

ENEMIGOS NATURALES Y BIODIVERSIDAD

LA ESPADA DE DOBLE FILO DE LAS INTERACCIONES TRÓFICAS

ALEXANDRE MESTRE Y ROBERT D. HOLT

Los enemigos naturales, es decir, las especies que causan daño a otras para alimentarse, están entre los principales impulsores de las dinámicas de biodiversidad, a la vez que representan una parte sustancial de esta. A lo largo de la historia de la Tierra, los enemigos naturales han estado implicados en lo que probablemente sea uno de los mecanismos más productivos de generación de biodiversidad: la radiación adaptativa mediada por procesos coevolutivos entre enemigos y sus víctimas. A escalas de tiempo ecológicas, los enemigos naturales son una parte fundamental de las redes tróficas y pueden contribuir al mantenimiento de la biodiversidad facilitando la estabilidad y la coexistencia en los niveles tróficos más bajos mediante mecanismos verticales de regulación (de arriba abajo). Sin embargo, en ocasiones, los enemigos naturales producen graves pérdidas de diversidad, en la mayoría de las cuales los humanos están involucrados.

Palabras clave: competencia aparente, coexistencia, oportunidad ecológica, interacciones enemigo-víctima, regulación de arriba abajo

■ LA VIDA SE ALIMENTA DE VIDA

Muchos organismos vivos de nuestro planeta sirven de alimento a otros. Pensemos, por ejemplo, en un caballo pastando plácidamente, moscas atrapadas en telarañas, nuestro gato doméstico trayendo su último trofeo aviar a nuestra habitación, las imágenes televisivas de los rápidos y elegantes movimientos de un guepardo persiguiendo a una gacela de Thomson o el impresionante salto de un tiburón blanco al cazar una foca en la superficie del mar.

Pero incluso el magnífico tiburón alimenta a otros organismos, porque no solo el grande se come al pequeño. Los parásitos son la excepción radical a esta regla de tamaño y se alimentan de huéspedes que a menudo son mucho más grandes que ellos. El castaño americano puede crecer hasta los 35 metros, pero la especie está cerca de la extinción a causa de un minúsculo hongo infeccioso. Todos estos consumidores son «enemigos naturales», especies que dañan a otras (sus víctimas) quitándoles recursos (energía y nutrientes) a la fuerza o furtivamente para su propio beneficio (me-

dido en términos de reproducción y supervivencia). El término incluye a depredadores, herbívoros, parásitos, parasitoides y patógenos, e incluso algunas plantas.

Los enemigos naturales representan una parte sustancial de la biodiversidad. ¿Qué ocurriría si una persona con poderes mágicos decidiera eliminar todos los enemigos naturales de este mundo con la intención de

hacerlo más pacífico? Probablemente este reino pacífico le resultaría muy aburrido, pero da igual lo que sienta esta persona, ¡porque su conjuro también la habría eliminado a ella! El ser humano es uno de los depredadores dominantes del planeta.

Según las estimaciones más conservadoras, solo los parásitos representan al menos una tercera parte de las especies de animales

o plantas, y cálculos algo menos cautelosos sugieren que pueden constituir hasta la mitad o más de todos los seres vivos. Porque no es descabellado pensar que cualquier especie animal o vegetal alberga su propia comunidad de parásitos. Un caso extremo es el del tinamú chico (*Crypturellus soui*), perteneciente a uno

«LOS ENEMIGOS NATURALES SON ESPECIES QUE DAÑAN A OTRAS QUITÁNDOLES RECURSOS A LA FUERZA O FURTIVAMENTE PARA SU PROPIO BENEFICIO»

de los linajes de aves más antiguos del planeta. El tinamú puede albergar más de veinte especies de piojos diferentes y en un mismo espécimen se han llegado a observar hasta nueve especies. Pero los enemigos naturales no son solo una porción considerable de la tarta de la biodiversidad, además contribuyen a elaborarla, a conservarla, a darle estabilidad y, en ocasiones, incluso se alimentan del pastel.

■ EL JUEGO DEL GATO Y EL RATÓN COMO GENERADOR DE BIODIVERSIDAD

Uno de los mecanismos evolutivos de generación de biodiversidad más fascinantes y productivos es la radiación adaptativa que provoca explosiones puntuales —a escala temporal macroevolutiva— de una variedad de formas de vida a partir de un único ancestro. Esa especie ancestral se diversifica en múltiples especies diferentes debido en parte a cómo experimenta la heterogeneidad ambiental (oportunidad ecológica; Stroud y Losos, 2016).

