferentes etapas del ciclo de vida e implican el éxito de alcanzar a los hospederos indicados para que los diferentes tipos larvarios infectivos continúen su crecimiento hasta alcanzar la madurez sexual en el hospedero definitivo, en este camino se deben superar las llamadas “barreras de invasión” que pueden ser de tipo ecológico (p. ej. las características fisicoquímicas externas e internas), los límites físicos impuestos por las superficies del hospedero, los mecanismos de intromisión hacia el aparato digestivo o hipodérmicamente (lo puede hacer un vector hematófago, por ejemplo), otras consisten de factores fisicoquímicos y bióticos (p. ej. la morfología de los órganos “blanco”, sales biliares, concentraciones de bióxido de Carbono, enzimas e incluso mecanismos de defensa inmunológica) que el parásito debe ser capaz de tolerar y sobreponerse hasta alcanzar los sitios adecuados en el cuerpo del hospedero (Figura 4.17).

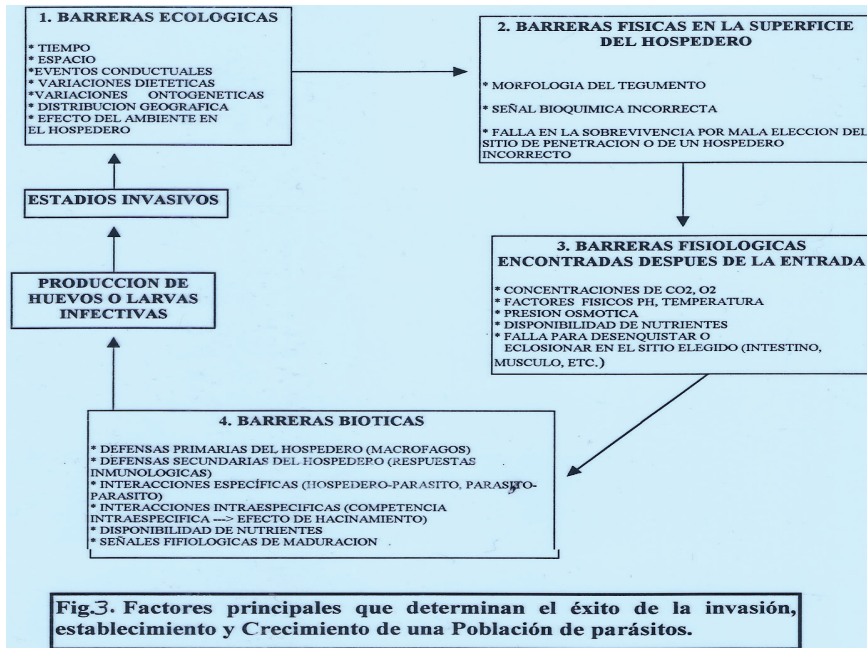


Figura 4.17. Barreras naturales que enfrentan las poblaciones de parásitos para infectar a un posible hospedero.

Los parásitos invasores, normalmente no se establecen en el sitio de entrada a su hospedero, más bien migran a sitios que son un hábitat favorable para continuar su crecimiento o desarrollo adulto (estos son los llamados órganos “blanco”), ya sea en el interior o exterior del hospedero, estas trayectorias de desplazamiento se denominan “migraciones larvarias (o “larva migrans”), especies como *Polystoma integerrimum* que parasita anfibios y utiliza diversos sitios durante su vida, como la vejiga, intestino y la cloaca, se reconocen tres patrones de movimientos una vez que el parásito ha infectado el cuerpo del hospedero (Figura 4.18).

La primera actividad migratoria sirve para que el parásito se remueva del sitio de entrada hacia el órgano blanco elegido, donde residirá como una larva o como adulto, durante estas migraciones frecuentemente ocurre el crecimiento y desarrollo del parásito, como sucede con los helmintos, la migración concluye con la maduración sexual del verme, se considera que la elección de las rutas y los órganos está influida por procesos fisiológicos inherentes al hospedero que disparan el movimiento, cuando no es exitosa la colonización o el hospedero no es adecuado las larvas no alcanzan la siguiente etapa del ciclo de vida, ocupando otros sitios como las vísceras o la piel, vagando por estos tejidos o encapsulando a la espera de un posible hospedero con los recursos necesarios.

Así, una de las explicaciones de estas migraciones larvarias parasitarias hacia diversos órganos del hospedero, es que son estrategias mediadas por factores bioquímicos que les hacen evitar sitios de rechazo químico o físico a otros más receptivos donde se favorezca la sobrevivencia incluso en etapas de espera como el enquistamiento.

Esta trayectoria de interacciones configura los ciclos de vida parasitarios indirectos, en los que un parásito requiere de más de un hospedero para poder culminar su ciclo de vida, aunque ya se mencionó que estas interacciones son altamente especie-específicas, también suceden casos en los que un parásito infecta a hospederos en los que no puede continuar su ciclo de vida (a estos se les denomina hospederos paraténicos, en estos se manifiestan con mayor énfasis las migraciones parasitarias por la búsqueda de un hábitat inexistente en este hospedero incidental. Un modelo de ciclo de vida parasitario indirecto se presenta en la Figura 4.18.

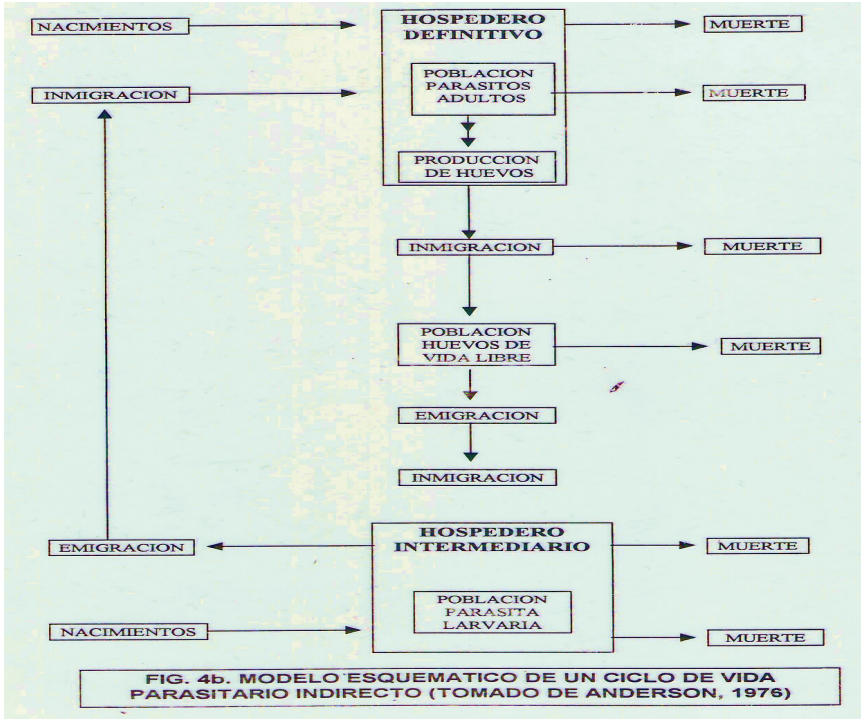


Figura 4.18. Modelo de ciclo de vida parasitario de tipo indirecto.

Contrasta este ciclo de vida con el que llevan a cabo los microparásitos, ya que por su especialización estos solamente usan a un hospedero para desarrollar todo su ciclo de vida (Figura 4.19), los ciclos se relacionan con las estrategias de dispersión que siguen, pues mientras que el paso de un hospedero a otro significa una disminución de la sobrevivencia de estadios larvales y juveniles, la dispersión rápida de los microparásitos depende de la disminución fisiológica extrema del hospedero, ocasionándole daños severos o la muerte, mientras que los macroparásitos con esta estrategia "cuidan" de la salud de los hospederos y en cierta medida garantizan un éxito relativo en la dispersión y reclutamiento posterior de los estadios larvales infectivos.

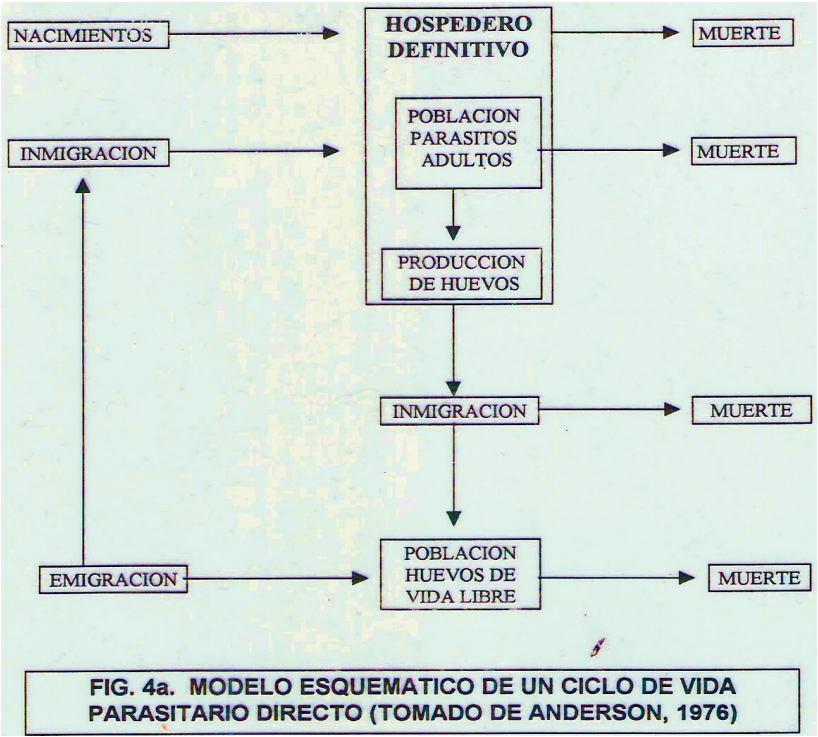


Figura 4.19. Modelo de ciclo de vida parasitario de tipo directo.

No se debe creer que el hospedero es una víctima de los parásitos, los hospederos también han evolucionado sistemas de defensa para responder a una invasión parasitaria, por ejemplo, se desencadenan reacciones locales y sistémicas mediadas por factores humorales en las que participan células especializadas llamadas fagocitos; la primera evidencia de respuestas se observa por la inflamación del sitio de penetración del parásito y por mecanismos de defensa mediados por macrófagos y linfocitos T.

En el sitio de infección ocurren reacciones locales que cumplen tres funciones: primero, limitan la migración de parásitos hacia otros tejidos, luego facilitan la acción de las células inflamatorias a los tejidos afectados, que finalmente desatan reacciones sistémicas que aceleran el metabolismo del hospedero.

El parásito evade estas respuestas dependiendo de su etapa de desarrollo, lo que representa una adaptación para sobrevivir en un medio inmunológicamente hostil dentro del hospedero, la duración en tiempo de una asociación hospedero-parásito puede ser un reflejo de las adaptaciones continuas en los sistemas de respuestas entre el parásito y el hospedero; como veremos después esta serie de causas y efectos producen los rasgos coevolutivos de la relación; la variedad de hábitats que ofrece el interior del hospedero es un número similar de escenarios antigénicos; se conocen reacciones ante parásitos unicelulares como *Toxoplasma gondi* que induce respuestas de células CD4+TH1 y CDS, los helmintos pluricelulares del tracto digestivo provocan respuestas de células CD4+TH; en contraparte, algunos parásitos evaden estas respuestas e incluso utilizan factores derivados de estos para facilitar su entrada en las células del hospedero, se reconoce que varios factores de estos hacen factible la sobrevivencia del parásito una vez que ha invadido el citoplasma de la célula hospedera.

Se distinguen tres categorías de mecanismos evasivos a nivel molecular de los parásitos, estos son:

A). Enmascaramiento antigénico: consiste en la adquisición y presentación de antígenos del hospedero por parte del parásito, *Schistosoma mansoni* llega a analogar moléculas de superficie del Complejo Principal de Histocompatibilidad (WIC) del hospedero, una variación del enmascaramiento es el mimetismo molecular debido a la presión selectiva del sistema inmune del hospedero, se puede asumir que algunos antígenos superficiales mutantes del parásito se hayan seleccionado debido a su parecido con los componentes del hospedero.

B). Variación Antigénica: este es el mecanismo evasivo mejor estudiado, son notables las diferencias estructurales en los principales epítomos superficiales; primero, entre distintas cepas de parásitos, la existencia de estas variedades promueve la supervivencia de otras especies de parásitos al permitir infecciones múltiples o prevenir el desarrollo de una inmunidad específica como ocurre con *Taenia crassiceps* que presenta variaciones epitópicas de acuerdo a su estadio de desarrollo, a diferencia de *Plasmodium vivax* y *Trypanosoma cruzi* que los desarrollan una vez que ha concluido su desarrollo.

C). Recambio Antigénico: se refiere a la capacidad que tienen algunos parásitos para renovar constantemente sus antígenos superficiales, evitando ser un blanco detectable como invasor dentro por el hospedero; este mecanismo se ha favorecido en parásitos extracelulares que se enfrentan constantemente con las células del hospedero, los cisticercos de *Taenia solium* y *T. crassiceps* son un ejemplo de esto.

¿Tiene algún destino el parasitismo?

Aparentemente la respuesta radica en la palabra coexistencia, alrededor de este concepto existen evidencias a favor y en contra respecto a una asociación neutral o benéfica; en primer término, es evidente que los parásitos ocasionan daños en los tejidos que ocupan o bien ocasionan efectos sinérgicos que propician infecciones por otros microorganismos en las zonas lesionadas; por otro lado, la regulación de la competencia por la utilización de los recursos buscados, consumidos y digeridos por el hospedero y que son factores claves en el desarrollo de las poblaciones de los parásitos.

Si los parásitos explotan severamente a sus hospederos, se pueden autodestruir a través del efecto negativo sobre sus presas, por esto es común la creencia que los parásitos no dañan “tanto como pudieran” a sus hospederos.

Desde Ishikawa (1988) se propuso que existe un proceso natural en el que la relación entre especies evolucionan del parasitismo a el mutualismo a través del comensalismo, resumiendo el proceso con la siguiente frase “un enemigo de hoy es un amigo de mañana”. También se ha señalado que el parasitismo podría eventualmente evolucionar hacia el comensalismo y las relaciones comensales están vistas como material de primera línea para una evolución hacia el mutualismo.

Al respecto, la primera pregunta a resolver es bajo cuáles condiciones el parasitismo evoluciona hacia el mutualismo; se han propuesto modelos para resolver este problema que parten de la suposición de una negociación entre la dureza de la explotación y la sobrevivencia del hospedero, el resultado principal es que el grado de mutualismo y el parasitismo no se pueden separar en una dicotomía. En muchas relaciones simbióticas entre macroorganismos se podría aplicar en el caso que fueran mutualistas en algunas asociaciones y antagonistas en otras simultáneamente.

Posiblemente lo que ocurrió en la historia evolutiva fue un conflicto alrededor de la tasa de transmisión vertical entre hospederos y parásitos; en el sentido evolutivo, un hospedero “no quiere” que los parásitos que alberga infecten a su progenie, mientras que el parásito requiere del éxito de infectar a la progenie del hospedero.

Si el hospedero prosigue este conflicto para dominar esta carrera evolutiva, las relaciones antagonistas entre el hospedero y el parásito continuarán, por otro lado, si el parásito gana la carrera hasta alcanzar una tasa alta de transmisión en las siguientes generaciones de poblaciones hospederas, no podría seguir explotando el hospedero tan severamente porque entonces su progenie vería limitadas sus expectativas de vida, ya que la progenie del hospedero disminuiría en abundancia y capacidad de sobrevivencia en el tiempo.

Considerando aspectos coevolutivos, quienes investigan tienden a observar las asociaciones depredador-presa como una “carrera armamentista evolutiva”, donde los parásitos luchan por sobrevivir y generan nueva progenie bajo la “vigilancia” adaptativa del hospedero con el fin de detenerlo; en esta carrera parecería que el parásito lleva todas las de ganar, ya que tiene tiempos generacionales más cortos, que implican adaptaciones rápidas ante un ambiente cambiante; pero como se ha descrito los hospederos de ciclo de vida largo también tienen defensas inmunológicas que se modifican acordes a las nuevas variantes de los invasores.

A su vez, los parásitos pueden contraatacar enfermando a los hospederos e inclusive “apropiándose” de sus mecanismos de reproducción como ocurre con hongos ustilaginales y plantas y crustáceos saculinidos y jaibas esta manipulación incluye la modificación de los hábitos del hospedero estas conductas llamadas “erráticas” influyen en el éxito del parásito para alcanzar al siguiente hospedero de su ciclo de vida, como ocurre con la duela *Dicrocoelium dendriticum*, que provoca que su hormiga hospedera parezca una hoja de pasto que es consumida por la oveja en la que prosigue su desarrollo, ya se ha demostrado que los anfípodos infestados con larvas de acantocéfalos modificaron sus hábitos haciéndolos presa fácil para peces y aves donde los vermes alcanzan la madurez sexual.

Por su parte, los hospederos compiten en esta carrera armamentista coevolutiva desarrollando otras “armas secretas”, biólogos evolucionistas sospechan que una de estas armas es un proceso natural que se ha polemizado ampliamente: el sexo.

Mucho se ha discutido acerca de las ventajas y desventajas del sexo, ya sea porque es proceso de un alto costo energético y de baja eficiencia a corto plazo ante variaciones ambientales extremas; a su favor tiene que la recombinación genómica parental produce variantes con una mayor posibilidad de adaptación ante dichas variaciones ambientales, pero a largo plazo.

Hamilton et al. (1990) argumentaron que el sexo como mecanismo de reproducción sobrevive porque ofrece ventajas únicas a los hospederos en su lucha contra los parásitos, de acuerdo con esto la recombinación de grandes bloques de información genética ayuda a diversificar las características de la progenie hospedera más rápida y eficientemente que la mutación. Dicha progenie puede ser resistente a los parásitos que alojan sus padres, mientras que la progenie genéticamente idéntica a sus padres asexuales no puede tener la misma seguridad.

