

INTERACCIONES COMPLEJAS

Laura **Cavallero**, Valeria **Ojeda**, Enrique **Chaneton**, Alejandro **Farji-Brener**, Laura **Chazarreta**, Vanina **Chalcoff**, Thomas **Kitzberger**, Natalia **Lescano**, Lucas **Garibaldi**, Noemí **Mazia**, Fernando **Gaccia**, Carla **Pozzi**, Ana **Trejo** y Soledad **Díaz**

Los ecosistemas naturales son complejos y dinámicos. Esa complejidad se ve reflejada en redes de interacciones formadas por las innumerables relaciones que se establecen entre las especies y entre éstas y el entorno físico que habitan. Estas redes contienen especies y recursos considerados ‘clave’ debido a su influencia desproporcionada sobre el resto del sistema. Conocer las interacciones entre los componentes clave y otros organismos es necesario para conservar la biodiversidad y poder predecir el comportamiento de los ecosistemas frente a los cambios ambientales y la acción del hombre.

Los ambientes andino-patagónicos albergan una gran variedad de interacciones entre especies. En los capítulos anteriores hemos visto interacciones entre plantas con efectos positivos (facilitación) y negativos (parasitismo, competencia), así como también interacciones entre plantas y animales con connotaciones tanto negativas (herbivoría) como positivas (polinización y dispersión de semillas). En esas interacciones se estudia la relación entre pares de especies sin embargo, otras especies pueden afectar esas mismas interacciones e integrar así sistemas de interacciones.

Como para ilustrar estas interacciones complejas supongamos que hay dos especies (E_1 y E_2) que se relacionan entre sí de alguna manera (depredación, competencia, polinización, etc.). En el ecosistema puede existir otra especie (E_3) que interactúe directamente con E_2 e indirectamente con E_1 a través de la interacción entre E_1 y E_2 (Figura 1).

Un ejemplo de este tipo de interacción son los carnívoros (E_3) que al alimentarse de herbívoros (E_2) afectan de manera positiva e indirecta a las plantas (E_1) de las cuales se alimentan los herbívoros. A este tipo de interacción la llamamos *interacción indirecta*.

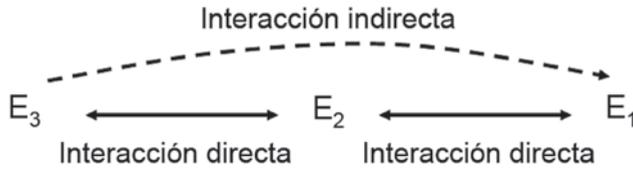


Figura 1: Modelo de interacciones directas e indirectas entre tres especies.

ta. Este tipo de interacciones tampoco están aisladas y sus integrantes también pueden interactuar simultáneamente con otras especies dando lugar a complejas redes de interacciones.

De este modo, las comunidades están organizadas en *redes de interacciones* establecidas entre organismos con distintas funciones. En consecuencia, si alguno de sus componentes se pierde, o se modifica, se alteran las funciones que cumplen esas mismas redes. Es decir, la alteración estructural de una red puede producir cambios funcionales en la misma. De este modo, cualquier variación en los componentes de un sistema complejo puede modificar, generalmente de forma imprevisible, sus interrelaciones y por lo tanto el funcionamiento de todo el ecosistema y, desde una perspectiva humana, los bienes y servicios que la naturaleza brinda.

Los sistemas naturales son complejos y para estudiar cómo funcionan muchas veces el camino más práctico y ordenado es la simplificación y el análisis parcializado. Históricamente la ecología como ciencia ha desarrollado abordajes parcializados pero, dado que el funcionamiento conjunto de los seres vivos que coexisten en el espacio y en el tiempo es mucho más que la suma de sus partes, también se han desarrollado conceptos que tienen en cuenta esa complejidad. Dos conceptos que contemplan la complejidad de los sistemas naturales son las *especies y recursos clave* y las *interacciones tróficas*.

Hoy sabemos que no todas las especies contribuyen por igual a la funcionalidad del ecosistema, sino que existen especies que tienen una importancia funcional desproporcionada respecto a su abundancia.

Dichas especies se denominan *clave*, porque sus funciones no pueden ser realizadas por otras y por ende, su desaparición puede tener consecuencias graves para otras especies, interacciones o procesos. También pueden resultar clave ciertos recursos del ambiente que sean escasos pero indispensables para la supervivencia de una o varias especies.

Por otro lado, cuando diferentes organismos se relacionan entre sí por medio del consumo de unos a otros se trata de *interacciones tróficas* o *alimentarias*. Una versión simple de este tipo de interacción es cuando una especie constituye el recurso alimentario de otra, por ejemplo cachañas (*Enicognathus ferrugineus*) que se alimentan del pehuén (*Araucaria araucana*) (Capítulo 4), o cuando dos o más especies constituyen el recurso alimentario de un depredador generalista, como en el caso de distintas semillas de distintas especies arbóreas que interactúan directamente con su depredador e indirectamente entre ellas. Sin embargo, en la naturaleza, normalmente se observan cadenas de consumo entre especies (*cadena tróficas*) donde los integrantes de la cadena pueden también interactuar entre sí y con otras especies a través de otro tipo de interacción, como ser competencia o dispersión, integrando así redes de interacciones más complejas.