Los ecólogos y biólogos evolutivos han invocado el viejo pero poderoso concepto de «oportunidad ecológica» —la aparición de un nuevo recurso en el ecosistema— para explicar por qué y cuándo ocurre la radiación adaptativa. La idea ayuda a explicar las explosiones evolutivas de enemigos naturales a lo largo de la historia de la Tierra. Estas incluyen la diversificación de insectos fitófagos tras la aparición de las plantas con flor y la radiación adaptativa de los caballos en América del Norte durante el Mioceno tras la aparición de las praderas, lo que dio como resultado una familia diversa de équidos con una gran variedad de tamaños y de adaptaciones morfológicas de dentición para pastar.

Básicamente, un grupo de organismos se aprovecha de la oportunidad ecológica que supone la exposición a una nueva fuente de víctimas que otros potenciales enemigos todavía no han aprovechado y, por tanto, son los primeros en recibir la oferta de empleo para ser enemigos de las nuevas víctimas. De esta forma, la radiación adaptativa de un taxón de víctimas desencadena una respuesta diversificadora de sus enemigos, lo que produce un efecto cascada evolutivo en la red trófica (Brodersen, Post y Seehausen, 2017).

Pero este no es necesariamente un proceso unilateral. Los enemigos también afectan a la trayectoria evolutiva de sus víctimas, porque, a su vez, estas evolucionan para poder escapar de sus enemigos. La presión de encontrar un «espacio libre de enemigos» (formas de vivir que reduzcan o eli-

minen la vulnerabilidad de una especie a sus enemigos naturales) puede estimular una radiación complementaria de las víctimas, seguida por un contraataque evolutivo de sus enemigos. El modelo clásico de «escape y radiación» propuesto por Paul Ehrlich y Peter Raven en 1964, basado en mariposas y plantas, proporciona un mecanismo potencial para la codiversificación de enemigos y sus víctimas. La evolución de las plantas genera nuevos compuestos químicos disuasorios para evitar ser depredadas por las orugas de mariposas. Entonces las orugas adoptan evolutivamente nuevas formas de superar las defensas químicas de sus anfitriones. Esto se puede convertir en una carrera armamentística interminable de constante evolución solo para «mantenerse en el mismo lugar» (la clásica hipótesis de la Reina Roja). Este bucle retroalimentado entre la huida de la víctima y la persecución del enemigo provoca trayectorias coevolutivas divergentes, puntuadas por la aparición de diferentes novedades químicas y la acción de procesos de aislamiento reproductivo en las plantas. El resultado es un mosaico de nuevas asociaciones enemigo-víctima formado por nuevas especies de planta y oruga, una doble explosión de vida entrelazada que expande la biodiversidad.

■ LA ESTABILIDAD TAMBIÉN VIENE DESDE LA CIMA

Un proverbio chino dice: «Una montaña no puede contener dos tigres». Del mismo modo, el principio de exclusión competitiva afirma que «dos competidores absolutos no pueden coexistir». *Grosso modo*, significa que dos especies que viven en el mismo lugar y «hacen lo mismo» no pueden coexistir, porque una de ellas excluye a la otra al monopolizar el recurso compartido. Este principio ha dejado una honda huella en el desarrollo de la ecología y ha conducido a ideas subyacentes a gran parte de nuestro conocimiento sobre el control de la diversidad. Esto se debe a que la diversidad implica la coexistencia de múltiples especies que interactúan porque dependen de los mismos recursos, y el principio indica que compartir recursos impone límites a la diversidad.

«LOS ENEMIGOS NATURALES AFECTAN A LA TRAYECTORIA EVOLUTIVA DE SUS VÍCTIMAS, PORQUE ESTAS EVOLUCIONAN PARA PODER ESCAPAR DE ELLOS»



Avel Chuklanov/Unsplash



Muchos organismos de nuestro planeta proporcionan alimento a otros. En este sentido, los enemigos naturales representan una parte sustancial de la biodiversidad. En la imagen, una leona observa a un grupo de cebras.



Gary L. Clark

El tinamú chico (*Crypturellus soui*) puede llegar a albergar hasta veinte especies diferentes de piojos, y en un mismo espécimen de esta ave se han llegado a observar hasta nueve especies de estos parásitos.

El concepto de exclusión competitiva inspiró los mecanismos clásicos de coexistencia, basados en los recursos, ampliamente invocados para explicar la regulación de la biodiversidad. De acuerdo con esta perspectiva, la limitación de recursos controla las poblaciones y obliga a las especies a competir. La productividad primaria del ecosistema –el tamaño de la tarta– determina la cantidad de recursos disponibles para la comunidad. Entonces, los mecanismos de coexistencia que promueven el mantenimiento de la biodiversidad –cómo se divide la tarta– consisten en formas de evitar la exclusión competitiva, repartiendo los recursos mediante procesos de especialización (por ejemplo, especies de aves granívoras con distintas morfologías de pico adaptadas para explotar semillas de diferente tamaño). Esta concepción de regulación ascendente, desde abajo (es decir, desde los recursos), ha calado en la ecología. Contrasta con una visión alternativa, desde arriba (descendente), que da a los enemigos naturales todo el protagonismo en la regulación de las poblaciones y las comunidades (Terborgh, 2015).