Estos autores también creen que el sexo ayuda a la población a de hospederos a retener la resistencia que temporalmente ha perdido su efectividad y que posteriormente puede ser útil nuevamente (Lythgoe, 2000). En esta perspectiva, una población de parásitos generalmente se adaptará al tipo más común de hospederos presentes en la población, así los tipos de mayor y menor resistencia aumentarán

y disminuirán hasta un punto de equilibrio con el tipo común, entonces la relación parásito-hospedero es ligeramente diferente a los mecanismos causa-efecto típicos de la “carrera armamentista” ecológica debido a que la resistencia del hospedero no necesita aumentar continuamente.

En experimentos con peces de la misma especie pero con reproducción sexual y asexual (partenogenética), se han demostrado las ventajas antiparasitarias del sexo; los clones de los peces asexuales fueron parasitados con mayor frecuencia e intensidad por trematodos, en los peces de reproducción sexual también ocurrió cuando la diversidad genética de este grupo disminuyó por causa del entrecruzamiento, pero cuando entraron otros peces al grupo de reproductores el nivel de parasitismo declinó rápidamente.

Otra aportación se ha realizado en gallináceas silvestres de Asia, las hembras eligen a los machos de mayor colorido y brillantez de plumaje, estos individuos no presentaron enfermedades ni infecciones parasitarias, por lo que se concluye que “si tú aparentas estar enfermo, tendrás problemas para conseguir pareja” (Figura 4.20).



Figura 4.20. En *Fregata minor*, las hembras seleccionan a los machos con base en la apariencia de sus caracteres sexuales secundarios, se ha encontrado que los machos enfermos y parasitados muestran debilidad en estos caracteres y tienen tasas de apareamiento que los machos con apariencia más sana.

El enanismo de los machos de crustáceos parásitos puede ser una adaptación al modo de vida parasitario y se han detallado casos en los que copépodos parásitos denotan una fuerte adaptación a esta forma de vida por su tamaño pequeño los machos no ejercen ninguna acción nefasta sobre el animal que los alberga y algunos de ellos quedan reducidos a una simple función de fecundación de las hembras; esta característica también se ha observado en isópodos parásitos y nemátodos, en vertebrados lo ejemplifican los peces ceratiformes *Caulphryne* y *Edriolychnus*.

Podemos concluir que el parasitismo es una relación donde el antagonismo entre las poblaciones de parásitos y las poblaciones de hospederos presa se observa en los diferentes niveles de daño inferidos a los hospederos, que existen diversos mecanismos de neutralización que implican diferentes tipos de respuestas entre los participantes, que en muchas ocasiones enmascaran y dificultan la evidencia del daño, y finalmente, de la coevolución entre ambas poblaciones depende la persistencia de los efectos negativos del parásito o bien un transcurso orientado hacia una relación de tipo comensal o de mutualismo facultativo, sin embargo, como en otros campos de la Biología continúan muchas preguntas sin resolver.

LA HERBIVORÍA

Los herbívoros (a veces suelen ser llamados forrajeros) atacan a un número cuantioso de presas durante su ciclo de vida, pero solo remueven una parte de su presa, afectándola de manera variable pero dañinamente, raramente sus ataques son letales a corto plazo, este hecho permite distinguirlos de los depredadores verdaderos, los ejemplos más obvios se cuentan en herbívoros como las ovejas y el ganado vacuno, pero en un sentido amplio, los forrajeros como las pulgas que habitan vertebrados y las sanguijuelas hematófagas caen en esta definición sin dificultad.

En el campo de la ecología de poblaciones es llamativo el efecto de los herbívoros sobre sus presas ya que estos pueden actuar como verdaderos depredadores, como parásitos o como forrajeros dependiendo del daño que ocasionen a las plantas que consumen, ya sea por la utilización total de la planta, ó de alguna de sus partes, además que estas variaciones subletales permiten distinguir una variedad amplia de efectos de los depredadores sobre sus presas.

El efecto de los herbívoros sobre las plantas individuales

El efecto dependerá de la parte consumida y el tiempo en el que se efectúa el ataque en relación con el estadio de desarrollo de la planta, la mordida de hojas, la succión de savia, el consumo de meristemos, flores, frutos y la poda de las raíces difieren en el efecto que tienen sobre la planta completa.

Compensación de la planta

Las plantas individuales suelen compensar el ataque de los herbívoros de diferentes formas, la remoción de hojas puede disminuir el sombreado sobre otras hojas incrementando sus tasas de fotosíntesis, alternatively si son removidas las hojas sombreadas (con tasas de respiración normales y tasas bajas de fotosíntesis) esto puede favorecer el balance entre la fotosíntesis y la respiración de la planta completa.

En la secuela inmediata de un ataque de herbívoros, ocurre una compensación por parte de las plantas utilizando los carbohidratos almacenados en diferentes tejidos y órganos; en ballicos italianos *Lolium multiflorum* completamente defoliados, una variedad denominada "liscada" ocupa niveles altos de carbohidratos que estaban ubicados en las raíces y destinados para el crecimiento foliar.

La herbivoría altera la distribución de fotosintetatos en la planta, una regla que señala el mantenimiento del balance entre raíces y retoños; propone que cuando los retoños son defoliados una fracción neta de la producción de la planta es canalizada a los propios retoños; cuando las raíces son destruidas, los productos se dirigen a estas.

Otro método de compensación por la planta después del ataque de un herbívoro es un incremento en la tasa de fotosíntesis por unidad de área en las hojas sobrevivientes (la "tasa de unidad foliar" o TUF), para describir estas respuestas se debe notar que las plantas están compuestas por partes que son "fuentes" o sea exportadores netos de fotosintetatos, como las hojas y otras partes son "depósitos" como tallos, raíces.

Cuando las fuentes son removidas, las TUF's de las fuentes sobrevivientes también incrementan su producción nivelando la paridad entre esta y los requerimientos, *Agropyron smithii* se defolió experimentalmente y ocurrió un incremento del 10% en la tasa de unidad foliar en los 10 días siguientes cuando las plantas control mostraron una disminución del 10%.

También hay un crecimiento compensatorio de las plantas defoliadas cuando las yemas son estimuladas a desarrollarse por efecto del ataque herbívoro, estas yemas de otra manera permanecerán en dormancia; además, ocurre una disminución en la tasa de mortalidad de las partes de las plantas sobrevivientes. Esto es especialmente prevalente en especies de plantas que exhiben una alta tasa de aborto de floraciones antes de la producción de la flor el fruto, la pastinaca silvestre *Pastinaca sativa* produce un número moderado de semillas en sus umbelas primarias, un número grande en sus umbelas secundarias, pero solo producen pocas semillas en las umbelas terciarias, por el efecto abortivo de la floración (Figura 4.21); pero cuando es atacada por larvas

de la polilla *Depressaria pastinacella* aunque muchas flores y frutos son destruidos en las umbelas primarias, hay poco efecto en las secundarias, y se reduce la tasa de aborto de las umbelas terciarias y globalmente la cantidad de semillas producidas no se altera significativamente.

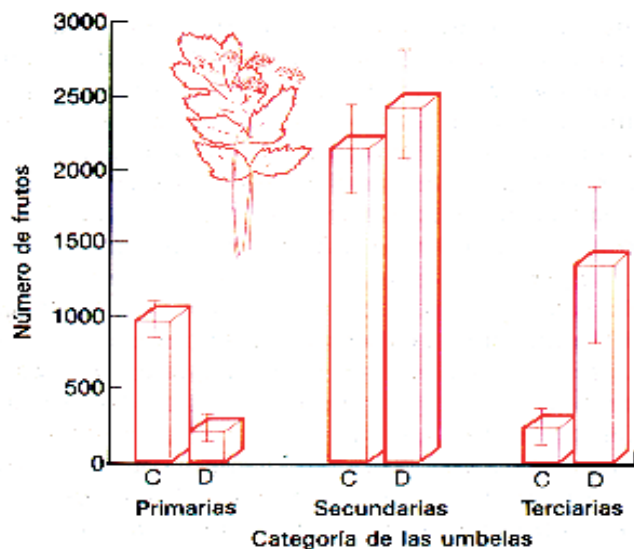


Figura 4.21. Compensación mediante la reducción de la tasa de mortalidad de las flores:

Aunque muchos de las flores y frutos de las umbelas primarias de *Pastinaca sativa* son destruidas por un gusano parásito, las plantas dañadas (D) producen números similares de frutos que, en las umbelas secundarias, pero producen muchos más frutos en las umbelas terciarias que en las plantas control (C), (promedio $\pm$ d.e.) (Tomado de Crawley, 1983).

Efectos desproporcionados en Plantas

Uno de los casos extremos donde la remoción de una pequeña parte de la planta tiene efectos profundos y desproporcionados es el **anillado en la corteza de los árboles** que hacen chivos, ardillas, conejos, topes y ovejas. Los tejidos cambiales y el floema se vuelven hacia el xilema y el **enlace del abastecimiento de carbohidratos entre las hojas y el tallo se rompe**, estas plagas forestales también destruyen árboles jóvenes mientras se remueve poco tejido.

Los herbívoros también pueden ser **vectores de patógenos perniciosos para las plantas**, en este caso lo que tomen de la planta puede tener menos importancia de lo que le dan, por ejemplo los escarabajos escotilidos se alimentan de ramas en desarrollo de los olmos y les transmiten el hongo de la enfermedad Escocesa del olmo; de igual manera los escarabajos del género *Cactoblastis* controlaron a *Opuntia* en Australia, al crear cicatrices de alimentación por las que bacterias invasoras destruyen los tejidos de los nopales.

Probablemente el efecto más drástico de la herbivoría ocurre por la **interacción de la herbívoros que consumen plantas competidoras**, ya que niveles moderados de forrajeo se pueden combinar con niveles de competencia ocasionando efectos severos y letales para una planta blanco, la Figura 4.22 muestra los resultados de un experimento con avena y cebada crecidas en dos series de reemplazo; en una de las series el suelo fue infectado con el nemátodo *Heterodera avenae* que se alimenta de las raíces de la avena mientras que la cebada es resistente, en la otra serie no se provocó infección; en ausencia de la cebada, la avena no fue afectada por el nemátodo y en ausencia de éste las avenas compitieron fuertemente con la cebada; pero la combinación nemátodos-cebada tuvo un efecto profundo en la avena

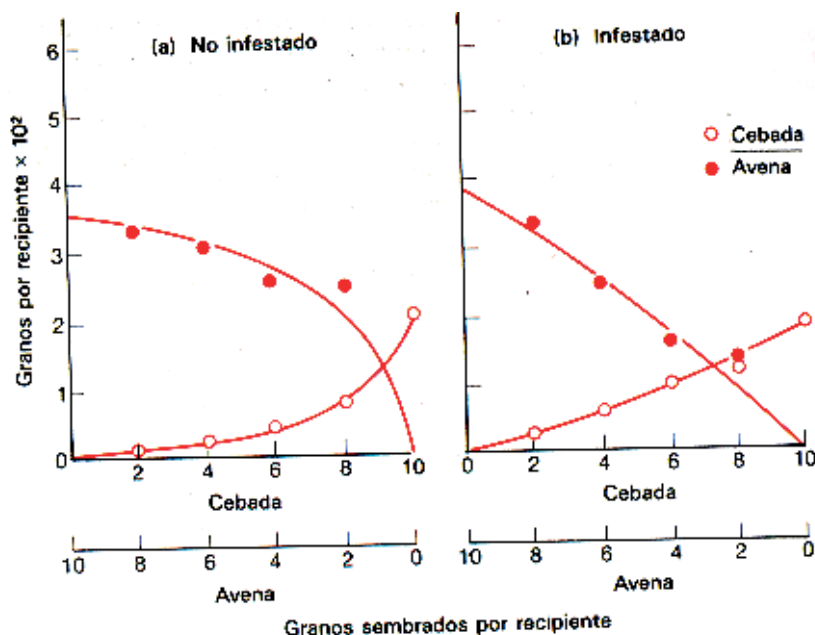


Figura 4.22. Los resultados de experimentos de series de reemplazo entre avena y cebada son alterados cuando el suelo está infestado con un nemátodo rizófago *Heterodera avenae*, las distintas especies de avena son susceptibles al ataque de este gusano.

Respuestas defensivas de las Plantas

Las plantas pueden responder al ataque de los herbívoros generando o incrementando la **producción de estructuras y de sustancias químicas defensivas**, esta producción debe tener un costo para la planta, pero los beneficios ocurren cuando se evitan ataques futuros de herbívoros.

Por ejemplo, los pinos atacados por avispas muestran un **metabolismo de fenol alterado** y la aparición de otras sustancias químicas defensivas novedosas; las plantas de **papa y tomate** crecidas artificialmente desarrollan **niveles altos de proteasas**, y las púas de zarzamoras en plantas forrajeadas por ganado son más grandes y ásperas que las no atacadas; cuando árboles de alerce fueron defoliados por la polilla gema *Zeiraphera diniana*, el ataque tuvo efecto a mediano plazo pues la sobrevivencia y fecundidad de los adultos se redujo durante los siguientes cinco años.

Herbivoría y crecimiento de la Planta

La herbivoría puede detener el crecimiento de la planta; y puede tener un efecto mínimo sobre la tasa de crecimiento, cuando las hojas son producidas sincronizadamente, los efectos de la defoliación dependen principalmente del tiempo, la remoción del 75% del follaje de robles maduros a principios de la estación produce una disminución del 50% en la producción de madera, pero una remoción similar no tiene efecto notable en el crecimiento. En contraste, en plantas donde la producción de hojas es continua, la pérdida de hojas jóvenes puede ser compensada con la producción de hojas nuevas.

Herbivoría y la Fecundidad de las Plantas

Los efectos de la herbivoría sobre la fecundidad de las plantas se reflejan en el crecimiento de las plantas: las plantas más pequeñas presentan un número menor de semillas, pero los herbívoros también influyen en la fecundidad de otras diferentes formas.

Una de las respuestas comunes está el **retraso de la floración**, durante una estación climática esto puede ser perjudicial si este hecho reduce la tasa de encuentros con los polinizadores o suceden más tarde durante la temporada reproductiva, aumentando la posibilidad de exposición al congelamiento; en las especies semélparas de ciclo de vida larga, la herbivoría con frecuencia **retrasa la floración por un año** o más, paradójicamente, este hecho favorece la longevidad de dichas plantas porque este tipo de plantas **mueren inmediatamente después del proceso de reproducción**.

Generalmente el tiempo de defoliación es crítico para determinar el efecto de la fecundidad de la planta, si las hojas son removidas antes de que se formen las inflorescencias, la magnitud del efecto en la fecundidad dependerá de la capacidad de la planta para compensar el daño.

La defoliación temprana de una planta seguida de una producción de hojas puede tener un efecto mínimo en la fecundidad de la planta; pero si la defoliación es posterior o cuando la producción de hojas esta sincronizada, la floración puede

reducirse o ser inhibida completamente; por otro lado, si la remoción de las hojas ocurre después de la formación de las inflorescencias el efecto se observa en el aumento del aborto de semillas o en la reducción del tamaño de las semillas individuales.

La destrucción de las flores, frutos o semillas de la planta tiene un efecto directo mucho mayor sobre la fecundidad que la propia defoliación, en *Ranunculus* sp. forrajeado por ganado vacuno solo el 15% que floreció produjo algún tipo de semilla, mientras que el 48% de plantas forrajeadas ligeramente si lo hicieron, otro ejemplo procede del control de *Cardus nutans* por el gorgojo *Rhinocyllus conicus* que se alimenta de sus flores, el gorgojo demuestra tener un control alto de la población de *C. nutans* pues lo mantiene a densidades menores al 5%.

Es importante destacar que se asume que casos de herbivoría se han convertido en asociaciones mutualistas al paso del tiempo, los animales que consumen el polen y el néctar transfieren polen de planta a planta de manera incidental, los gremios frugívoros también aportan un beneficio neto a las plantas parentales que consumen y a las semillas individuales del fruto; por ejemplo, la dificultad de digerir las testas de la semilla permite que los animales frugívoros las descarguen en otros hábitats con las heces, favoreciendo su dispersión sin dañarla y en algunos casos la acción de los jugos gástricos y enzimas digestivas estimula su capacidad de germinación.

Esta relación también puede tener efectos sobre el herbívoro, el árbol *Calvaria major* de la isla Mauricio no había tenido reclutamiento poblacional en los últimos 300 años porque sus semillas necesitaban del procesamiento digestivo del ahora extinto pájaro dodo; para probarlo alimentó a 17 guajolotes con semillas de *C. major* y aunque siete de ellas fueron destrozadas en las mollejas de las aves, tres de las restantes si germinaron en condiciones de vivero, convirtiendo a estas plantas como las primeras de su especie en germinar en más de tres siglos (Figura 4.23).



Figura 4.23. Pájaro Dodo (*Raphus cucullatus*) (izquierda), especie extinta de la Isla Mauricio que se considera como el único herbívoro dispersador natural de las semillas de *Calvaria major* (a la derecha).

Pero los insectos que atacan la fruta es improbable que confieran un beneficio a la planta que consumen, no estimulan su dispersión y hacen los frutos menos apetecibles para otros animales, otros animales que consumen a las semillas pueden tener un efecto benéfico parcial, porque algunas especies son “esparcidoras-acaparadoras” como las ardillas que toman las nueces y las transportan a otros lugares; otras son especies “atrapadoras de semillas” como muchos ratones y topos que colectan las semillas esparcidas y las almacenan en escondrijos.

En ambos casos, aunque muchas semillas puedan ser consumidas, otras serán dispersadas y escondidas de otros depredadores y otra cantidad nunca será localizada por el acaparador o el esparcidor.