Fue el ecólogo estadounidense Robert Paine quien, en 1966, abrió las puertas a la regulación desde arriba con un mensaje claro: la regulación de la diversidad por parte de un depredador puede ser simple, fuerte y directa. Eliminó la estrella de mar *Pisaster* de una parte de la costa rocosa de Makah Bay, en el estado de Washington (EEUU), lo que provocó una reducción significativa de la diversidad en la comunidad de presas. La eliminación de la estrella favoreció al mejillón *Mytilus californicus*, su presa preferida y un competidor dominante. El mejillón, liberado de su némesis, aumentó en abundancia, monopolizó el espacio y desplazó quitones, lapas y percebes mediante una fuerte exclusión competitiva.

Otro ejemplo clásico de regulación desde arriba es el papel clave que juegan las nutrias marinas de la costa occidental de Norteamérica en la conservación de los bosques de algas laminariales, que mantiene a los herbívoros invertebrados en niveles bajos. La eliminación de las nutrias marinas provocó la destrucción de exuberantes selvas subacuáticas de laminariales por parte de los erizos de mar, voraces herbívoros que se alimentan de estas algas y que a su vez son el plato principal en la dieta de las nutrias marinas. El caso de las nutrias marinas y los erizos encaja con el concepto de cascada trófica y de la «liberación de mesodepredadores». La eliminación de depredadores de niveles tróficos superiores libera a los enemigos naturales que están en los niveles intermedios de las redes tróficas.



Ken Slade

Las orugas de mariposa monarca (*Danaus plexippus*) obtienen y acumulan en su cuerpo los tóxicos generados por la planta asclepsia (*Asclepias* sp.), para protegerse ellas mismas de pájaros y otros depredadores, usando las armas químicas de las plantas en su propio beneficio. Este es un ejemplo de coevolución mediada por enemigos naturales con intervención de tres niveles tróficos (planta, mariposa y aves). Arriba, imagen de una oruga de monarca alimentándose de una asclepsia, tomada por Ken Slade en el Grapevine Botanical Gardens en julio de 2009.

Estos empiezan a prosperar devorando organismos de los niveles tróficos más bajos, lo que produce impactos potencialmente catastróficos en la diversidad. Se ha visto que la liberación de herbívoros por la ausencia de depredadores provoca cambios drásticos en los ecosistemas árticos, templados y tropicales, lo que demuestra la importancia de la regulación de arriba abajo.

En la década de 1970, Daniel Janzen y Joseph Connell propusieron un nuevo mecanismo regulatorio sólido desde arriba, en este caso mediado por enemigos naturales especializados (que solo atacan a una especie de víctima). Utilizaron este mecanismo para explicar la exorbitante diversidad de especies arbóreas de los bosques tropicales. Las especies de árbol que son abundantes estimulan en su entorno el desarrollo de sus propios patógenos fúngicos especialistas que se alimentan de las semillas y plántones que los árboles maduros producen a sus pies. En consecuencia, la probabilidad de que un árbol adulto muerto de una especie común sea reemplazado por otro de su misma especie es baja, lo que abre un espacio que puede ser ocupado por otras especies arbóreas locales menos comunes. Mediante este mecanismo, los enemigos naturales especializados limitan la abundancia de sus víctimas específicas, liberando recursos que pueden ser utilizados por otras especies. En otras palabras, mantienen la diversidad de especies de los niveles tróficos más bajos porque debilitan la competencia interespecífica por los recursos de sus víctimas.



En 1966, el ecólogo Robert Paine eliminó la estrella de mar *Pisaster* de una zona de la costa rocosa de Makah Bay (EEUU) y con este experimento abrió las puertas a mecanismos de coexistencia mediada por enemigos naturales. La desaparición de la estrella provocó un aumento de su presa favorita, el mejillón *Mytilus californicus*, que a su vez desplazó a quitones, lapas y percebes.

En términos más generales, la teoría trófica sugiere que los eslabones débiles pueden estabilizar las dinámicas tróficas. Las interacciones enemigo-víctima débiles son comunes, especialmente las que se basan en el parasitismo, que a menudo son subletales para los huéspedes; estas suelen fortalecerse cuando la abundancia de las víctimas aumenta, lo que mantiene a las poblaciones bajo control. La presencia de muchas de estas interacciones enemigo-víctima podría estabilizar una comunidad protegiéndola de los efectos desestabilizadores de las interacciones fuertes. Las tendencias modernas en la ecología reconocen que comprender la coexistencia de múltiples especies en comunidades requiere una perspectiva multitrófica, capaz de integrar mecanismos ascendentes y descendentes, en la que tanto la competencia por recursos como las interacciones enemigo-víctima interactúan de forma simétrica en la regulación de la diversidad de especies (Chesson, 2012).

■ EL AMIGO DE MI ENEMIGO ES MI ENEMIGO

Imaginemos un mundo distópico en el que los humanos se ven amenazados por un ejército de vampiros que atacan a la gente durante la noche y se ocultan



Ed Grimley



Cortesía de Hakai Magazine

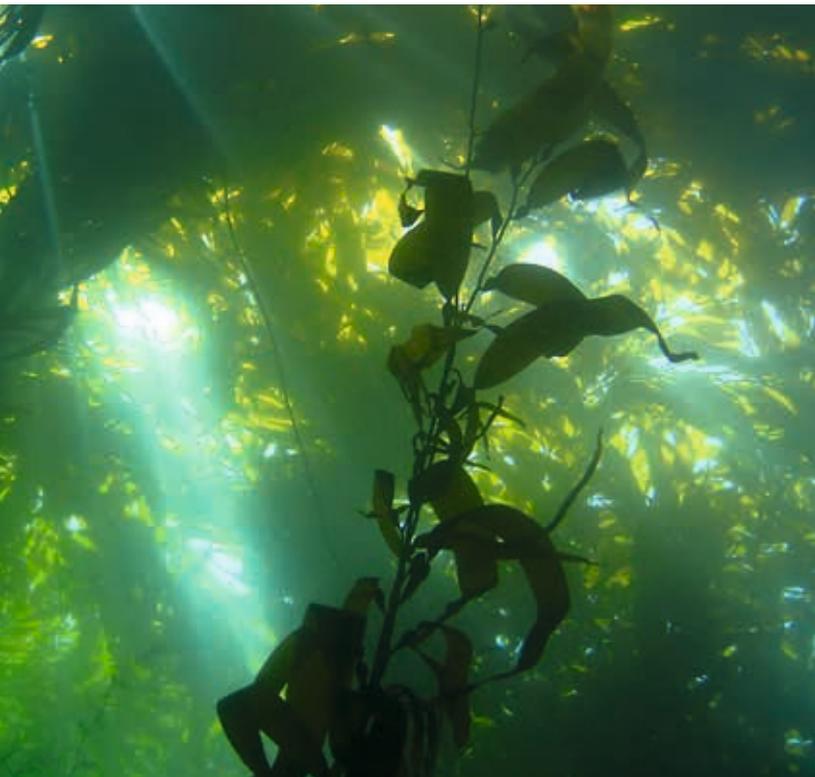
durante el día en el sistema de alcantarillado. Supongamos que los vampiros necesitan recursos alimentarios adicionales para sobrevivir durante la larga estancia diurna en la oscuridad subterránea. Pero, por suerte para ellos, han encontrado una fuente alternativa de sangre en las prósperas poblaciones de ratas de las alcantarillas. Podríamos considerar a las ratas como una especie de enemigo indirecto de los humanos, porque ayudan a los vampiros a superar las horas diurnas de limitación de alimento. La presencia de ratas en las alcantarillas durante el día aumenta los ataques de los vampiros contra las personas que descansan indefensas por la noche.

Este siniestro ejemplo ayuda a ilustrar el concepto de «competencia aparente» (Holt y Bonsall, 2017). El término fue acuñado por Robert D. Holt en 1977 para definir una interacción indirecta negativa entre especies mediada por la acción de un enemigo natural común, por ejemplo, un depredador generalista. La idea básica es que el daño producido por un enemigo natural polífago (los vampiros) a una víctima

primaria (los humanos) depende de la disponibilidad y productividad de víctimas alternativas (las ratas). Con el tiempo, la víctima primaria puede verse seriamente reducida en número, e incluso extinguirse localmente, como consecuencia de una competencia aparente. El resultado podría parecer a primera vista un caso de exclusión competitiva al uso, en el que las víctimas compiten por un recurso compartido, semejanza que da nombre al concepto. Pero en realidad puede que no compartan ningún recurso (como en nuestro ejemplo) y solo interactúen entre ellas porque son perjudicadas por el mismo enemigo y magnifican los efectos de este daño. El resultado de la competencia aparente es muy sensible al contexto, y puede abarcar tanto la exclusión de algunas especies de víctimas como su coexistencia.