Los depredadores y su conducta

Los consumidores pueden clasificarse con base en la amplitud y composición de su dieta como **monófagos** (que se alimentan de una presa en particular), **oligófagos** (se alimentan de pocos tipos de presas) y **polífagos** (que consumen muchos tipos de presas), además se pueden distinguir entre **especialistas** (este grupo se compone principalmente de monófagos y oligófagos) y **generalistas**, esta categoría se compone por poblaciones de especies que consumen varios tipos de presas y de recursos alimenticios, los herbívoros, parasitoides y los carnívoros presentan ejemplos de estas dos categorías de consumidores, aún los carnívoros más estrictos tienen dietas especializadas, las águilas de los Everglades *Rostrahamus sociabilis* se alimentan principalmente de caracoles del género *Pomacea*; por otro lado, muchos carnívoros estrictos tienden a ser polífagos, los parasitoides son típicamente monófagos especializados, en tanto que los herbívoros depredadores presentan dietas amplias y los parásitos son altamente especializados.

Preferencias de Alimento

A pesar de todo, las especies de polífagos y oligófagos no mantienen elecciones indiscriminadas de los alimentos que utilizan; aunque pueden consumir un número variado de alimentos-presa, normalmente presentan un grado de preferencia por algunos alimentos.

En términos conceptuales, se dice que un animal exhibe preferencia sobre un tipo alimenticio particular cuando la proporción de ese tipo alimenticio en la dieta del animal es más grande que su proporción en el ambiente del animal. En la Tabla 4. 8 se muestra la preferencia que demostraron ciervos en parcelas experimentales con densidades similares de coníferas, aún con esta disponibilidad los ciervos consumieron a algunas especies con mayor frecuencia.

Tabla 4. 8. Una evidencia de preferencia alimenticia: Porcentajes de consumo sobre varias especies de coníferas y que son ramoneados por ciervos.

	Pino blanco	Pino rojo	Pino Jack	Abeto blanco
Invierno 56 - 57	31	19	84	0
Invierno 58 - 59	19	1	48	0
Invierno 60 - 61	17	0	70	0

Preferencias por Intervalos y Balanceadas

La preferencia por un alimento puede ser expresada en dos contextos diferentes, la demostración de la preferencia por los alimentos que son los más valiosos entre todos los disponibles, el valor del alimento radica en que proporciona una parte integral de una dieta balanceada para el depredador, esto se conoce como preferencias balanceada.

Las preferencias por intervalos son comunes entre los carnívoros, en la Figura 4.24 se muestran dos ejemplos, en estos los carnívoros seleccionan activamente los tipos de presas que les son más benéficos en términos de ingesta de energía por unidad de tiempo gastada en el manejo de la presa (por manejo se entiende el tiempo de búsqueda, el esfuerzo de atrapar e ingerir a una presa). Los resultados reflejan el hecho que la alimentación de los carnívoros varía poco en composición, pero sí varía en tamaño y facilidad de acceso al recurso alimenticio.

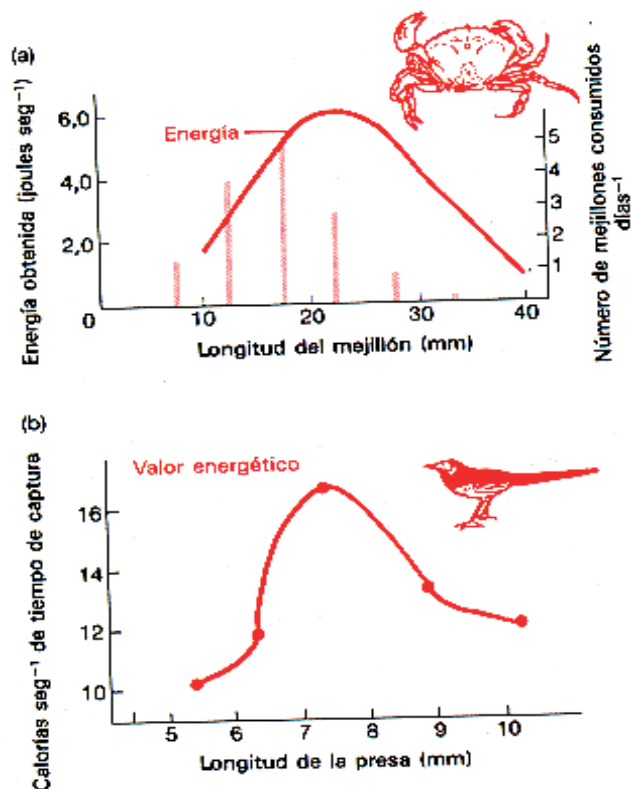


Figura 4.24. Preferencia balanceada en (a), los cangrejos eligen las tallas de mejillones aproximadas a 15 mm; Preferencia por intervalos (b), muestra la relación entre la longitud de la presa seleccionada y su facilidad de manejo.

Para muchos consumidores, especialmente los herbívoros y los omnívoros, ningún intervalo simple es apropiado porque ninguno de los alimentos disponibles complementa los requerimientos nutricionales del consumidor. Estos requerimientos se pueden satisfacer ya sea consumiendo grandes cantidades de comida o bien eliminando a muchos de estos prefiriendo obtener mayores cantidades de nutrientes mediante un abastecimiento más limitado, o consumiendo una combinación de alimentos que efectivamente complementen los requerimientos del consumidor, de hecho, muchos animales exhiben ambos tipos de respuestas, seleccionando alimentos que son de gran calidad (minimizando la proporción eliminada) y seleccionando tipos alimenticios que poseen requerimientos específicos. En condiciones experimentales las ovejas y las vacas muestran preferencia por alimento de alta calidad, seleccionando hojas por tallos y materiales verdes en lugar de alimento seco y viejo que carece de nitrógeno, fósforo, azúcares y bajos en fibras.

Hay otras dos razones por las que una dieta combinada puede ser favorecida, en primer lugar, los consumidores pueden aceptar alimentos de baja calidad simplemente porque fácilmente los encuentran y ganan más comiéndolos en el momento que ignorándolos por mantener la búsqueda de alimentos más ricos. En segundo lugar, los consumidores se pueden beneficiar de una dieta mezclada si es el caso que cada tipo alimenticio contiene un tóxico químico indeseable, la dieta combinada puede mantener las concentraciones de estos tóxicos en límites tolerables aceptables; este hecho se registró en la alimentación invernal de animales árticos que combinaron siete especies de urogallos, dos categorías de liebres y alces.

Cambios en la Dieta

Aunque las preferencias de muchos consumidores pueden ser fijas, muchos otros depredadores suelen cambiarlas, alimentándose desproporcionadamente de algunos alimentos cuando son abundantes e ignorándolos cuando están en disponibilidad baja.

Los dos tipos de preferencias se muestran en las figuras 4.25a y b; la primera muestra que la preferencia fija mostrada por caracoles depredadores cuando estuvieron alimentados por dos especies de mejillones en cierto intervalo de proporciones (Murdoch, 1969). La línea en la figura a. ha sido dibujada en la suposición que ellos se alimentaban igual en todas las proporciones, esta suposición se justifica claramente, sin considerar la disponibilidad, los caracoles depredadores mostraron una preferencia marcada por caracoles de la concha delgada de menor protección de *Mytilus edulis*, por lo que lo explotan más efectivamente.

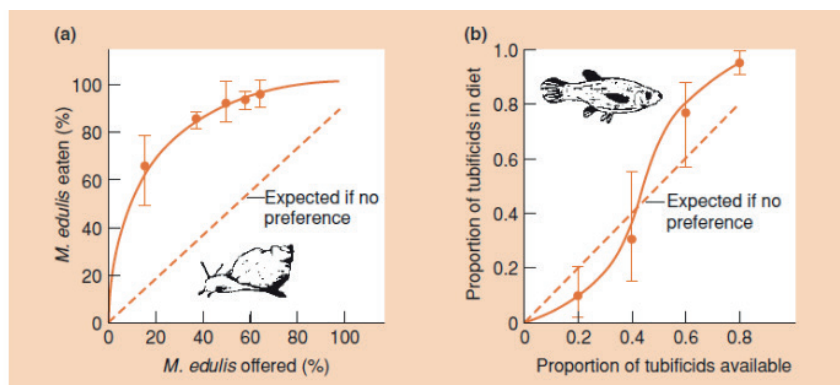


Figura 4.25. Cambio dietético, (a) sin cambio en la dieta, los caracoles mantienen una preferencia consistente entre mejillones *Mytilus edulis* y *M. californiensis*, independientemente de su abundancia relativa; (b) cambio en la dieta de guppies alimentados con tubificidos y mosquitas de la fruta; los peces consumen el alimento que se encuentre en mayor disposición.

En contraste, la Figura 4.25b muestra que sucede con guppies a los cuales se les ofrece una elección entre mosquitas de la fruta y gusanos tubificidos, estos peces muestran su preferencia consumiendo en mayor proporción a la presa con mayor disponibilidad y abundancia.

Numerosas situaciones conducen a cambios en las dietas, el más común sucede cuando los diferentes tipos de presas se encuentran en diferentes microhábitats y los consumidores se concentran en el microhábitat más beneficioso, este es el caso para el ejemplo de los guppies de la Figura 4.25b, ya que las mosquitas de la fruta flotaban en la superficie y los tubificidos se concentraban en el fondo.

El cambio también puede ocurrir cuando el depredador se hace más eficiente y exitoso para manejar a la presa más abundante, un ejemplo de esto ocurre con la chinche de agua *Notonecta glauca* (Figura 4.26) porque se vuelve más eficaz para atacar a los isópodos de agua dulce comparado con la otra presa que son efemerópteros.

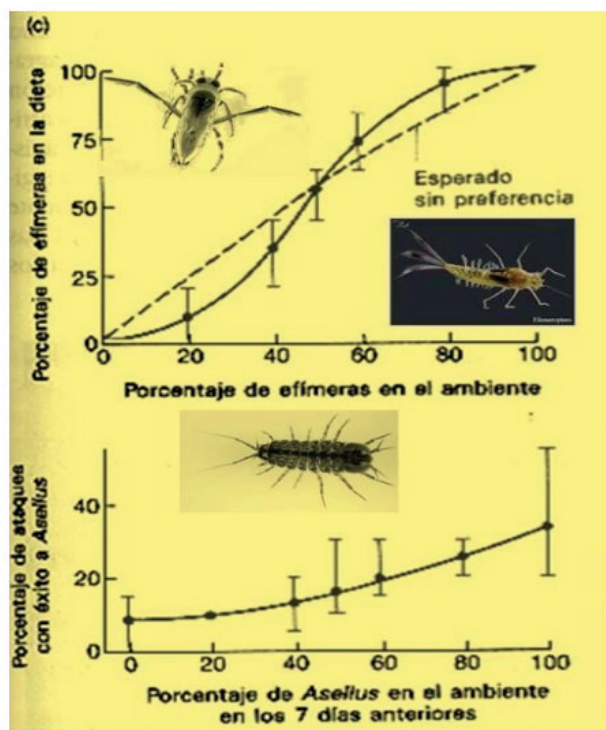


Figura 4.26. Eficiencia depredatoria exhibida por *Notonecta glauca* que consume preferentemente a los isópodos de *Asellus* sp. por su facilidad para manejarlos comparado a efemerópteros.

Los cambios también pueden ser producto del desarrollo de “**imágenes de búsqueda específica**” que memorizan los depredadores sobre las presas que son sus alimentos más abundantes o preferidos (Tinbergen, 1960), dichas imágenes de búsqueda son captadas por los consumidores (particularmente vertebrados) sobre la “imagen” de su presa, parecen capaces de discriminar a las imágenes de otros organismos que no son sus presas y como estas imágenes son el resultado de una experiencia previa, estas se afianzan con los tipos de presa más abundantes que para aquellas que no son comunes.

Amplitud de Dieta y Evolución

Un primer paso para entendimiento de las variaciones en la dieta se basa en la consideración de los procesos de evolución de la interacción entre los depredadores y sus presas, la influencia que ejercen mutuamente puede verse en los atributos de la presa como las hojas de sabor desagradable o ponzoñosas de muchas plantas, en las espinas de los erizos y en el camuflaje de la coloración de muchos insectos; también pueden observarse en caracteres morfológicos del depredador como los tubos oviposidores de las avispas, los estómagos multi-cámaras de los rumiantes y los atributos sensoriales excepcionales de las lechuzas.

Estas especializaciones dejan en claro que ningún depredador es capaz de consumir todos los tipos de presa. La morfología de los organismos y su fisiología de la alimentación son límites para que los depredadores consumen todos los posibles alimentos a su alcance, usando analogías extremas, por esto una musaraña difícilmente se comería a una lechuga, aunque las musarañas son carnívoras, por lo mismo los colibríes no son capaces de consumir semillas, la evolución de los patrones morfológicos y fisiológicos del consumo y la digestión de los alimentos también se manifiesta en la evolución de la composición de la dieta de los depredadores.

De hecho, en tanto una especie de planta o presa permanezca abundante y accesible, la selección favorecerá especializaciones dirigidas hacia la monofagia, estimulando la eficiencia de las especies especialistas y las libera de la competencia intraespecífica.

Por otro lado la polifagia tiene ventajas bien definidas, un depredador puede construir una dieta balanceada por la selección de diferentes alimentos y puede mantener este balance variando sus preferencias de acuerdo a las disponibilidades de los recursos presa, pudiendo evitar el consumo de grandes cantidades de toxinas contenidos en uno o algunos de los tipos alimenticios consumidos, más aún, para un polífono es fácil hallar comida y los costos energéticos de la búsqueda son bajos, disminuyendo a la vez la probabilidad de que un individuo muera de hambre por la variación de la abundancia de un tipo de alimento.

Por la selección natural se pueden ampliar o restringir dietas, donde las presas ejercen presiones evolutivas que demandan respuestas morfofisiológicas especializadas del depredador, así la restricción alimenticia es llevada a los extremos, pero en los casos donde el consumidor se alimenta sobre presas que son individualmente inaccesibles o que carecen de ciertos nutrientes, la dieta permanece amplia.

Una idea muy discutida es que los pares particulares de especies de depredador-presa no solo han evolucionado sino *coevolucionado*, participando en una carrera tipo "armamentista", donde cada modificación benéfica de un depredador es seguida de una respuesta para contrarrestarlo por parte de la presa, este hecho puede ser un elemento adicional a favor de la restricción dietética.

Modelos matemáticos sobre la depredación

Un Modelo para Generaciones Discretas

Un modelo de estas características, se pueden aplicar a sistemas depredador-presa de insectos parásitos y sus hospederos que presentan generaciones anuales; de acuerdo con esto partimos de suponer que la población de presas tiene un crecimiento que puede ser descrito por la curva de tipo logístico:

$$N_{t+1} = (1.0 - B Z_t)$$

Donde:

N= Tamaño de la Población

t = No. de Generaciones

B = Pendiente de la curva de Reproducción

$Z_t = (N_t - N_{eq})$ = Desviación del Tamaño Poblacional actual respecto al tamaño de Equilibrio

En esta ecuación es necesario incluir un término que indique el consumo de individuos por parte del depredador, ya sea por el número de presas matadas después de un número dado, o un número constante de presas por parte de un depredador individual. Si existe dependencia de la abundancia de la población de presas, entonces los depredadores consumirán más o menos presas dependiendo del tamaño poblacional de las presas, quedando la ecuación:

$$N_{t+1} = (1.0 - B Z_t) N_t C N_t P_t$$

Donde:

P_t = Tamaño de la Población de Depredadores en la generación t

C = Constante que mide la eficacia del depredador

Si suponemos que el índice reproductivo de los depredadores depende de la abundancia de las presas disponibles, se puede añadir un término que describa este proceso, en la ecuación de la población de depredadores:

$$P_{t+1} = Q N_t P_t$$

Donde:

P = Tamaño de la Población del depredador

N = Tamaño de la población de la presa

t = Número de la generación

Q = Constante que mide la eficiencia de utilización de la presa para la reproducción, por parte de los depredadores.

Para este modelo matemático si el tamaño poblacional de la presa fuese constante induciría el crecimiento geométrico de la población del depredador.

Para la conjunción de estas dos ecuaciones y su interpretación también es necesario calcular los índices reproductivos máximos del depredador y la presa, si para los primeros es escaso y el número de presas es reducido, el índice reproductivo de la presa será:

$$N_{t+1} = (1.0 - B N_{eq}) N_t$$

O

$$R = \frac{N_{t+1}}{N_t} = 1.0 - B N_{eq}$$

Donde R es el índice reproductivo máximo de la presa, en lo que se refiere al depredador, cuando la población de la presa se encuentra en equilibrio, un número reducido de depredadores se incrementarán de acuerdo con lo siguiente:

$$P_{t+1} = Q N_{eq} P_t$$

O

$$S = \frac{P_{t+1}}{P_t} = QN_{eq} \text{ donde } S \text{ es el índice reproductivo máximo del depredador.}$$

Respecto a los posibles resultados de este modelo se pueden encontrar cuatro posibles: a) Equilibrio estable sin oscilación; b) oscilación estable; c) oscilación convergente, y d) oscilación divergente que origina la extinción del depredador o de la presa.

Modelo depredador-presa para generaciones continuas

En la naturaleza muchas poblaciones de plantas y animales ocurren en estructuras poblacionales con generaciones traslapadas, de modo que hay nacimientos y muertes que ocurren de manera continua, a partir de los modelos de Lotka y Volterra se han generado modelos matemáticos que permiten describir la interacción entre las poblaciones de depredadores y presas, partiendo de la suposición que la presa crece geométricamente en ausencia del depredador:

$$\frac{dN}{dt} = r_1 N$$

Donde:

N = Tamaño poblacional de la presa

t = tiempo

r_1 = capacidad innata de crecimiento de la presa (r_m de la presa)

Respecto al depredador, suponemos un decremento geométrico en ausencia de presas:

$$\frac{dP}{dt} = -r_2 P$$

Donde:

P = Tamaño Poblacional de los depredadores

r_2 = índice de muerte instantánea de los depredadores en ausencia de las presas.

Si colocamos a los depredadores y las presas juntos en un espacio limitado, el índice de incremento de la presa disminuirá por un factor que depende de la cantidad de individuos de la población de depredadores.

Ecuación para la Población de la Presa:

$$\frac{dN}{dt} = (r - \epsilon P)N$$

En forma semejante, la población del depredador aumentará conforme a un índice que depende del Tamaño de la población de la presa:

Ecuación de la Población del Depredador:

$$\frac{dP}{dt} = (-r_2 - \theta N)P$$

Donde:

Θ es una medida de la capacidad del depredador para atrapar a su presa.

Estas ecuaciones permiten reconocer oscilaciones sistemáticas en el tamaño de las poblaciones; la amplitud de las oscilaciones depende de las oscilaciones iniciales del depredador y la presa; estos modelos si bien son sencillos, tienen un punto de interés que radica en el resultado de la interacción directa entre una especie de depredador y una de presa.

El beneficio para los socios: Mutualismo

Esta interacción involucra por lo menos a un par de poblaciones de especies que obtienen un beneficio mutuo de su asociación (+,+), esta es la única relación verdaderamente benéfica para ambos participantes, ya que los individuos de las poblaciones de mutualistas crecen, sobreviven y se reproducen a tasas más altas que si estos vivieran aislados de sus socios.

En muchas de estas relaciones la razón principal de la reunión es la explotación de recursos, la protección contra depredadores o la facilidad de alcanzar un hábitat favorable para el crecimiento y la reproducción; en otros casos la “prestación de servicios” por parte de uno de los socios enlaza conductualmente a las poblaciones de mutuales (por ejemplo, las especies “limpiadoras”) o cuando actúan como vehículos de fecundación como en el caso de los polinizadores.

El mutualismo es una interacción ecológica ampliamente extendida en la Naturaleza, pues la mayor parte de las especies que concentran la biomasa de la Biósfera dependen de mutualistas, por ejemplo, las especies dominantes de pastizales y bosques se asocian con micorrizas, los corales por su relación con las zooxantelas y zooclorelas, las plantas fanerógamas que dependen de insectos polinizadores y entre los animales herbívoros, los que presentan en sus tractos comunidades enteras de mutualistas de microorganismos degradadores principalmente de celulosa.

La relación mutualista puede ser facultativa (algunos autores la denominan Protocooperación), en la cual cada socio tiene un beneficio de la asociación, pero no son dependientes de esta, en el extremo encontramos a los mutualistas obligados los cuales no pueden vivir separados ya que su existencia depende de la presencia del socio.

De acuerdo con Begon et al. (1986) es difícil establecer una clasificación de las relaciones mutuales, pero de acuerdo con sus características se pueden reconocer varias categorías como las siguientes:

1) Mutualismos que envuelven enlaces recíprocos de conducta

Aunque no es muy fácil establecer la forma en que los socios obtienen su beneficio, los ejemplos proporcionados a continuación dan una idea de las maneras en las que son adquiridos, empezando por describir la asociación entre el guía de la miel y el tejón mielero (Figura 4.27), en este caso el pájaro guía de la miel localiza un panal de abejas y guía al tejón hacia él, el mamífero derriba el panal y lo rompe, alimentándose de miel y larvas de abeja, después el guía se alimenta de cera y larvas, como se observa la reunión de los socios con habilidades contrastantes les permite utilizar un recurso que por separado no pueden explotar.

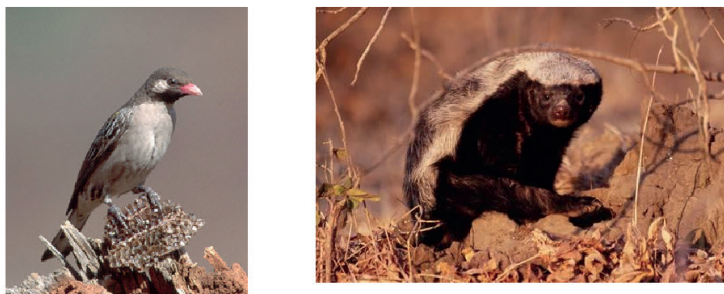


Figura 4.27. Interacción mutualista facultativa entre el tejón mielero (*Mellivora capensis*) y el pájaro guía de la miel (*Indicator sp.*).

Otro caso ocurre con los camarones cavadores del género *Alpheus* y especies de los peces gobio *Cryptocentrus*, este utiliza las madrigueras que cavan el camarón ya que estas son un sitio seguro, por otro lado el camarón es completamente ciego y cuando deja la madriguera, mantiene el contacto con el pez por medio de sus antenas, estableciendo una comunicación para detectar cualquier disturbio o emergencia; por su participación como "lazarillo", el gobio gana un lugar para vivir en un ambiente de sedimento rico en alimento, por su parte el camarón adquiere un sistema de detección óptica que le permite abandonar la excavación para alimentarse seguramente (Figura 4.28 a y b) (Fricke, 1975).

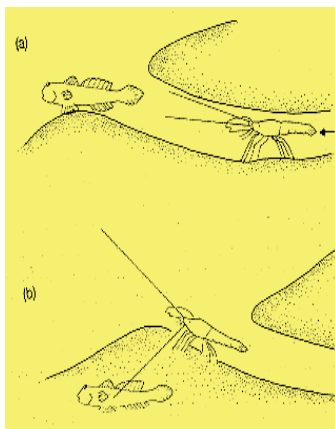


Figura 4.28. La secuencia durante la emergencia de la madriguera en el mutualismo del camarón *Alpheus djiboutensis* y el pez *Cryptocentrus cryptocentrus*. (a) El camarón mueve la cabeza hacia la entrada de la madriguera; las antenas son colocadas de una forma oblicua con una separación de 2 a 3 cm. (b) Fuera de la madriguera el camarón mantiene una antena en contacto con el pez. (Tomado de Karplus et al., 1972).

Una situación que también ha sido detallada son los patrones de conducta mutua entre los habitantes de los arrecifes coralinos tropicales; el pez payaso *Amphiprion* vive cercano a una anémona (p. ej. *Physiobranchia*, *Radiantulus*) y se refugia entre los tentáculos de la anémona sin ningún tipo de amenaza; el pez gana un mucus protector que le protege de los nematocistos de la anémona, está por su parte se beneficia de la agresividad del pez que no permite que otros individuos se le acerquen incluyendo a depredadores normales (Figura 4.29).



Figura 4.29. Pez payaso *Amphiprion* sp. ocupando espacio entre los pólipos de anémonas, el pez evita que se acerquen otros depredadores de las anémonas, mientras que estas también le ofrecen protección contra otros depredadores que no toleran las pinchaduras de sus nematocistos.

Otra relación mutualista existe entre los peces “limpiadores” y sus “clientes”, los limpiadores se alimentan de los tejidos necrosados, bacterias, ectoparásitos que encuentran en la piel y en las branquias del cliente; se han reconocido 45 especies de limpiadores de peces y crustáceos que mantienen territorios definidos (Figura 4.30), mientras que sus clientes son los que se desplazan a las estaciones de limpieza cuando transportan muchos parásitos, en esta relación se deben dar patrones coevolutivos de reconocimiento entre las especies; los limpiadores ganan una fuente de alimento y los clientes permanecen limpios de parásitos, los experimentos de remoción de limpiadores demostraron que en dos semanas los clientes desarrollaron infecciones de la piel que provocaron una disminución en sus poblaciones.

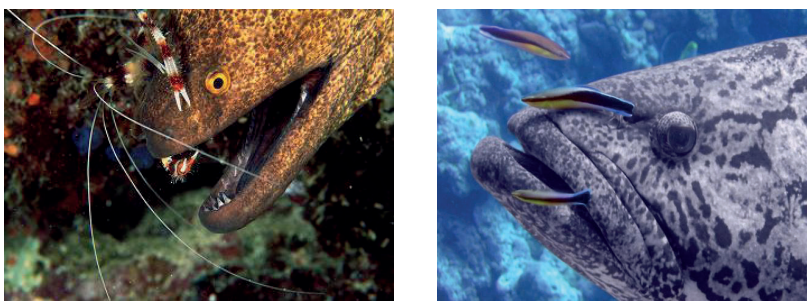


Figura 4.30. Actividad de mutualistas limpiadores. A) Camarón alfeído limpiando a la morena *Muraena* sp.; b) Peces de la familia Labridae limpiando a un mero de la familia Serranidae.

2) Hormigas y Acacias

La relación entre la acacia toro *Acacia cornigera* y la hormiga *Pseudomirmex ferruginea* también se describe como una modalidad “limpiador-cliente”, pero en esta asociación, la defensa del espacio por los recursos que ofrece la planta a las hormigas es el elemento que media la relación.

Las acacias presentan ganchos que son usados por las hormigas como sitio de anidación, estas estructuras presentan hojas finamente pinadas con cuerpos ricos en proteínas en las puntas llamados “beltianos”, que las hormigas visitan para alimentarse, las flores también presentan “nectarios” que secretan azúcares que sirven para atraer a las hormigas (Figura 4.31); estas por su parte, protegen a estos pequeños árboles de otros competidores recortando a los retoños que entran a la cúpula de la acacia, además de ahuyentar a depredadores herbívoros; un hecho que llama la atención es que los nectarios son estructuras que presentan plantas con flores de 39 familias para atraer a los polinizadores.

Los nectarios forman parte de una estructura vegetativa, que tienen dos posibles papeles en la asociación, uno para atraer hormigas y mantenerlas y que las hormigas “pagan” la estancia defendiendo a la planta de herbívoros y otros competidores (Ward y Branstetter, 2017).

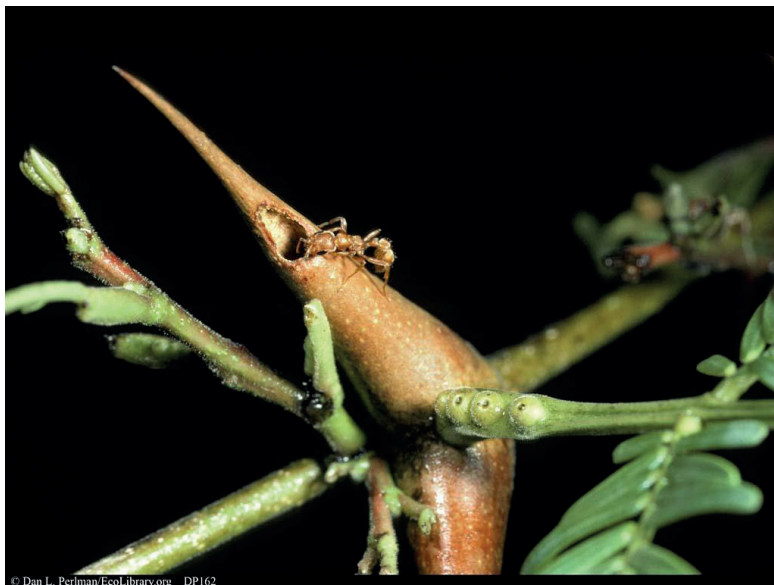


Figura 4.31. Mutualismo de protección entre hormigas y *Acacia cornigera*. Se aprecian los puntos beltianos en la base de las ramitas adheridas al gancho que ocupan las hormigas.

Inouye y Taylor (1979) demostraron este papel “proteccionista” por parte de las hormigas en el girasol *Helianthella quinquenervis*, la planta sufrió ataques severos de moscas terphritidas, pues sus larvas destruyeron más del 85% de las semillas en desarrollo, por otro lado, las plantas con hormigas escaparon mucho mejor al ataque de los depredadores (Figura 4.32).



Figura 4.32. El girasol *Helianthella quinquenervis* (izq.) está protegido por hormigas de la depredación herbívora por moscas terphritidas (der).

Otra categoría controversial de relaciones mutuales agrupa a las relaciones de cultivos y cosechas o de “producción viva”, el actor principal de estas relaciones es la propia Humanidad, ya que los cultivos de diferentes cereales y animales a nivel mundial ocupan extensiones vastas del suelo agrícola del mundo; la principal causa del incremento de estas poblaciones utilizadas es el crecimiento de la propia población humana; tal como lo señalan Begon et al. (1986), si la Humanidad desapareciera es lógico pensar que ocurriría lo mismo con estas poblaciones y con las especies de diferentes aves y mamíferos utilizados en la ganadería y que forman parte de la dieta humana.

Una relación similar ocurre con los escarabajos cultivados por hormigas, ya que esta “cosecha viva” es parte esencial de los recursos que explotan algunas especies; la gran mariposa azul *Lycaena avion* en su ciclo de vida presenta una asociación estrecha con hormigas, las mariposas adultas depositan sus huevos en sobre yemas del tomillo silvestre, las larvas se parecen a las flores de las que se alimentan, después de unos 20 días ocurre una tercera muda, después de esta las larvas dejan las plantas sin consumir alimentos vegetales.

Las larvas presentan una glándula de la miel que es golpeada cuando las hormigas la encuentran, la glándula libera secreciones que son bebidas por la hormiga, después de una secuencia compleja de señales, las hormigas transportan a la larva hasta una colonia subterránea donde permanece por 11 meses, para ese tiempo la larva ha hibernado o se presenta como pupa, mientras es activa se alimenta de larvas jóvenes de hormigas, el ciclo finaliza cuando la mariposa emerge en junio (Pierce et al. 2002).

El beneficio para las larvas de la mariposa, aun cuando son “pastoreadas” y “ordeñadas” es una defensa activa por parte de las hormigas contra sus depredadores y parasitoides, también otros insectos áfidos del orden Homoptera siguen esta misma relación con otras especies de hormigas, obteniendo la misma clase de beneficios para los socios (Stadler y Dixon, 2005).

Las conductas “granjeras” de los insectos incluyen el cultivo de diferentes especies de hongos que son capaces de descomponer tejidos vegetales ricos en celulosa que pocos organismos son capaces de degradar con eficiencia, por lo que los organismos que consumen estos hongos tienen acceso a una fuente de alimento rica, se ha observado que escarabajos de la familia Scolytidae se alimentan de la madera de árboles muertos, pero a la vez consumen especies de hongos que les permiten consumir la celulosa de la madera muerta, la especificidad de esta relación se ve influida en los mecanismos de dispersión del hongo ya que sus esporas son transportadas e inoculadas por estructuras particulares de los escarabajos como las antenas, cuando cavan galerías en el tronco del árbol muerto.

Respecto a los mismos hongos, las hormigas han desarrollado un sistema de cultivo de estos organismos; las hormigas del género *Atta* excavan cavidades en el suelo con un volumen de dos a tres litros de sustrato; el hongo es cultivado en estas cavidades sobre hojas que son cortadas de la vegetación vecina, la dependencia llega a tal grado que la colonia completa puede depender de esta producción para su subsistencia, en los dos casos anteriores la ganancia de los hongos radica en que son alimentados y dispersados, tan es así que cuando las hormigas dejan la colonia, las hembras reproductoras llenan su garganta con un inóculo que transportan hasta encontrar un nuevo sitio de colonización (Figura 4.33) (Dejean et al., 2023).



Figura 4.33. Hormigas que cultivan a otras poblaciones, hormigas granjeras de hongos (izquierda). Hormigas pastoras de áfidos (derecha).

3) La Polinización

Las plantas que son polinizadas por animales les ofrecen como recompensa diferentes cantidades de polen, néctar o ambas; de tal suerte que el néctar de la flores parece tener una función de atracción de los animales polinizadores, implicando un gasto energético para la planta por la producción de carbohidratos, que bajo otras circunstancias se pueden usar para otras funciones o actividades; también la planta paga este costo al producir frutos que al ser ingeridos por los animales estimulan la dispersión de las semillas (Figura 4.34).

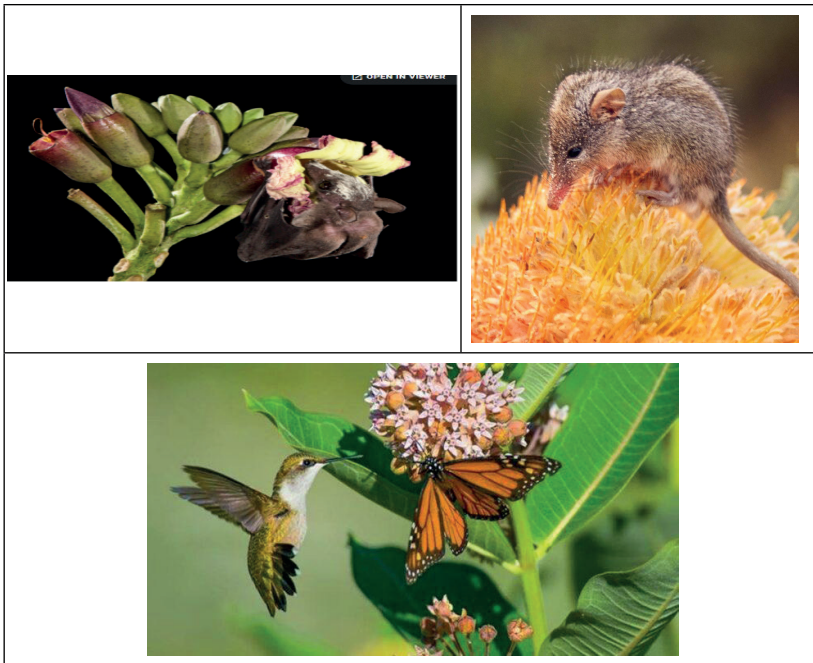


Figura 4.34. Diferentes tipos de polinizadores. a) Murciélago *Eonycteris spelaea* visitando a *Oroxylum indicatum*; b) Roedor marsupial *Tarsipes rostratus* libando en una flor compuesta. c) Colibrí (Trochilidae) coincidiendo con un lepidóptero.

Los polinizadores son un grupo compuesto por diferentes grupos de animales, que incluye aves, murciélagos, roedores pequeños y marsupiales, siendo los insectos el grupo de polinizadores por excelencia (Ollerton, 2017).

La polinización involucra la transferencia de polen de la antera de una planta al estigma de otra planta, esto ocurre a excepción de la plantas anuales que son capaces de autofertilizarse y autopolinizarse, de tal forma que la mayoría de las plantas requieren de una polinización mediada por un vector polinizador que propicia fertilización cruzada en las poblaciones de plantas, por esto la polinización

es producto de mecanismos de atracción especializada de una especie de planta hacia determinados animales, estimulando la reproducción entre individuos de la misma población y especializando los procesos de reproducción específica para evitar la cruce con otras especies.