El efecto de compartir un enemigo natural depende de la interacción de muchos detalles cruciales. Entre ellos: la fisiología y la historia vital de las víctimas (tasas de crecimiento intrínsecas, fenología y vulnerabilidad), los atributos comportamentales de todas las especies y las circunstancias ambientales de la interacción enemigo-víctima, todos los factores que controlan el número de enemigos y, en general, el contexto espacial, temporal y comunitario. El complejo conjunto de interacciones indirectas entre víctimas mediadas por un mismo depredador a menudo lleva a la exclusión de una de las víctimas, y la coexistencia es menos común cuando los efectos del enemigo sobre sus víctimas son fuertes, aunque también puede ocurrir. Por ejemplo, en algunas circunstancias, la abundancia de la víctima atrae al depredador y de esta manera se favorece a la víctima menos común, en un tipo de interacción indirecta positiva llamada mutualismo aparente.

En las últimas décadas se ha desarrollado un extenso corpus teórico sobre interacciones indirectas mediadas por enemigos comunes, que extiende sus profundas raíces en campos de la ecología tan diversos como la ecología de metacomunidades, la teoría



Lillian Carswell, USFWS

La foto de la izquierda muestra un bosque de algas laminariales en la Reserva Natural Estatal de Point Lobos, en Carmel-by-the-Sea (Monterey, California). En las orillas de Point Lobos habita la nutria marina (*Enhydra lutris*) que se alimenta de erizos de mar, voraces devoradores de algas que, de no ser controlados por las nutrias, acaban eliminando los bosques de laminariales y destruyendo el ecosistema que sustentan. La foto de la derecha muestra un grupo de nutrias marinas descansando.

del aprovisionamiento, la biología de las invasiones, la dinámica de las enfermedades, la gestión de los ecosistemas y el control de plagas. La competencia aparente, en particular, es un concepto ecológico fundamental que ha ayudado a formar una teoría de los mecanismos de coexistencia más sólida y, de forma más general, el estudio de las redes tróficas ha ampliado considerablemente nuestro conocimiento sobre las dinámicas y la regulación de la diversidad.

■ CUANDO EL ENEMIGO COMÚN FAVORECE LA BIODIVERSIDAD

Los modelos teóricos más simples sobre la competencia aparente predicen que cuando las tasas de ataque de un enemigo natural común son constantes y el enemigo natural es el único factor regulador que limita a cada víctima, una de las víctimas será excluida y el ganador será el que tenga más éxito en presencia del enemigo compartido. Pero los modelos más simples contienen muchos supuestos, como que el crecimiento del enemigo solo depende de la disponibilidad de la víctima; que las víctimas no compiten entre ellas por los recursos (ni participan en interacciones mutualistas); y que las redes tróficas contienen muy pocas especies que interactúen.

La realidad suele ser más compleja que los modelos abstractos, y relajar los supuestos de los modelos más simples añadiendo pinceladas de realismo abre la puerta a una rica variedad de mecanismos de coexistencia mediados por la depredación común. Ofrecemos aquí una breve muestra de circunstancias en las que las víctimas pueden coexistir a pesar de compartir un enemigo común, o incluso casos en los que la presencia del enemigo media la coexistencia impidiendo la exclusión competitiva por los recursos (véase Holt y Bonsall, 2017).

En primer lugar, la competencia aparente se origina por una respuesta funcional o numérica de un enemigo ante un aumento en la abundancia de una víctima alternativa. A su vez, esto repercute sobre la víctima primaria. Por lo tanto, si las víctimas están limitadas por diferentes recursos —es decir, no compiten entre ellas gracias al reparto de recursos— y estos recursos, a su vez, mantienen las abundancias de víctimas lo suficientemente bajas como para evitar que la población de enemigos crezca hasta niveles altos, las víctimas pueden coexistir fácilmente. De igual modo, las poblaciones de enemigos naturales pueden estar reguladas por otros factores aparte de la disponibilidad de víctimas, como la territorialidad, la disponibilidad de lugares de anidación o la interferen-



James St. John

Emergencia masiva sincronizada de la generación V de dos especies de cigarra periódica con ciclo de 17 años (*Magicicada septendecim* y *M. cassini*) en Flint Ridge State Park (Condado de Licking, Ohio), en mayo de 2016. La generación V es la que se reproduce los años 1965, 1982, 1999, 2016, 2033... Cada generación de cigarras periódicas difiere tanto en sus años de reproducción como en su distribución geográfica, de forma que, en un lugar concreto, solo emergen cigarras adultas cada 17 primaveras, una estrategia que les protege frente a enemigos naturales.



Caleb Slemmons

Oruga de la polilla de cactus (*Cactoblastis cactorum*) sobre un espécimen de opuntia (*Opuntia* sp.) en una fotografía tomada por Caleb Slemmons en Cockburn Town en San Salvador, Las Bahamas, en junio del 2004. La polilla del cacto fue introducida en el Caribe en 1956 para controlar las opuntias. En 1989 llegó accidentalmente a Florida, desde donde se extendió por Norteamérica, amenazando especies nativas poco abundantes de opuntia por competición aparente.

cia de otros enemigos (por ejemplo, los ataques de lobos a zorros). Estos factores realistas pueden debilitar las respuestas numéricas de los enemigos y evitar así la exclusión competitiva aparente de una víctima por otra.