Respecto a los sistemas de polinización, se pueden reconocer aquellos donde el polen y el néctar se ofrecen en abundancia y se expenden libremente a todos los visitantes, como ocurre con la zarza *Rubus fruticosus* que produce hartazgos locales para un rango amplio de nectarívoros; en otras plantas el néctar es protegido por estructuras especializadas a los que solo los insectos con determinada morfología bucal pueden alcanzar.

En la familia Ranunculaceae las plantas exhiben diferentes grados de especialización de los nectarios, ya sean abiertos y desprotegidos como en *Ranunculus ficaria*, pasando por pétalos que protegen a manera de cortinas la región de secreción del néctar, hasta las espuelas de una estructura compleja como en *Aquilegia*.

La especialización floral restringe a las especies que pueden almacenar néctar útil para los polinizadores, esta restricción tiene tres consecuencias principales:

- 1). La tendencia del insecto asociado para moverse de individuo a individuo de la misma población de planta,
- 2). Menos polen se desperdicia sobre los estigmas de las especies de plantas no relacionadas,
- 3). El insecto puede desarrollar, ya sea por aprendizaje o evolución, habilidades especiales de manejo que lo hacen un colector más eficiente, transformándolo en un especialista floral que en un generalista disipado.

En el grupo de las orquídeas se encuentran relaciones mutuales más estrechas y especializadas, al grado que ocurren mutualismos obligados de los que depende la existencia de los socios; en otros casos no se observa una coevolución tan marcada, por ejemplo *Asclepias* es polinizada por diferentes especies de polinizadores, pero estos transportan el polen en diferentes estructuras del cuerpo dependiendo de la especie, hasta la cámara estigmática de la flor, de tal forma que las especies de este género mantienen una fecundación especializada mientras que sus polinizadores no lo son tanto.

La floración es un evento estacional en muchas plantas, lo que limita el grado en el que un polinizador se puede volver un especialista obligado; el ciclo de vida del polinizador sería muy dependiente de una especie de flor solamente si se ajusta a la temporada de floración de la planta, esto es factible para los insectos que utilizan a la flor como un recurso alimenticio durante un período de tiempo, como sucede con los estadios adultos de las mariposas y polillas.

En contraste, los polinizadores con ciclo de vida largo como los murciélagos, roedores o las abejas que viven en colonias, son más bien generalistas, cambiando su dieta a las plantas con floración a través de las estaciones del año, o realizan cambios alimenticios cuando el néctar no está disponible. (Figura 4.35).

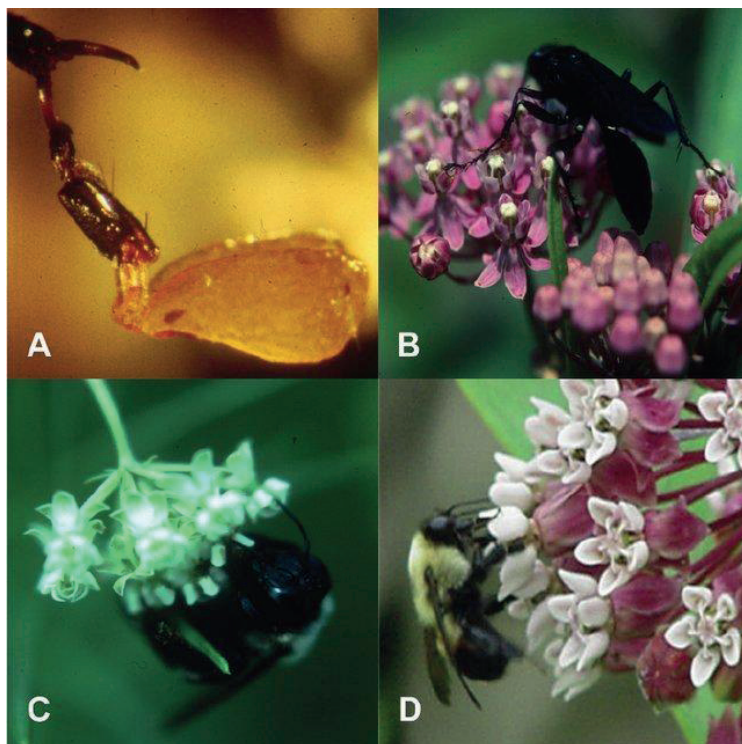


Figura 4.35. Estructura del pollinarium y visitantes principales de las tres especies *Asclepias*. a). pollinarium de *A. syriaca* unido al corpúsculo de *A. verticillata* y la “uña” del insecto. b). *Sphex pennsylvanicus* visitando *A. incarnata*. c) *Xylocopa virginica* visitando *A. verticillata*. d) *Bombus griseocollis* visitando *A. syriaca* (Theiss et al. 2007).

4) Las Relaciones Mutualistas de Habitantes de Tractos Digestivos

Esta asociación se caracteriza por el acoplamiento de socios procariontes o eucariontes al ciclo de vida de otro socio multicelular, fundiéndose en un proceso permanente de éste.

El tracto digestivo de los animales es un microcosmos de vida microbiana, para los herbívoros estos organismos participan en la digestión de la celulosa, recibiendo un flujo constante de alimento ingerido, masticado y parcialmente homogeneizado por el animal, quien regula la aireación, el pH y la mezcla del alimento.

El estómago de los rumiantes presenta una especialización mayor que se relaciona a su modo de alimentación, ya que presenta cuatro cámaras; después que engulle el alimento, este pasa a la cámara reticular, la primera masticación ha reducido el tamaño de las partículas de alimento a un volumen entre 1 y 10 microlitros y de longitudes hasta 10 mm, por esta cámara solo las partículas con un volumen hasta 5 microlitros pueden pasar del retículo al siguiente compartimento, el omaso; el material que no pasa por el retículo se regurgita y se mastica de nueva cuenta (este es el proceso conocido como rumiación) (Figura 4.36).

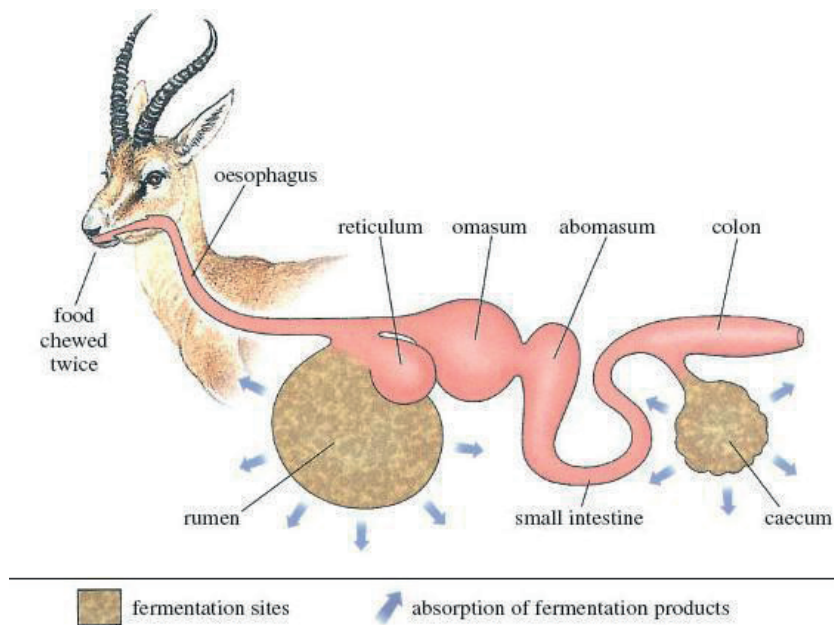


Figura 4.36. Estructura general del estómago de los mamíferos rumiantes.

En el rumen se encuentran densas poblaciones de bacterias (10^{10} a 10^{14} orgs/ml) y de protozoarios (10^5 - 10^6 orgs/ml), el pH es regulado por el animal mediante la secreción de fosfatos 100 a 140 mM y 10 - 50 mM de fosfatos desde las glándulas salivales. Por lo tanto, el hospedero aporta un abasto continuo de sustrato, controlando las condiciones para la actividad de fermentación de los microbios y aprovechando el producto de la fermentación como alimento principal (Figura 4.37).

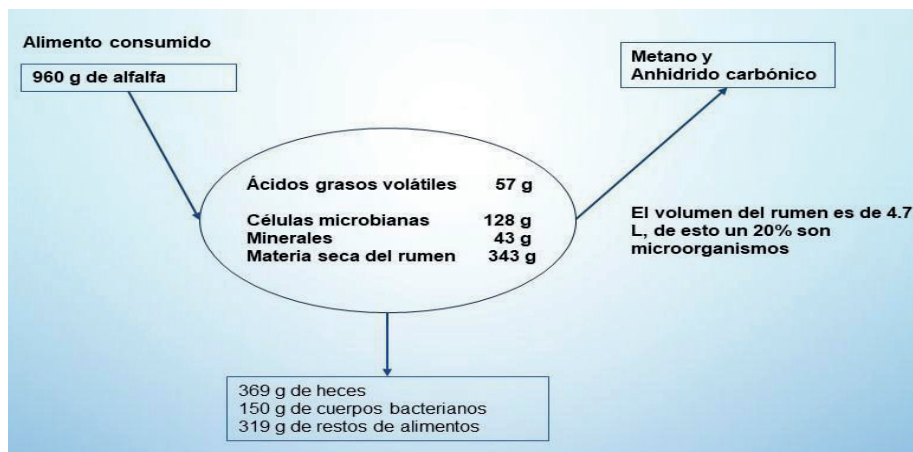


Figura 4.37. Digestión, microbiana dentro del rumen de una oveja. Los datos se obtuvieron por alimentación continua de cápsulas de alfalfa (Hungate, 1975). La fórmula empírica para los materiales usados y producidos diariamente en el sistema del rumen es: $C_{20.03}H_{36.99}O_{17.40}N_{1.34} + 5.6 H_2O + C_{12}H_{24}O_{10.1} + 0.83CH_4 + 2.76 CO_2 + 0.5 NH_3 + C_{4.44}H_{8.88}O_{2.35}N_{0.78}$ implicando: diferencia alimento/heces + agua ácidos grasos volátiles + metano + dióxido de carbono + amonio + células microbianas.

Las comunidades de bacterias del rumen están compuestas casi por completo por anaerobias obligadas, muchas de ellas mueren en presencia de oxígeno, sus requerimientos principales son carbohidratos, amonio, ácidos orgánicos como isobutírico, isovalérico y 2-metilbutírico que son aportados por otras bacterias del rumen.

La celulosa es la fibra principal que forma parte de la dieta del rumiante, pero como se sabe estos carecen de enzimas para digerir, por lo tanto, las actividades celulósicas de la microflora son de importancia crucial; *Bacteroides succinogenes* se ubica cerca de su fibra sustrato y digiere la celulosa, *Ruminococcus* digiere celulosa, celobiosa y xilosa; mientras que *Clostridium locheadii* digiere solo almidón (Figura 4.38).

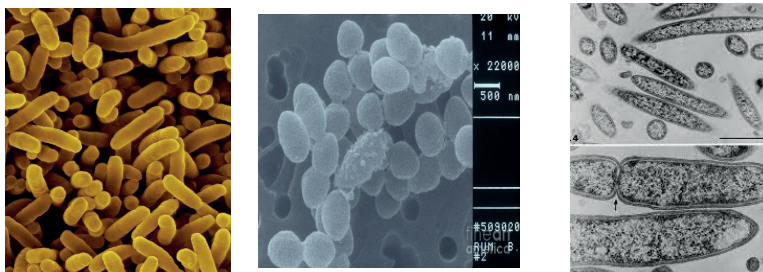


Figura 4.38. Bacterias degradadoras de celulosa en el rumen de mamíferos. De izquierda a derecha: *Bacteroides succinogenes*; centro: *Ruminococcus* sp.; derecha: *Clostridium locheadii*.

La flora del rumen también presenta especialistas como *Metanobacterium ruminantium* que solo usa Hidrógeno como fuente de energía y *Bacteroides amylophilus* que usa como sustrato almidón y sus derivados, ocupando nichos metabólicos en los ambientes del rumen.

Los protozoarios en el tracto son una mezcla compleja de formas especializadas, muchos son ciliados holotricos y entodiniomorfos, este último grupo sólo es conocido de la biota del rumen. Los protozoarios de vida libre del rumen existen en un ambiente constante en el que están sujetos a una intensa competencia con otros microbios, las características de esta comunidad en cuanto a diversidad y complejidad son comparables a las registradas en los ecosistemas tropicales donde las condiciones favorables soportan grandes productividades y diversidad de especies.

Pocos protozoarios pueden digerir celulosa (también se asocian a bacterias para hacerlo), otros participan ingiriendo bacterias, con una posible función de regulador de sus poblaciones, pues cuando los protozoarios desaparecen, los números bacterianos se incrementan; algunos entodiniomorfos son carnívoros que depredan a otros protozoarios principalmente, todas las relaciones presentes entre las poblaciones de ecosistemas terrestres o acuáticos también ocurren en la comunidades microbianas del rumen; más aún, las características de estas comunidades varían según la especie de herbívoro, incluso las variaciones en la dieta provocan cambios dramáticos en la composición de especies del rumen.

Las poblaciones microbianas del rumen se multiplican continuamente y al pasar, al intestino con los contenidos del estómago, las enzimas del rumiante se encargan del resto de los procesos digestivos del intestino donde incluso estos organismos son degradados.

En el rumen los principales productos de la digestión son ácidos grasos volátiles (acético, propiónico y butírico), amonio, dióxido de carbono y metano. Los ácidos grasos son absorbidos por el rumiante como una primera fuente de carbono. El ácido propiónico es particularmente importante ya que es el único ácido graso volátil que es convertido a carbohidratos por el rumiante y es utilizado en el metabolismo de la lactancia. Así de esta relación, el rumiante gana alimento digerido y los microorganismos ganan alimento constante y un ambiente estable.

5) Otro caso de mutualistas de tracto digestivo: Las termitas

Las termitas son insectos sociales coloniales del Orden Isoptera; los miembros más avanzados del grupo (Macrotermitinae) cultivan hongos, los grupos inferiores se alimentan de madera y de celulosa, hemicelulosas y lignina que son digeridas, en el tracto, en las regiones anterior y media donde las enzimas propias de las termitas atacan a estos sustratos, sin embargo, la mayor parte del alimento pasa a una panza (esta es una estructura que forma parte del ciego segmentado) que actúa como una cámara de fermentación.

Las termitas refecan, es decir, comen sus propias heces de tal forma que el material alimenticio pasa por lo menos dos veces por el tracto y los cuerpos microbianos producidos en la primera pasada se pueden digerir en la segunda.

El grupo principal que habita el estómago de las termitas son los protozoarios flagelados anaeróbicos como *Trichomonas termopsidis*, que representa. Es un género único que sólo se encuentra en las termitas y en la cucaracha xilófaga *Cryptocercus*, las bacterias en este caso tienen una participación pequeña en la degradación de la celulosa (Figura 4.39).

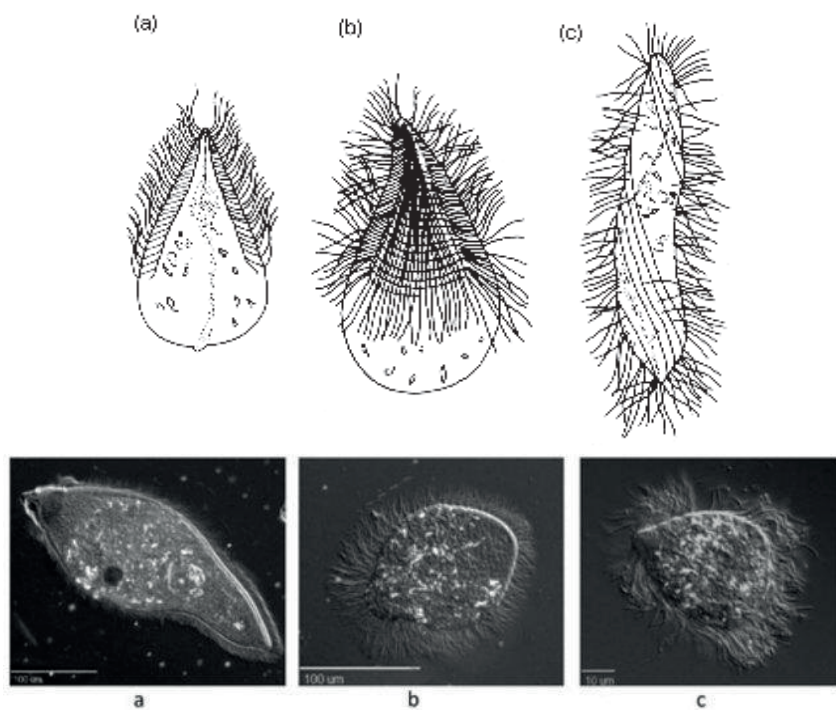


Figura 4.39. Protozoarios simbióticos del tracto intestinal de las termitas. Los dibujos (de Cupp y Kirby) se hicieron cuando se pensaba que estos protozoarios eran ciliados.

Actualmente se sabe que estos "cilios" son bacterias espiroquetas que viven en asociación mutualista con su hospedero protozoario. En la parte inferior se muestran las tres especies de protozoarios flagelados encontrados en el intestino de la termita subterránea de Formosa: a) *Pseudotrichonympha grassii*, b) *Holomastigotoides hartmanni*, y c) *Spirotrichonympha leidy* (Tomado de Husseneder et al., 2010).

Las partículas de la madera son engolfadas y la celulosa es fermentada intracelularmente, liberando Bióxido de Carbono e Hidrógeno, los productos principales de la digestión son similares a las producidos en el rumen de las vacas, a estos se añade el ácido acético como producto principal y es absorbido por el

intestino; sí los protozoarios no están presentes, las termitas no son capaces de digerir la madera, a pesar de que las bacterias no son muy numerosas ni conspicuas pueden participar mutuamente de dos formas con las termitas:

1). Las espiroquetas son miembros importantes de la flora bacteriana y junto con los bacilos tienden a concentrarse en la superficie de los flagelados, en *Mastoterma paradoxa* ocurre la sincronización del movimiento entre las espiroquetas y los flagelados, el mutualismo de estos socios implica alimento para las espiroquetas y movilidad para los flagelados, conformando un trío mutual con la termita.

2). Las bacterias del tracto digestivo de la termita son capaces de fijar nitrógeno gaseoso (Dinitrógeno), la fijación del nitrógeno ocurre en el tracto y el proceso se detiene cuando las bacterias son desalojadas del tracto de la termita con antibióticos, la tasa de nitrógeno también decayó cuando el contenido de nitrógeno en la dieta de la termita se incrementó.

6) Simbiontes mutualistas de tejidos animales o de células

Existen numerosos registros de la presencia de mutualistas simbiontes, especialmente bacterias, dentro de células de animales principalmente insectos; un ejemplo sucede con las bacterias que se presentan invariablemente en masas numerosas en los **cuerpos grasos** de las cucarachas (Figura 4.40), las bacterias son transmitidas a través de la madre, primero agregándole alrededor de los oocitos y luego entrando al citoplasma del huevo.

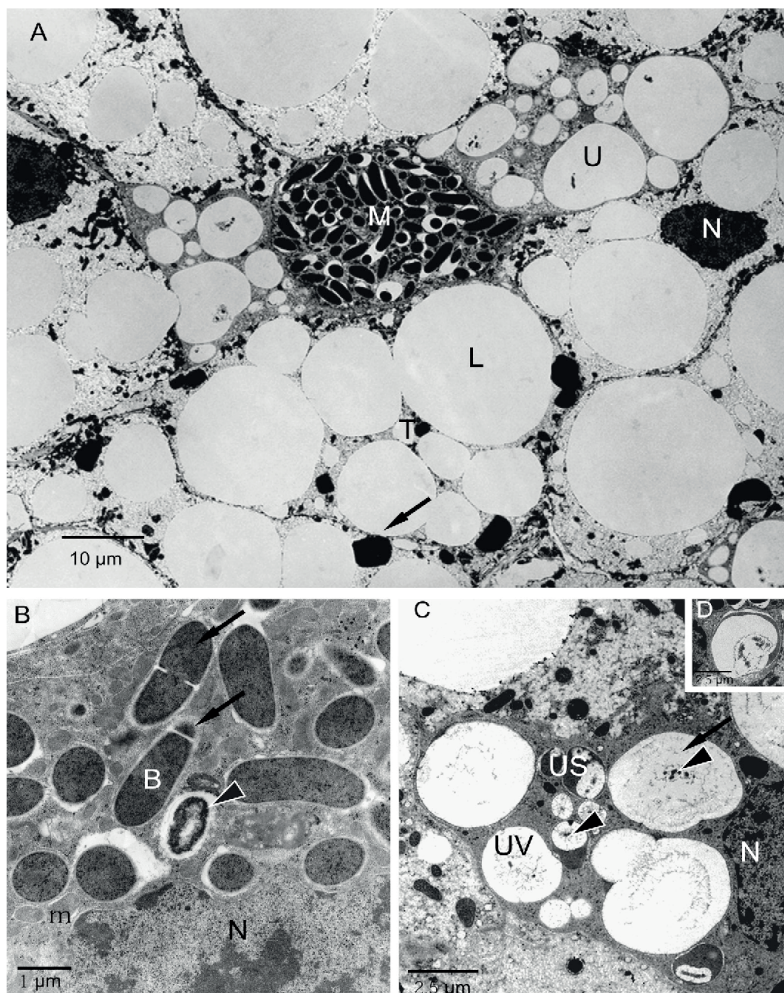


Figura 4.40. Ultraestructura de los cuerpos grasos de *Periplaneta americana*. A) Tres tipos diferentes de células, trofocitos (T), micetocitos (M) y urocitos (U), observados en los lóbulos de los cuerpos grasos. Los trofocitos tienen citoplasma granular que contiene muchas gotas con lípidos (L) y componentes protéicos (señalados por la flecha). B) Micetocitos conteniendo un endosimbionte *B. cuenoti*. Note la presencia de bacterias mitóticas (señaladas por la flecha). C. Urocito con vacuolas uradas (UV) y unidades estructurales uradas (US). Cortex fibroso (flecha) y un núcleo característico (señalado por cabezas de flecha) en las estructuras uradas. D. Estructura urada intermedia, N Núcleo. (Tomado de Park et al., 2013).

Esta simbiosis realmente hereditaria se denomina Transmisión Vertical, de la misma forma levaduras simbiotes son capaces de formar cuerpos especializados llamados micetomas en los áfidos y también son heredadas a la progenie en los huevecillos, la separación de los socios mutualistas ha demostrado que por lo menos uno de ellos sufre un decaimiento metabólico y fisiológico severo, *Rhodius prolixus* sufre una deficiencia de vitamina B y la cucaracha *Blatella germanica* disminuye su capacidad de desarrollo cuando está privada de sus simbiotes.

Los microorganismos más comunes en los insectos son bacterias o “bacteroides”, de los que se reconoce su presencia en grupos como Blattoidea, Homoptera, Heteroptera, Anoplura, Mallophaga, Coleoptera, Hymenoptera y Díptera.

También se han registrado protozoarios flagelados en cucarachas xilófagas y termitas, levaduras en homópteros et aleópteros y hongos actinomicetos como en *Rhodnius* sp.

En larvas del coleóptero *Calandra*, el micetoma es una estructura en forma en **U** con tráqueas, acomodado bajo el intestino superior, pero sin conexión. Las cucarachas xilófagas se asocian a dos grupos de simbiotes: Flagelados intestinales y bacterioides intestinales en los cuerpos grasos, como sucede con *Mastotermes darwiniensis* (Figura 4.41).

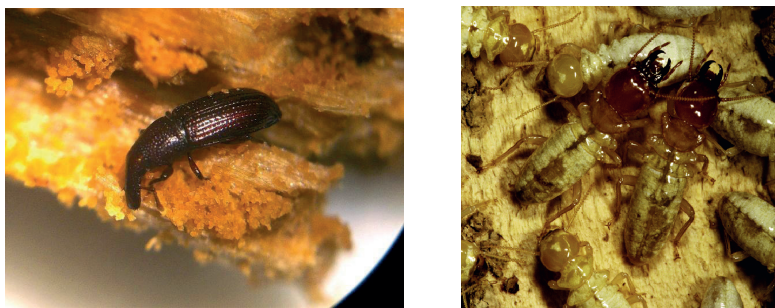


Figura 4.41. Coleóptero *Calandra* sp. (izq.); Termita *Mastotermes darwiniensis* (der).

Las configuraciones morfológicas de los micetomas han mostrado patrones de diferenciación y diversificación específica, en escarabajos de la familia Lygaeidae el micetoma ha derivado en modificaciones que van de configuraciones simples a complejas, que involucran la especialización estructural en órganos con funciones especializadas (Figura 4.42).

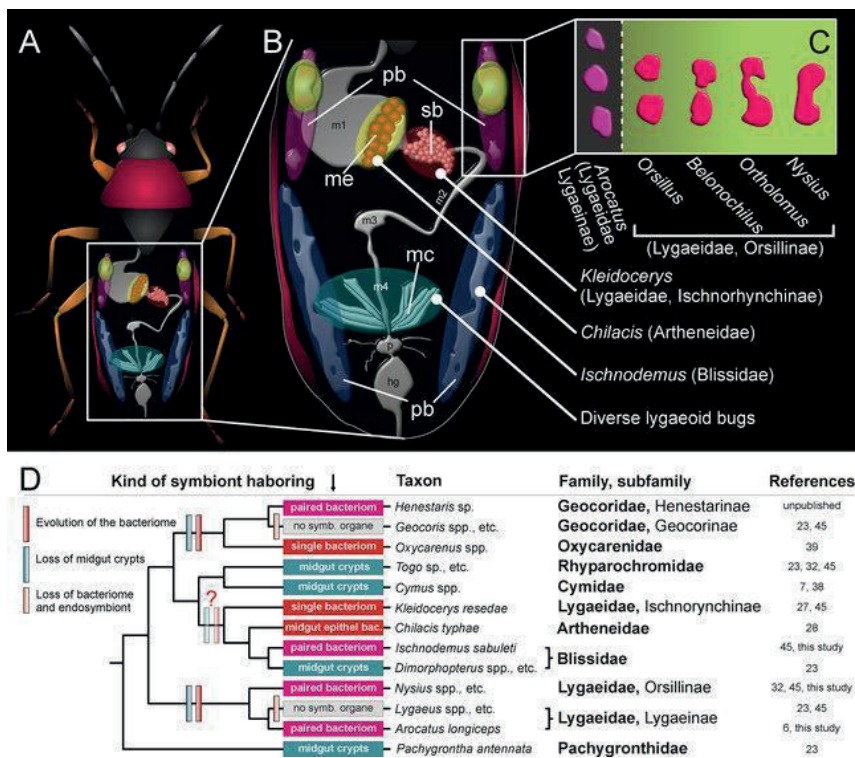


Figura 4.42. Representación esquemática de los sistemas simbióticos en escarabajos lygaeoides. (A) Plano general. (B) Imagen de los órganos internos en el abdomen. (C) Tipos de bacteriomas encontrados en las subfamilias Lygaeinae y Orsillinae. Abreviaturas: pb, bacteriomas pareados; sb, bacterioma simple; me, epitelio intestino medio; mc, criptas intestino medio; m1 a m4, secciones intestino medio; p, piloros; y hg, intestino posterior. (D) Hipótesis sobre la evolución de los sistemas simbióticos en escarabajos lygaeoides. El cladograma de los insectos está basado en la filogenia molecular (Tomado de Kuechler et al., 2012).

7) Relaciones. mutuales entre Plantas Superiores y Micorrizas Fúngicas

En muchas plantas algunas funciones de absorción de nutrientes inorgánicos por el sistema radicular no están presentes y esta actividad la realizan organismos asociados: las micorrizas, que son un grupo peculiar de hongos que al tiempo evolutivo han forjado una relación de alta dependencia fisiológica con los tejidos de las raíces para producir un abastecimiento de nutrientes al hospedero, mientras que el hongo gana una fuente de carbono orgánico, esta asociación es muy común en las plantas a excepción de familias como Cruciferae (esta familia incluye a las coles, repollos y brócoli). Se reconocen dos grandes grupos de micorrizas, las ectomicorrizas y las de tipo vesicular arbuscular (Figura 4.43), aunque también se conocen dos categorías menos numerosas de micorrizas asociadas a plantas de la familia Ericaceae y a orquídeas.

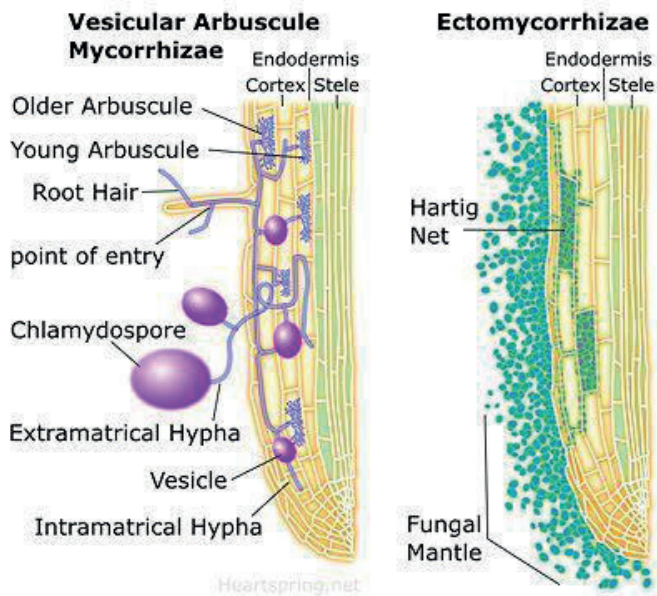


Figura 4.43. Estructura general de micorrizas arbusculares vesiculares y ectomicorrizas.

a). Ectomicorrizas o micorrizas en forma de vaina

Las ectomicorrizas están restringidas a muy pocas familias (sólo el 3% de las fanerogamas); se distribuyen en zonas templadas asociadas a árboles y arbustos, como pinos y hayas (Familia Fagaceae). Suelen ser cortas y muy ramificadas y las hifas del hongo penetran sólo en el espacio libre radicular (hasta la banda de Caspari), pero no en el interior de las células, formando una red intercelular en el apoplasto que se denomina red de Hartig (Figura 4.44).

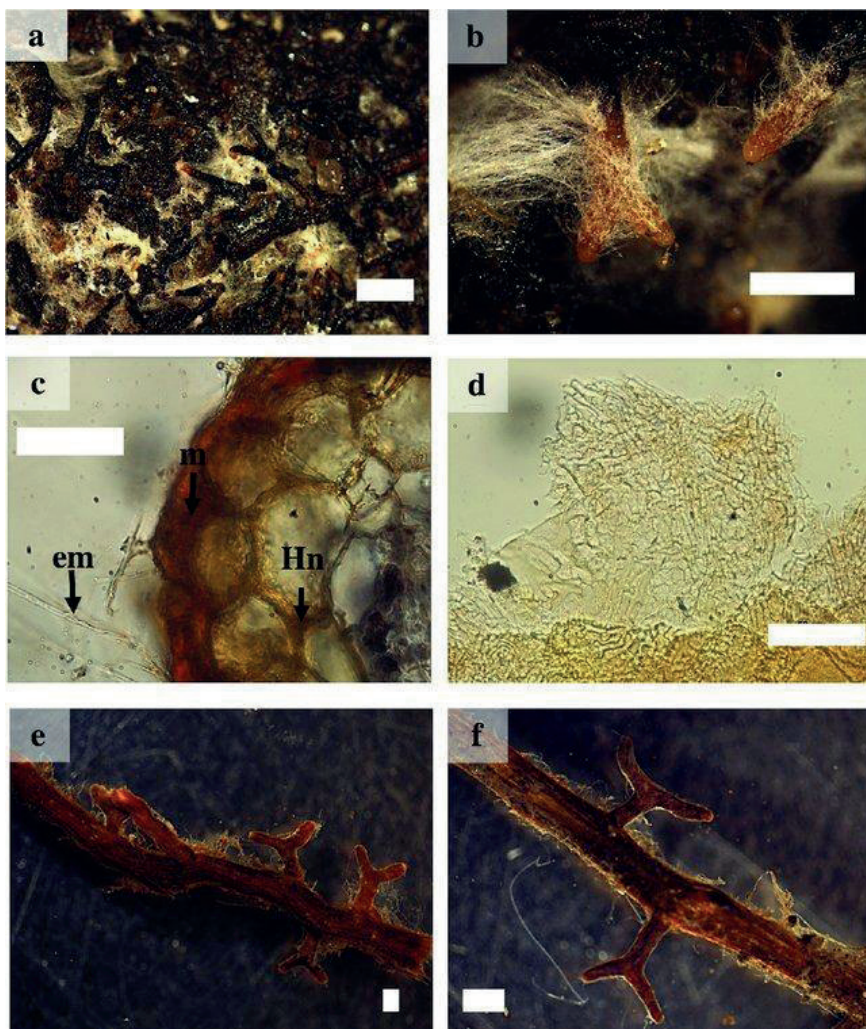


Figura 4.44. Ectomicorrizas de *Pinus pringlei* con *Hebeloma alpinum* (Ha) y *Laccaria trichodermophora* (Lt). a) y b) raíces ectomicorrícicas con Ha, con un micelio externo abundante en acercamiento; c) Sección transversal de la ectomicorriza de Ha mostrando el manto (m), red de Hartig (Hn) y micelio externo (em); d) manto plectenquimatoso de Ha. e) y f) raíces micorrícicas simples y dicotómicas de Lt en acercamiento. Barras blancas = 500 μ m en a) y b); 50 μ m en c) and d); 1 mm en e) y f). López-Gutiérrez, et al. (2018).

Las formas envolventes de las micorrizas (Ectomicorrizas) ocurren en las raíces de los árboles, en estas participan hongos basidiomicetos o ascomicetos, las raíces infectadas con estos hongos se concentran en la parte del liter del suelo, produciendo cuerpos fructíferos largos por encima del suelo, que liberan números cuantiosos de esporas que se dispersan por la acción del viento.

Estos hongos forman tejidos que prácticamente envainan la raíz e inducen en ella cambios morfogénéticos, ya que las raíces dejan de crecer apicalmente, permaneciendo en tocones y ramificado dicotómicamente, mientras que el micelio del hongo se extiende entre las células de la corteza de la raíz proporcionando un contacto célula a célula entre el hongo y el hospedero; en contraste, las raíces que penetran profundamente en capas del suelo menos ricas en materia orgánica, manteniendo su crecimiento continuo a elongado y sin infecciones de hongos.

Los hongos que forman vainas micorrícicas requieren de carbohidratos solubles como fuente de carbón, por lo que difieren de las formas de vida libre que son degradadoras de celulosa principalmente; entonces el hospedero abastece de carbón al hongo mientras que este aporta nutrientes minerales al hospedero.

b). Micorrizas Vesiculares Arbusculares

Las **endomicorrizas** se encuentran en especies de casi todas las familias de angiospermas y en la mayoría de las gimnospermas, excepto las pináceas. Son, sin duda, las más abundantes, encontrándose en todos los climas y continentes a excepción de la Antártida. Presentan tres tipos, de los cuales el más numeroso es el de las micorrizas vesículo-arbusculares.

Las micorrizas V-A (por vesiculares-arbusculares) se han reportado para un rango amplio de plantas hospederas, si bien no forman una cubierta si penetran las células de los hospederos y no producen efectos morfogénéticos, otra singularidad de este grupo es que solo pertenecen a la familia Endogonaceae con dos géneros: *Endogone* y *Glomus* que producen esporas de tamaño grande en pequeños números a diferencia de los formadores de vainas.

Las raíces son infectadas por el micelio del suelo o desde los tubos germinales que se desarrollan de las esporas grandes; el hongo crece entre las células de los hospederos formando un fino arbúsculo con vesículas que les dan nombre a estas micorrizas, las hifas se ven rodeadas de una membrana plasmática invaginada de las células corticales, al parecer una de las ventajas de estas micorrizas es que el micelio puede obtener fosfatos directamente del suelo a distancias mayores que las raíces no infectadas (de 1 a 2.7 cm).