La coexistencia a corto plazo puede darse cuando el enemigo tiene comportamientos de aprovisionamiento cambiantes, y ataca preferentemente a la víctima más abundante, lo que reduce la mortalidad de la especie menos común. De igual forma, cuando la segunda especie se hace más abundante, el enemigo puede cambiar su preferencia de nuevo y pasar a mantener a raya también a esta especie. Con esta labilidad conductual

del depredador, la especie más vulnerable en cada momento está siempre protegida por la gran abundancia de la otra, lo que da lugar a mutualismo aparente.

Los compromisos representan un papel muy importante (esencial, de hecho) en la coexistencia entre especies. Un enemigo natural puede promover la coexistencia de dos especies de víctimas que compiten por un recurso común y forzar un compromiso, de forma que el mejor competidor también es el más vulnerable al enemigo. Un ejemplo de este compromiso es el hecho de que, en el experimento de Paine, la estrella *Pisaster* se alimentaba preferentemente de la especie dominante *Mytilus californicus*. Los refugios contra los enemigos son un elemento clave en la competencia aparente, y pueden estar implicados en la coexistencia (y a veces también en la exclusión!). Por ejemplo, el compromiso mencionado entre competición y resistencia puede darse porque la víctima más vulnerable en términos competitivos tiene acceso a un refugio que no está disponible para su mejor competidor.

La coexistencia mediada por refugio también puede ocurrir cuando dos víctimas utilizan refugios distintos (sin competir por ellos) que les protegen de la exclusión cuando sus números son bajos. La teoría de la coexistencia muestra que ser diferentes en muchos sentidos puede proporcionar ventajas que permiten la coexistencia. Un depredador común puede impulsar la diferenciación evolutiva entre las víctimas. Por ejemplo, la evolución de algunas especies de aves de bosque ha producido diferencias de lugar de anidación cuando coexisten. Esto provoca que los depredadores tengan menos éxito al tener que buscar diferentes tipos de nidos al mismo tiempo, y hace que concentren sus esfuerzos solo en uno de ellos. Con esta diferenciación, las víctimas que coexisten mitigan el efecto negativo de compartir un enemigo.

El contexto espacial y temporal también importa. Los efectos de la competencia aparente pueden diferir entre hábitats y favorecer así la coexistencia a escala regional mediante segregación de hábitats de las víctimas. Dos especies de liebre habitan la isla de Terranova, en la costa oriental de Canadá. Pero utilizan hábitats muy diferentes. La liebre americana se introdujo en los bosques boreales y eliminó a la liebre ártica por competencia aparente, puesto que en este hábitat la liebre ártica es más susceptible a la depredación por zorro común. Pero las liebres árticas sobrevivieron en refugios rocosos en la tundra, donde, al mismo tiempo, la liebre americana es más vulnerable a las rapaces.

Las dinámicas temporales también son impulsoras fundamentales de competencia y mutualismo aparen-



Pitón de la India (*Python molurus*) capturada en Florida en enero de 2013. Esta serpiente de gran tamaño, de origen asiático, fue observada por primera vez en el Parque Nacional de los Everglades en 1980. En el año 2000 se reconoció como especie reproductora en Florida y actualmente su población se estima en al menos 30.000 pitones. Es un enemigo natural generalista muy voraz que está diezmando las poblaciones de mamíferos y aves de la región.

**«EL RIESGO DE EXTINCIÓN DE UNA
ESPECIE PUEDE DEPENDER DE CADENAS
COMPLEJAS DE INTERACCIONES
CON MÁS DE UN ENEMIGO NATURAL,
QUE REQUIEREN SOLUCIONES
MULTIDISCIPLINARES»**

tes, como demuestra el caso extremo de las cigarras periódicas. Un ejemplo extraordinario del fenómeno de mutualismo aparente son las siete especies de cigarra periódica del género *Magicalicada* que habitan en Estados Unidos. Tienen ciclos vitales extremadamente largos con períodos de latencia de trece o diecisiete años de duración (dependiendo de la especie), durante los cuales permanecen enterradas alimentándose de raíces subterráneas. Los adultos de las especies que coexisten localmente emergen masivamente casi en perfecta sincronía en un breve período de tiempo de unas pocas semanas en primavera, para reproducirse y cerrar el ciclo, por lo que la respuesta de alimentación de sus depredadores comunes (pájaros insectívoros) se satura. De esta forma, se benefician mutuamente de su aparición conjunta, efímera y sincronizada.