La planta hospedera retribuye este servicio aportando fuentes de carbón para el hongo; si bien se reportan beneficios para las especies de plantas y hongos involucradas, también se han hallado evidencias que el hongo puede disminuir el crecimiento de la planta cuando hay fosfatos en el suelo, al parecer se puede suponer

que las micorrizas V-A han sido hongos parásitos de las raíces que en esta relación mutual han sido controlados y el transporte de fosfatos sería una consecuencia del acomodo del tejido fúngico entre el hospedero y el suelo, sin ningún significado coevolutivo para ellos. (Figura 4.45).

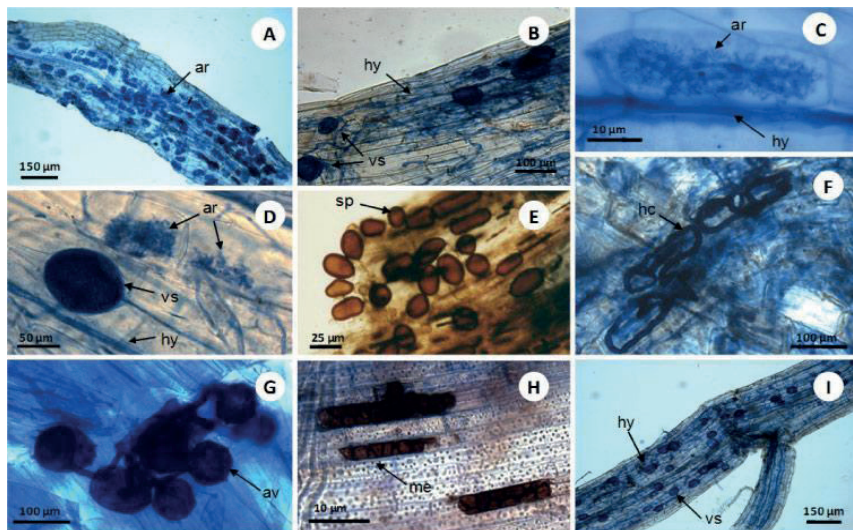


Figura 4.45. Micorriza arbuscular y hongos endofíticos septados en raíces de hierbas de Brasil. A) Arbusculo (ar) en *Amaranthus retroflexus*. B) Vesícula (vs) e hifas (hy) en *Sinapis arvensis*. C) *Leonorus sibiricus*. D) *Leonotis nepetaefolia*. E. Esporas (sp) en *Panicum máximum*. F) rizos hifales (hc) en *Sorgum arundinaceum*. G) Vesículas auxiliares (av) en *Eupatorium urticaefolium*. H) Microesclerotia (me) en *Bidens pilosa*. I) *Conuza bonaeriensis* (Tomada de Dos Santos et al., 2013).

Una tercera categoría de micorrizas especializadas con raíces ocurre con el brezal (Ericaceae) en los cuales hay evidencia de transporte de Nitrógeno del hospedero al hongo, en las orquídeas ocurren asociaciones fúngicas características que al momento actual no han sido muy clarificadas, al parecer en esta asociación los hongos participan en la germinación de las semillas aportando carbono y otros recursos; en orquídeas como *Neottia* y especies de otras familias (*Monotropa*, Ericaceae) que carecen de clorofila, están altamente infectadas con hongos micorrícicos que actúan como enlace en el transporte de materiales de las raíces de una y otra planta hospedera.

No hay evidencia que dicha relación sea mutual, ya que esta asociación también sucede con helechos y lycopodios en la fase gametofítica carente de clorofila.

Las micorrizas trascienden a estas interacciones mutuales porque se considera que aportan un servicio ecosistémico importante en nuestros días: la acumulación de bióxido de carbono (o secuestro) que otro medio para disminuir los efectos de la combustión de hidrocarburos y con esto contribuir a mitigar los efectos del calentamiento global.

Hawkins et al. (2023) calculan que 13.12 Gt de CO₂ fijado anualmente por las plantas terrestres es manejado por el micelio subterráneo de los hongos micorrícicos, lo que equivale al 36% de las emisiones anuales actuales de CO₂ procedentes de los combustibles fósiles.

Proponen que la influencia de las micorrizas en la retención de carbono en el suelo sucede por tres mecanismos principales: el recambio, la descomposición y la respiración de las micorrizas.

Recambio micorrícico: Los hongos micorrícicos tienen un ciclo de vida corto, cuando mueren, el carbono que contienen regresa al suelo.

Descomposición: Los hongos micorrícicos participan en la descomposición de la materia orgánica del suelo, lo que libera carbono a la atmósfera y retiene alguna cantidad en el suelo.

Respiración: Los hongos micorrícicos respiran como todos los organismos vivos, y este proceso libera dióxido de carbono a la atmósfera. La cantidad de dióxido de carbono liberado a través de la respiración depende de la cantidad de carbono almacenado en los hongos y de la tasa de respiración. Sin embargo, se considera que la proliferación de la biomasa de los hongos es capaz de retener una mayor concentración de CO₂ que el liberado a la atmósfera.

Así los hongos micorrícicos pueden ser trascendentes en la dinámica mundial del bióxido de carbono como gas de efecto invernadero y establece la pauta para incluir a este grupo en los modelos climáticos.

8) El Mutualismo de algas con animales

Esta relación se presenta con diferentes grupos de animales, pero es más típica en el grupo de los celenterados, los estudios más detallados de las asociaciones algas-animal se han realizado con *Hydra* y el alga *Chlorella*, la cual se presenta en densidades de 1.5×10^5 por hidroide dentro de las células gástricas del endodermo, en *Hydra* el cultivo de estas células es fácil en condiciones de laboratorio, pero sin la presencia del aposimbionte las algas no se han cultivado con éxito, esto presume que existe un proceso de reconocimiento entre los simbiosntes, pues las inoculaciones de algas al endodermo del celenterado dan buenos resultados y los individuos de vida libre son tratados como partículas de alimento, reteniendo exclusivamente a los aposimbiontes, las algas son secuestradas por las células en vacuolas individuales migrando a posiciones de la base de las células digestivas donde se multiplican también; la relación de estos socios se involucró en los procesos que armonizan el crecimiento del endosimbionte y su hospedero.

Hydra ha demostrado que capta del 50 al 60% de sus requerimientos de carbono a partir de la fotosíntesis de las algas y aún en condiciones de oscuridad mantiene una población de algas a las que alimenta por períodos hasta de seis meses, después de dos días de exposición a la luz solar, las algas recuperan sus niveles normales de actividad fotosintética.

En los ambientes marinos las algas de la familia Dinophyceae son las que se presentan en asociaciones mutuales con invertebrados, estas son algas oportunistas nutricionales capaces de fotosintetizar y de usar alimentos orgánicos, con los corales tienen una función sumamente importante, ya que las algas no solo aportan fotosintetatos sino que colateralmente precipita el Carbonato de Calcio que permite la formación de la estructura coralina.

Una situación que probablemente se encuentra entre las algas y los invertebrados se puede ubicar dentro del mutualismo, el parasitismo y la depredación; se pueden distinguir diferentes grupos de vertebrados con sistemas de asociación distintos; en algunos se ha desarrollado un sistema en el que las algas son digeridas por el invertebrado pero los cloroplastos mantienen su actividad dentro de los tejidos del animal, en este sentido la actividad fotosintética es raptada; las algas Siphonales proporcionan el uso de los cloroplastos en esta forma para moluscos gasterópodos como *Tridochia crispata*, *Elysia viridis*, *Placida dendritica* y *Plachobranthus ianthobapsus*. (Trench, 1975), los cloroplastos permanecen activos hasta por dos meses y están protegidos de la digestión hasta que pierden su actividad y son degradados. En las figuras 4.46 y 4.47 se presentan ejemplos conocidos de estas asociaciones, entre *Eutiminnus* y *Chaetoceros*, además de *Leptocylindrus* y *Solenicola*.



Figura 4.46. Fotomicrografías del consorcio *Eutimninus*-*Chaetoceros* del Océano Pacífico. a-c *Eutimninus apertus*-*Ch. tetrastichon* (a 0°, 165°W, prof. 10 m; b 33°45N, 138°E, 40 m; c 0°, 180°, 15 m). d. *Eutimninus pinguis*-*Ch. tetrastichon* (0°, 160°W, 40 m). (e) *Ch. tetrastichon* en una lorica vacía de *E. apertus* (0°, 170°E, 0 m). Las flechas indican el contorno dañado de la lorica. f, g *Ch. tetrastichon* en una lorica vacía de *E. apertus* (f 0°, 170°E, 80 m; g 5°10N, 124°05E, 30 m). h Quiste de *E. apertus* with *Ch. tetrastichon* (0°, 165°W, 70 m). i *E. apertus*-*Ch. tetrastichon* (Gómez, 2007).

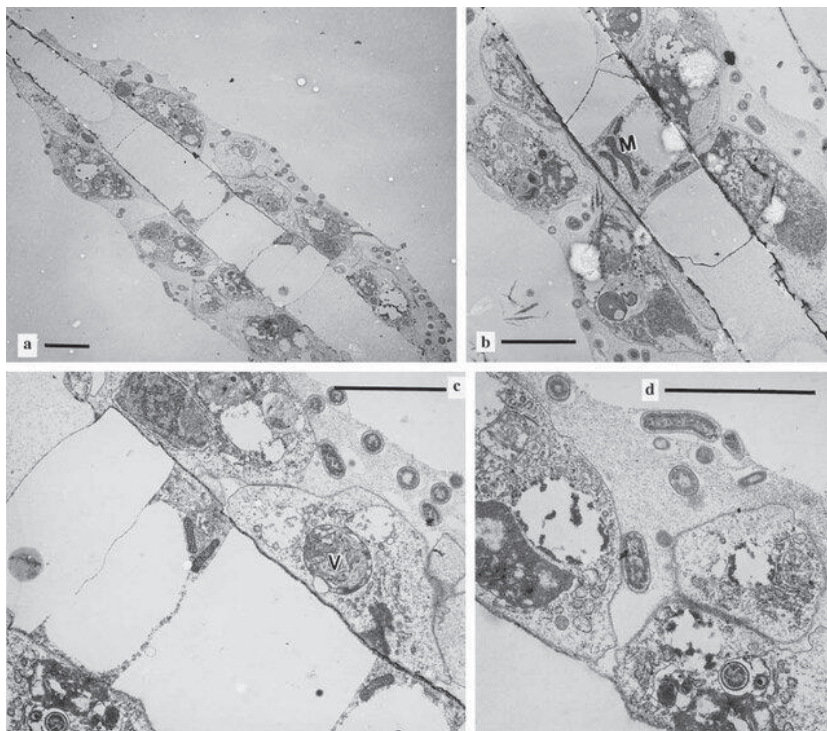


Figura 4.47. *Leptocylindrus mediterraneus* con colonias de *Solenicola setigera* y asociadas a *Synechococcus* sp.: micrografías de transmisión de electrones. a Sección tangencial a través de células de *L. mediterraneus*, *Solenicola setigera* y *Synechococcus* sp. b Sección longitudinal de *L. mediterraneus* mostrando la pared silicea de la diatomea con mitocondria encerrada (M), varias células de *Solenicola setigera*, numerosas células de *Synechococcus* sp., matriz en la que están embebidos *Solenicola setigera* y *Synechococcus* sp. c Detalle de la mitocondria dentro de la diatomeas, con presencia de vacuolas (V) dentro de *Solenicola setigera* y varios *Synechococcus* sp. embebidos en la matriz extracelular. d Dos células de *Solenicola setigera* con un *Synechococcus* sp. embebido. (Todas a escala de 5 μ m) (Tomado de Buck y Bentham, 1998).

9) El mutualismo de hongos y algas: Los Líquenes

Un número de hongos han variado sus hábitos normales de vida asociándose con algas, esta nueva *composición* de la forma fúngica "likenizada" incluyen el cuerpo filamentosos en una capa delgada de células algales cerca de la superficie, esta capa forma solo del 3 al 10% del peso total del cuerpo taloso; de las 70,000 especies de hongos que existen, las formas likenizadas son alrededor del 25% de este número, por otro lado, las algas que participan en estas asociaciones pertenecen a 25 géneros (Figura 4.48).

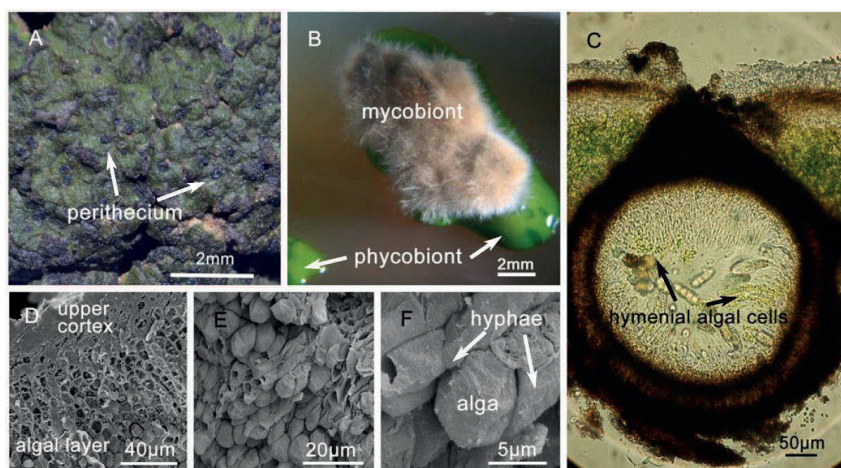


Figura 4.48. *Endocarpon pusillum*. A. El líquen *E. pusillum*. B. Micobionte y ficobionte aislados. C. Sección transversal de un peritecio con células algales en himenio dentro. D. Sección transversal de un thallus visto con microscopia electrónica de barrido. E. La capa algal. F. Una célula algal es apretada y rodeada por algunas hifas. (Tomado de Wang et al., 2014).

Uno de los beneficios de la liquenización, es que ambos socios pueden explotar diferentes hábitats, extendiendo el rango ecológico de los socios, ya que suelen ocupar sustratos duros y desnudos (superficies rocosas, troncos de árboles), en desiertos áridos, regiones árticas y alpinas y otras que los socios no pueden colonizar por separado.

Los líquenes derivan fotosintetatos de su simbionte algal, la ventaja para el alga, si la hay, no se ha establecido con claridad, ya que esta pueden sobrevivir expuestas sobre la superficie del líquen sin la protección del talo fúngico, en esta relación pudo ocurrir que el alga sea capturada por el hongo sin recompensa alguna; pero existen especies de algas como *Trebouxia* que no presentan formas de vida libre, por lo que la parte fúngica debe aportar algún elemento que es limitante para el alga.

Un rasgo remarcable del modo de vida liquenizado de los hongos es que su crecimiento está altamente modificado, cuando están aislados los mutuales crecen lentamente y compactados en colonias, pero en presencia de las algas simbiotes crecen en patrones relacionados a las cualidades específicas de los participantes alga-hongo y el estímulo principal del crecimiento es propiciado por el alga.

A pesar de su crecimiento lento, los líquenes son colonizadores de sustratos desnudos y son acumuladores eficientes de cationes minerales, los cuales pueden extraer del agua de lluvia y de procesos de exfoliación esta habilidad los hace

especialmente sensibles a la contaminación por metales pesados y fluoruros, la calidad de un ambiente puede ser juzgada de forma eficiente por la presencia o ausencia de líquenes en el medio.

El 90% de los hongos liquenizados están asociados con algas verdes, el beneficio para estas es la ganancia de formas nitrogenadas que no son capaces de fijar desde la atmósfera; el 10% restante de los líquenes contienen algas de los géneros *Nostoc*, *Scytonema*, *Stigonema*, *Dichotryx* y *Calothryx* estas si pueden fijar nitrógeno atmosférico, en contraste estos líquenes no son típicos de hábitats deficientes de nitrógeno, aunque las algas fijan nitrógeno dentro del hospedero depositándolo en cantidades sustanciales.

10) La importancia de los Mutualistas Fijadores de Nitrógeno

La incapacidad de muchas plantas y animales para fijar nitrógeno (Dinitrógeno) es uno de los grandes rompecabezas en el proceso evolutivo. El Dinitrógeno puede ser fijado exclusivamente por un pequeño grupo de procariontes como bacterias, actinomicetos y algas verdiazules; muchos de ellos han sido atrapados e incorporados como mutualistas por otras especies, este grupo de mutuales son de suma importancia desde que el nitrógeno es un elemento-limitante crucial para muchas especies en sus hábitats.

Los procariontes que participan en este tipo de simbiosis son miembros de los siguientes taxones:

1) Azotobacteriaceae, estas pueden fijar nitrógeno aeróbicamente y se encuentran comúnmente sobre la superficie de hojas y raíces (*Azotobacter*, *Azotococcus*);

2) Rhizobiaceae, fijan nitrógeno en los nódulos de raíces de leguminosas,

3) Bacillaceae como *Clostridium* sp. que se presenta en las heces de rumiantes y *Desulfotomaculum* sp. que ocurre en el rumen,

4) Enterobacteriaceae, que son bacterias típicas de la flora intestinal, pero en ocasiones se presentan en superficies de hojas y sobre nódulos de raíces,

5) Spirillaceae, como *Spirillum lipiferum* que es un aerobio obligado en las raíces de pastos, y:

6) Actinomycetes del género *Frankia*, que fija Nitrógeno asociado en nódulos de numerosas plantas no leguminosas como *Alnus* y *Myrica*.

La fijación de Nitrógeno por *Rhizobium*

Estas bacterias se encuentran dispersas en el suelo y solo se reproducen al contacto con las raíces de la planta; una colonia se desarrolla en los pelillos radicales, estos se empiezan a rizar y las células son penetradas por las bacterias, la planta responde encapsulando a las bacterias como una forma de respuesta a la infección, procediendo a formar un nódulo, mediante un sistema vascular que desarrolla el hospedero el nódulo se abastece de fotosintetatos, intercambiando por transporte compuestos nitrogenados a otras partes de la planta, incluyendo aminoácidos como la asparagina (Figura 4.49).