Por último, las contingencias de la comunidad pueden alterar la competencia aparente. Por ejemplo, las víctimas afectadas por enemigos polífagos que experimentan la liberación de mesodepredadores son víctimas de la competencia aparente. Por tanto, los depredadores de orden superior pueden estabilizar las redes tróficas reduciendo la competencia aparente sufrida por niveles tróficos bajos, debido a que ejercen control sobre la respuesta numérica de los mesodepredadores de niveles intermedios.

■ ENEMIGOS DE LA BIODIVERSIDAD: EL OTRO FILO DE LA ESPADA

En los epígrafes anteriores, hemos mostrado cómo los enemigos naturales generan o mantienen la diversidad tanto a escala evolutiva como a escala ecológica. Pero, como hemos dicho, también pueden alimentarse de la tarta. La historia no acaba ni mucho menos con la generalización del concepto de Paine de que los enemigos naturales comunes normalmente ayudan a mantener la biodiversidad promoviendo la coexistencia de sus víctimas. Esto puede ocurrir, por supuesto, pero no está nada claro que sea la norma general. La ecología básica de las interacciones enemigo-víctima demuestra que la exclusión de víctimas mediada por los depredadores generalistas es un desenlace habitual de la competencia aparente. Por tanto, los enemigos naturales a menudo pueden reducir la diversidad, especialmente en dinámicas transitorias asociadas con alteraciones del ecosistema o con invasiones, en las que los humanos ejercen un papel importante. Un estudio reciente revela

«LA CAZA HUMANA TIENE LOS MISMOS EFECTOS QUE UN DEPREDADOR GENERALISTA POTENCIADO PERMANENTEMENTE POR PRESAS COMUNES»

el daño provocado por mamíferos depredadores invasores (felinos, roedores, cánidos y cerdos), implicados en el 58% de las extinciones modernas de aves, mamíferos y reptiles, y que también son una amenaza para otras 596 especies que en la actualidad se encuentran en peligro de extinción (sobre todo especies insulares; Doherty, Glen, Nimmo, Ritchie y Dickman, 2016).

El aporte alimentario al enemigo generalista es un potencial impulsor de la competencia aparente. El alimento adicional representa el papel de la sangre de rata de nuestra historia de vampiros. Cuando alimentas a los gatos salvajes en un parque público, ¿sé consciente de que podrías estar dañando a las comunidades locales de pequeños mamíferos, aves y reptiles! El control biológico mediante el uso de enemigos naturales para erradicar especies invasoras conlleva en ocasiones efectos inesperados e indeseados en la biota nativa, debido a la competencia aparente. Después de una historia de éxito de control biológico en Australia, la polilla de cactus argentina *Cactoblastis cactorum* se introdujo también



Julian Mason

Los cazadores furtivos han causado la extinción del rinoceronte negro (*Diceros bicornis*) en Zambia, a pesar de que su principal objetivo eran los elefantes. Es un ejemplo del impacto que tiene la explotación oportunista sobre la biodiversidad. En la imagen, un rinoceronte negro con su cría en una sabana de la Reserva Nacional Masai Mara, en Kenia. La fotografía fue tomada por Julian Mason en agosto de 2008.



en el Caribe, con la intención de controlar el cactus invasor *Opuntia stricta*. La polilla de cactus se extendió accidentalmente a los Cayos de Florida (EEUU) en 1989, donde, con la ayuda de *O. stricta*, llevó al cactus endémico *O. spinosissima* casi hasta la extinción, y se convirtió en una grave amenaza para la diversidad de los cactus *Opuntia* en Norteamérica.

El riesgo de extinción puede depender de cadenas complejas de interacciones con más de un enemigo natural, que requieren soluciones multidisciplinarias. Una singular interacción entre enfermedades de cánidos y VIH humano está amenazando tanto al lobo etíope como al perro salvaje africano. Estas carismáticas especies se ven amenazadas por la rabia y el moquillo, contagiadas por los perros salvajes, que actúan como reservorios de estos virulentos patógenos. La mortalidad por VIH ha tenido efectos devastadores en las poblaciones humanas de África, desintegrando unidades familiares y provocando el abandono de los perros domésticos, lo que a su vez aumenta los reservorios salvajes que sustentan a

las enfermedades caninas, una trágica cadena que une un virus humano con los carnívoros salvajes.

De manera ocasional, los enemigos naturales introducidos producen efectos realmente devastadores sobre la biodiversidad. La serpiente marrón de árbol (*Boiga regularis*), introducida en Guam, que ha diezmado la mayoría de vertebrados nativos de la isla, es uno de ellos. La pitón de la India (*Python molurus*), una serpiente asiática de hasta siete metros de longitud, se estableció en el Parque Nacional de los Everglades en Florida en el año 2000 y ha causado drásticos descensos (>85%) en el número de mamíferos comunes como mapaches, zarigüeyas y linceos. El síndrome de la nariz blanca es una nueva enfermedad que afecta a los murciélagos en hibernación. Apareció en Nueva York en el invierno de 2006-2007, y ha matado ya a más de cinco millones de murciélagos en Norteamérica oriental, afectando a múltiples especies. Todos estos ejemplos son protagonizados por enemigos generalistas. Pero, sin duda, un hipotético «Premio al Devorador de la Diversidad» para el enemigo generalista que ha estado implicado en el mayor número de extinciones lo ganarían los humanos.

La caza humana tiene los mismos efectos que un depredador generalista potenciado permanentemente por presas comunes. Nuestra especie es omnívora y no se alimenta únicamente de animales, sino también de plantas ricas en calorías. Probablemente las extinciones masivas de los grandes mamíferos norteamerica-

nos durante el Cuaternario, como consecuencia de la caza humana, son un ejemplo de competencia aparente. Hoy en día se llega a sobreexplotar a especies en peligro de extinción mediante caza no selectiva hasta que se las elimina por completo, debido a que especies alternativas comunes hacen posible mantener la viabilidad económica de la captura oportunista de especies cada vez más escasas que, de lo contrario, estarían protegidas por su propia rareza. Como indican Branch, Lobo y Purcell (2013), la explotación oportunista es «un camino ignorado hacia la extinción». El «Premio DD» no debería enorgullecernos, y el conocimiento que hemos adquirido sobre los efectos de las interacciones indirectas como la competencia aparente puede —esperamos— ayudarnos a mitigar el impacto que nuestro papel como enemigo generalista tiene en la biodiversidad de nuestro planeta. ☺

REFERENCIAS

- Branch, T. A., Lobo, A. S., & Purcell, S. W. (2013). Opportunistic exploitation: An overlooked pathway to extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 409–413. doi: [10.1016/j.tree.2013.03.003](https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.03.003)
- Brodersen, J., Post, D. M., & Seehausen, D. (2018). Upward adaptive radiation cascades: Predator diversification induced by prey diversification. *Trends in Ecology & Evolution*, 33, 59–70. doi: [10.1016/j.tree.2017.09.016](https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.09.016)
- Chesson, P. (2012). Species competition and predation. En: R. Lemans (Ed.), *Ecological systems* (pp. 223–256). Nueva York: Springer. doi: [10.1007/978-1-4614-5755-8](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-5755-8)
- Doherty, T. S., Glen, A. S., Nimmo, D. G., Ritchie, E. G., & Dickman, C. R. (2016). Invasive predators and global biodiversity loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 11261–11265. doi: [10.1073/pnas.1602480113](https://doi.org/10.1073/pnas.1602480113)
- Holt, R. D., & Bonsall, M. B. (2017). Apparent competition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 447–71. doi: [10.1146/annurev-ecolsys-110316-022628](https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022628)
- Stroud, J. T., & Losos, J. B. (2016). Ecological opportunity and adaptive radiation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47, 507–32. doi: [10.1146/annurev-ecolsys-121415-032254](https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-121415-032254)
- Terborgh, J. T. (2015). Toward a trophic theory of species diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, 11415–11422. doi: [10.1073/pnas.1501070112](https://doi.org/10.1073/pnas.1501070112)

Alexandre Mestre. Es investigador del Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva de la Universitat de València (España) y del Departamento de Biología de la Concordia University de Montreal (Canadá). Su investigación se centra en la ecología y la evolución de especies simbiotas. Durante su posgrado y doctorado en la Universitat de València, investigó la segregación espacial como mecanismo de coexistencia en los ácaros de las plumas y los patrones poblacionales de asociaciones simbiote-huésped coinvasoras. En la actualidad se ocupa de la aplicación de la teoría de metapoblaciones y metacomunidades para entender las dinámicas eco-evolutivas de los simbiotas y, en términos generales, de especies que viven en hábitats discretos y efímeros. ✉ alexandre.mestre@uv.es

Robert D. Holt. Catedrático de Ecología de la Universidad de Florida (EEUU). La base de su investigación personal se centra en una amplia variedad de cuestiones teóricas y conceptuales relativas a niveles de organización ecológica de poblaciones y comunidades, así como en la conexión entre ecología y biología evolutiva. Aparte de la investigación básica, también está interesado en acercar la teoría ecológica moderna a problemas aplicados, en especial a la biología de la conservación. También ha realizado experimentos de fragmentación de hábitats a gran escala. Entre sus estudiantes se incluyen tanto teóricos de la ecología como ecólogos empíricos y experimentales. Históricamente ha colaborado con muchos académicos de una gran variedad de instituciones, dentro y fuera de los Estados Unidos.