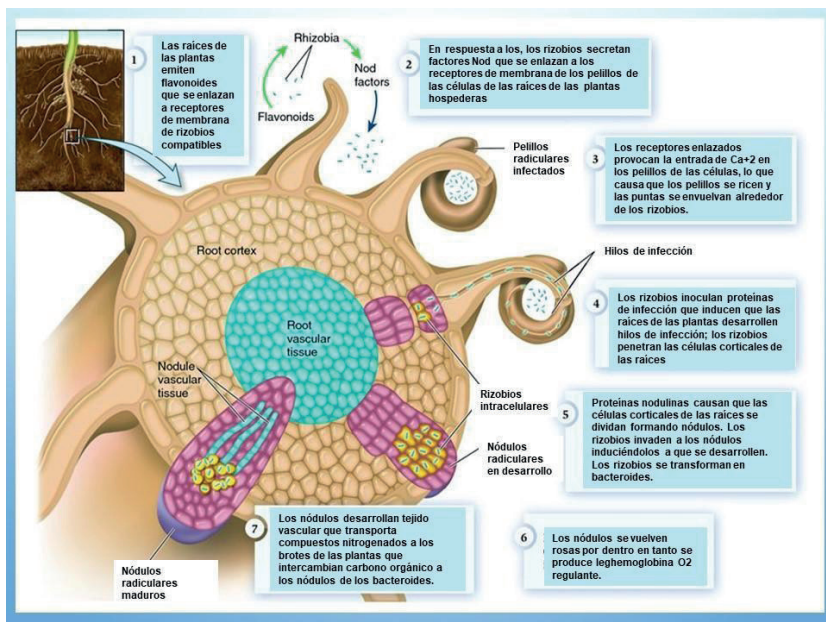


Figura 4.49. Desarrollo de la estructura de los nódulos radiculares durante el curso del desarrollo de la infección de la raíz de leguminosa por bacteroides *Rhizobium*.

La simbiosis de las leguminosas con *Rhizobium*, implica un cambio en el estatus ecológico de la leguminosa, ya que la presencia de los endosimbiontes les proporciona una habilidad importante en la captación de compuestos nitrogenados que se encuentran escasos en el hábitat, en relación a otras plantas competidoras que carecen de esta capacidad (Figura 4.50).

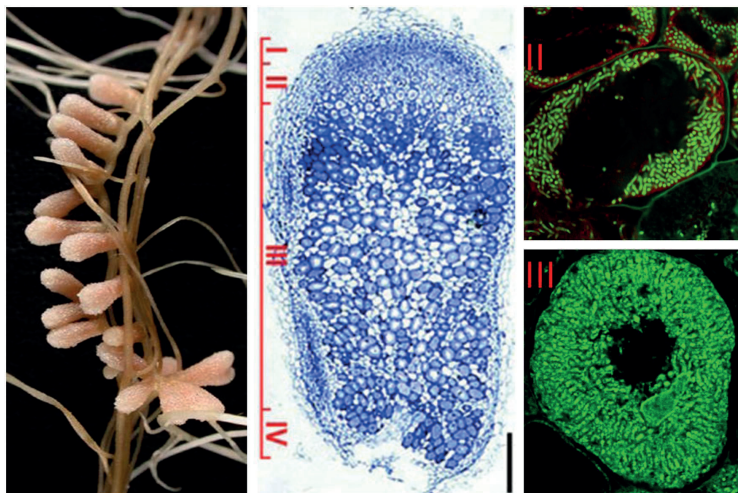


Figura 4.50. Estructura de nódulos de fijación de nitrógeno de *Sinorhizobium meliloti* en simbiosis con *Medicago truncatula*. Las diferentes zonas en los nódulos están indicadas en la sección longitudinal de un nódulo: (I) meristemo, (II) zona de infección, (III) zona de fijación de nitrógeno, (IV) zona de senescencia. Las células simbióticas en la zona II contienen los endosimbiontes diferenciados mientras en la zona III el citoplasma hospedero está completamente empacado con bacteroides fijadores de nitrógeno largos. Endosimbiontes teñidos con Syto9 tienen fluorescencia verde. (Tomado de Maróti y Kondorosi, 2014).

Mutualistas Fijadores de nitrógeno de plantas no leguminosas

En este tipo de asociación se encuentran involucrados dos tipos de organismos: algas verdiazules y un actinomiceto peculiar de estatus taxonómico confuso: *Frankia*.

La distribución de estos mutualistas con plantas superiores es muy rara y no parecen tener mucho sentido evolutivo; las algas verdiazules forman simbiosis con tres géneros de hepáticas (*Anthoceros*, *Blasia* y *Clavicularia*), con algunos musgos como *Sphagnum*, con un helecho acuático flotante *Azolla*, con varias cícadas (*Encephalartos*) y 40 especies de plantas con flor del género *Gunnera*. En las hepáticas, las algas verdiazules como *Nostoc* viven en cavidades mucilaginosas del talo y la planta reacciona a la presencia del alga desarrollando filamentos finos para aumentar el contacto, intercambiando nitrógeno por el carbón fijado de la planta.

Frankia es socio de miembros de ocho familias de plantas fanerógamas, casi todos con forma de vida arbustivo o arbórea, los nódulos son usualmente duros y leñosos, las relaciones mejor conocidas son con el aliso *Alnus*, el espinal *Hippophae*, *Myrica* y los arbustos artico-alpinos *Artoclasphylos* y *Dryas*.

Las plantas de *Caenothus* forman grandes extensiones en el chaparral de California desarrollando nódulos de *Frankia*, todos los ejemplos anteriores de asociaciones con *Frankia* se pueden interpretar como la entrada permitida de un hospedero a un hábitat deficiente de Nitrógeno como los suelos turbera de *Alnus* y *Myrica*, las dunas arenosas de *Hippophae* o los hábitats artico-alpíno de *Dryas* y *Artoclasphylos* (Pawlosky y Berman 2007).

REFERENCIAS

Anderson R. M. (1974). Population dynamics of the cestode *Caryophyllaceus laticeps* (Pallas, 1781) in the bream (*Abramis brama* L). *Journal of Animal Ecology*, 43, 305-321.

Begon, M. J., Harper, L. y Townsend, R. (1986). *Ecology: An integrated study of plants and animals*. Blackwell Sci. Pubs.

Begon, M., Mortimer, M. y Thompson, D. J. (2009). *Population ecology: A unified study of animals and plants*. Blackwell Science Ltd.

Begon, M., Townsend, C. R. y Harper, J. L. (2006). *Ecology: From individuals to ecosystems*. Blackwell.

Bourguet, D., Lambert, A. y Renaud, F. (1993). El insólito enanismo de algunos crustáceos parásitos. *Mundo Científico*, 13(136), 560-562.

Brown, J. H. y Davidson, D. W. (1977). Competition between seed eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science*, 196, 880-882.

Brune, A. (2014). Symbiotic digestion of lignocellulose in termite guts. *Natural Review of Microbiology*, 12, 168-180. <https://doi.org/10.1038/nrmicro3182>

Buck, K. y Bentham, W. (1998). A novel symbiosis between a cyanobacterium, *Synechococcus* sp., an aplastidic protist, *Solenicola setigera*, and a diatom, *Leptocylindrus mediterraneus*, in the open ocean. *Marine Biology*, 132, 349-355. 10.1007/s002270050401. https://www.researchgate.net/publication/227065597_A_novel_symbiosis_between_a_cyanobacterium_Synechococcus_sp_an_aplastidic_protist_Solenicola_setigera_and_a_diatom_Leptocylindrus_mediterraneus_in_the_open_ocean

Bush, A. O. y Holmes, J. C. (1986). Intestinal helminths of lesser scaup ducks: an interactive community. *Canadian Journal of Zoology*, 64, 142-152.

Chávez-López R., Franco-López J., Montoya-Mendoza J. Barrera-Escorcia H. (1996). Parasitismo un enfoque ecológico. *Revista de Zoología*, (8), 30-42. <https://www.revistazoologia.com/2-21/NO.%208-1996/PARASITISMO.pdf>

Connell, J. H. (1961). The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chtamallus stellatus*. *Ecology*, 42, 710-723.

Crawley, M. J. (1983). *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific Publications.

Crombie, A. C. (1947). Interspecific competition. *Journal of Animal Ecology*, 16, 44-73.

Davidson, D. W. (1978a). Species diversity and community organization in desert seed eating ants. *Ecology*, 58, 711-724.

Davidson, D. W. (1978b). Foraging ecology and community organization in desert seed eating rodents. *Ecology*, 58, 725 -737.

Dejean, A., Azémar, F., Naskrecki, P., Tindo, M., Rossi, V., Faucher, C., y Gryta, H. (2023). Mutualistic interactions between ants and fungi: A review. *Ecology and Evolution*, 13, e10386. <https://doi.org/10.1002/ece3.10386>

Diamond, J. (1975). Assembly of species communities. En Cody, M. L. y Diamond J. M. (Eds), *Ecology and evolution of communities* (pp. 342-444). Harvard Univ. Press.

Dos Santos, E., Ferreira, L., Costa, M., Silva, M., Reis, M., França, A. (2013). Occurrence of symbiotic fungi and rhizospheric phosphate solubilization in weeds. *Acta Scientiarum. Agronomy*, 35.10.4025/actasciagron.v35i1.15047.

Esch, G. W., Bush A. O. y Aho J. (1990). *Parasite communities: Patterns and processes*. Chapman and Hall.

Fenchel, T. (1975). Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae). *Oecologia*, 29, 19-32.

Fricke H. W. (1975). The role of behavior in marine symbiotic organisms. En Jennings, D. H. y Lee, D. L. (Eds), *Symposium 29 of Society for Experimental Biology* (pp. 581-594). Cambridge University Press.

Gómez, F. (2007). On the consortium of the tintinnid *Eutintinnus* and the diatom *Chaetoceros* in the Pacific Ocean. *Marine Biology*, 151, 1899-1906. 10.1007/s00227-007-0625-0.

Grace, J. B. y Wetzel, R. G. (1981). Habitat partitioning and competitive displacement in cattails (*Typha*): Experimental field studies. *American Naturalist*, 118, 463-474.

Godfray, C. (1994). *Parasitoids: Behavioral and evolutionary ecology*. 10.2307/j.ctvs32rmp.

Hamilton, W. D., Axelrod, R., Tanese, R. (1990). Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites (a review). *Proceedings of Natural Academy of Sciences USA*, 87(9), 3566-73. doi: 10.1073/pnas.87.9.3566. PMID: 2185476; PMCID: PMC53943.

Hanski, I. (1982). Dynamics of regional distributions: The core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 38, 210-221.

Hawkins, H. J., Cargill, R. I. M., Van Nuland, M. E., Hagen, S. C., Field, K. J., Sheldrake, M., Soudzilovskaia, N. A., y Kiers, E. T. (2023). Mycorrhizal mycelium as a global carbon pool. *Currents in Biology*, 33(11), R560-R573. doi: 10.1016/j.cub.2023.02.027. PMID: 37279689.

Herrera, C. y Pellmyr, O. (Eds.) (2002). *Plant-animal interactions: An evolutionary approach*. Wiley-Blackwell Science.

Holmes, J. C. (1973). Site selection by parasitic helminths: interspecific interactions, site segregation, and their importance to the development of helminth communities. *Canadian Journal of Zoology*, 51, 333-347.

Husseneder, C., Sethi A., Foil, L., Delatte, J. (2010). Testing protozoacidal activity of ligand-lytic peptides against termite gut protozoa in vitro (Protozoa culture) and in vivo (microinjection into termite hindgut). JoVE. https://www.researchgate.net/publication/49768487_Testing_Protozoacidal_Activity_of_Ligand-lytic_Peptides_Against_Termite_Gut_Protozoa_in_vitro_Protozoa_Culture_and_in_vivo_Microinjection_into_Termite_Hindgut

Hungate, R. E. (1975). The rumen microbial ecosystem. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6, 39-66.

Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium of Quantitative Ecology*, 22, 415-427.

Inouye, D. W. (1978). Resource partitioning in bumblebees: experimental studies of foraging behavior. *Ecology*, 59, 672-678.

Ishikawa, H. (1988). *Symbiosis and evolution*. Baibukan.

Karplus I., Tsurnamal, M. y Szlep M. (1972). Associative behavior of the fish *Cryptocentrus cryptocentrus* and the pistol shrimp *Alpheus djibutensis* (Alpheidae) in artificial burrows. *Marine Biology*, 15, 95-104.

Krebs, C. J. (2009). *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. Pearson Benjamin Cummings.

Kuechler, S., Renz, P., Dettner, K. y Kehl, S. (2012). Diversity of symbiotic organs and bacterial endosymbionts of Lygaeoid bugs of the Families Blissidae and Lygaeidae (Hemiptera: Heteroptera: Lygaeoidea). *Applied and Environmental Microbiology*, 78, 2648-59. 10.1128/AEM.07191-11.

Lythgoe, K. A. (2000). The coevolution of parasites with host-acquired immunity and the evolution of sex. *Evolution*, 54(4), 1142-56. doi: 10.1111/j.0014-3820.2000.tb00550.x. PMID: 11005284.

López-Gutiérrez, A., Pérez-Moreno, J., Hernández-Santiago, F., Uscanga-Mortera, E., García-Esteva, A., Cetina-Alcalá, V. M., Cardoso-Villanueva, M. R. y Xoconostle-Cázares, B. (2018). Nutrient mobilization, growth, and field survival of *Pinus pringlei* inoculated with three ectomycorrhizal mushrooms. *Botanical Sciences*, 96(2), 286-304. <https://doi.org/10.17129/botsci.1239>

Maróti, G. y Kondorosi, É. (2014). Nitrogen-fixing Rhizobium-legume symbiosis: are polyploidy and host peptide-governed symbiont differentiation general principles of endosymbiosis? *Frontiers in Microbiology*, 5. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00326>

Murdoch, W. W. (1969). Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological Monographs*, 39, 335-354.

Mutavi-Katumo, D., Liang, H., Ochola, A. C., Lv, M., Wang, Q.F. y Yang, C. F. (2022). Pollinator diversity benefits natural and agricultural ecosystems, environmental health, and human welfare, *Plant Diversity*, 44(5), 429-435. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2022.01.005>.

Odum, E. (1972). *Fundamentos de Ecología*. Editorial Interamericana.

Odum, E. P. y Barrett, G. W. (2008). *Fundamentos de Ecología*. Thompson.

Ollerton, J. (2017). Pollinator diversity: Distribution, ecological function, and conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 353-376. www.annualreviews.org 2806:105e:14:656e:d4d8:6184:4011:4abf

Park, T. (1954) Experimental studies of interspecific competition II: Temperature, humidity, and competition in two species of *Tribolium*. *Physiological Zoology*, 27, 177-238.

Park, M. S., Park, P. y Takeda, M. (2013). Roles of fat body trophocytes, mycetocytes and urocytes in the American cockroach, *Periplaneta americana* under starvation conditions: An ultrastructural study. *Arthropod Structure & Development*, 42(4), 287-295.

Paterson, A. M., Gray, R. D. y Wallis G. P. (1993). Parasite, petrels and penguins: Does louse presence reflect seabird phylogeny? *International Journal of Parasitology*, 23(4), 515-526.

Pawlowski, K. y Bergman, B. (2007). Plant symbioses with Frankia and Cyanobacteria. En H. Bothe, H., Ferguson, S. J. y Newton, W. E. (Eds), *Biology of the nitrogen cycle*, Chapter 11 (pp. 165-178). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-044452857-5.50012-6>. (<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780444528575500126>)

Pierce, N., Braby, M., Heath, A., Lohman, D., Mathew, J., Rand, D. y Travassos, M. (2002). The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). *Annual Review of Entomology*, 47, 733-71. 10.1146/annurev.ento.47.091201.145257.

Price, P. W. (1980). *Evolutionary biology of parasites*. Princeton University Press.

Price, P. W. (1990). Host populations as resources defining parasite community organization. En Esch, G. W., Bush, A. O. y Aho, J. (Eds), *Parasite communities: Patterns and processes*. Chap. 2. Chapman and Hall.

Rennie, J. (1992). Trends in parasitology. Living together. *Scientific American*, January, 104-113.

Rohde, K. (1979). A critical evaluation of intrinsic factors responsible for niche restrictions in parasites. *American Naturalist*, 114, 648-671.

Staddon, J. E. R. y Gendron, R. P. (1983). Optimal detection of cryptic prey may lead to predator switching. *The American Naturalist*, 122, 843-848.

Stadler, B. y Dixon, A. (2005). Ecology and evolution of aphid-ant interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 20, 345-72. 10.1146/annurev.ecolsys.36.091704.175531.

Theiss, K., Kephart, S. e Ivey, C. T. (2007). Pollinator effectiveness on co-occurring milkweeds (*Asclepias*; Apocynaceae, Asclepiadoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 94(2), 505-516.

Tinbergen, L. (1960). The natural control of insects in pinewoods. 1: Factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Archives Néerlandaises de Zoologie*, 13, 266-236.

Trenbath, B. R. y Harper, J. L. (1973). Neighbor effects in the genus *Avena* I. Comparisons of crop species. *Journal of Applied Ecology*, 10, 739-800.

Trench, R. K. (1975). Of "leaves that crawl." Functional chloroplasts in animal cells. En Jennings, D. H. y Lee, D. L. (Eds), *Symposium 29 of Society for Experimental Biology* (pp. 229-266). Cambridge University Press.

Val, E. del, Boege, K. (Eds.) (2012). *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*. Ediciones Científicas Universitarias.

Vance, R. R. (1972). Competition and mechanism of coexistence in three sympatric species of intertidal hermit crabs. *Ecology*, 53, 1075-1083.

Wang, Y. Y., Liu, B., Zhang, X. Y. (2014). Genome characteristics reveal the impact of lichenization on lichen-forming fungus *Endocarpon pusillum* Hedwig (Verrucariales, Ascomycota). *BMC Genomics*, 15, 34. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-34>

Ward, P.S., y Branstetter, M. G. (2017). The acacia ants revisited: convergent evolution and biogeographic context in an iconic ant/plant mutualism. *Royal Society Publishing* B284:20162569. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.2569>