ESPECIES Y RECURSOS CLAVE

Hay especies y recursos que influyen en el ecosistema de forma significativa en relación con su abundancia o biomasa. Las

especies clave son aquellas que están funcionalmente ligadas a un conjunto de especies y juegan un rol crítico en la estructura y/o el funcionamiento del ecosistema, de modo que si desaparecen, o si irrumpen en un ecosistema en donde no son nativas, tornan vulnerables a la extinción a otras especies de la comunidad. Entre las especies clave hay depredadores, mutualistas y grandes modificadores del ecosistema, llamados “ingenieros”. Los *recursos clave* son elementos del ecosistema indispensables para una o varias especies pero que se encuentran en baja disponibilidad frente a la alta demanda de utilización que tienen, por ejemplo sustratos de nidificación para ciertas aves, madrigueras para mamíferos, cavidades arbóreas, etc. También pueden resultar *clave* recursos cuya distribución sea muy puntual o restringida en el paisaje, como los abrevaderos para la fauna.

Estas especies y recursos clave son particularmente importantes en las decisiones de manejo de áreas naturales, un asunto por demás debatido en ecología. Existen básicamente dos aproximaciones que guían este tipo de decisiones: el *manejo ecosistémico* y el *enfoque centrado en especies*. El *manejo ecosistémico* pone en segundo plano a las especies o recursos y se centra en la conservación de los procesos ecológicos, como polinización, fijación de carbono y nitrógeno, entre otros, que regulan y sustentan el funcionamiento de un ecosistema. En cambio, cuando se fija la atención en especies de interés particular (*especies focales*) que se consideran importantes para la conservación del ecosistema, se desarrollan estrategias de conservación específicas. Entre las especies focales, están las que son particularmente vulnerables a la extinción, las indicadoras de ciertos estados del ecosistema, las representantes carismáticas de un ecosistema en particular (*especies bandera*) y las responsables de cambios físicos o procesos significativos en el ecosistema (*especies clave*), entre otras.

El concepto de especie clave resulta particularmente valioso porque unifica el en-

foque ecosistémico y el enfoque centrado en especies. La condición de especie clave puede, incluso, estar acompañada de otros perfiles (vulnerable, bandera, etc.) pero, a diferencia de las otras categorías de especie focal, las especies clave establecen interacciones que son relevantes para la supervivencia de muchas otras especies. A continuación desarrollaremos ejemplos de especies y recursos clave de la región andino-patagónica.

EL PICAFLOR RUBÍ, UN POLINIZADOR CLAVE

El bosque templado de Sudamérica austral es uno de los biomas templados que exhibe una de las frecuencias más altas de polinización realizada por animales (*biótica*), la relación mutualista más común en los ecosistemas terrestres (Capítulo 5). En estos bosques, las flores de alrededor del 85% de los géneros de plantas leñosas son visitadas, y presumiblemente polinizadas, por animales y cerca del 20% de estos géneros son visitados por la única especie de colibrí residente en estos bosques, el picaflor rubí (*Sephanooides sephanioides*), conocido como pigüda o piñuda en lengua mapuche. Esta fuerte incidencia de mutualismos de polinización es semejante a la encontrada para ecosistemas tropicales pero, a diferencia de lo que ocurre en éstos, las plantas del bosque templado austral interactúan con un número relativamente bajo de animales, otorgándoles a estos polinizadores un gran valor ecológico. Como ejemplo, la relación entre el número de especies de aves polinizadoras y el número de plantas polinizadas por éstas se encuentra entre las más bajas del mundo: un ave cada 10 especies de plantas en el Parque Nacional Nahuel Huapi y sus alrededores, un ave cada 14 plantas en la isla de Chiloé en Chile. En contraste con estos valores se pueden encontrar tres aves cada 13 plantas en bosques secos de Puerto Rico, seis aves cada 23 plantas en bosques

tropicales deciduos de Jalisco en México, cuatro aves cada nueve plantas en el chaparral y en bosques de coníferas de Arizona en Estados Unidos, 16 aves cada 13 plantas en selvas tropicales de Trinidad y Tobago, 14 aves cada 10 plantas en selvas secundarias de Costa Rica y nueve aves cada cinco plantas en las selvas tropicales de la isla de Trinidad.

En nuestro bosque templado hay aproximadamente 24 especies de plantas con flores polinizadas por aves, de las cuales cerca del 42% son especies exclusivas de este tipo de bosque. Estas especies, denominadas *or-*

nitófilas, presentan características comunes tales como flores de color rojo o anaranjado y de forma tubular, así como la producción de abundante **néctar** de baja concentración que sirve como atractivo para las aves que visitan las flores en busca de este preciado alimento (Capítulo 5). Los picaflores, incluido el picaflor rubí, prefieren los néctares con grandes cantidades de sacarosa, una de las tres azúcares que componen el néctar.

Aunque existen otras especies de aves que ocasionalmente pueden alimentarse del néctar floral y así transportar el polen de una flor a otra polinizándolas, el picaflor rubí

Recuadro 1. Bebederos en la ciudad

Vanina **Chalcoff**

La colocación de bebederos para la alimentación artificial de picaflores es una práctica cada vez más común en Bariloche, y puede tener efectos no sólo sobre la dinámica de las poblaciones del picaflor rubí sino también sobre la reproducción de las plantas que éste poliniza, especialmente el quintral ya que esta especie florece durante los duros meses invernales cuando el picaflor rubí explota intensivamente los bebederos artificiales. Por este motivo, un grupo de biólogos locales estudia el efecto que puede tener esta práctica, a largo plazo, en las poblaciones naturales de estas pequeñas aves. Se trata de un trabajo articulado entre profesionales del Club de Observadores de Aves Bariloche (COA), del Parque Nacional Nahuel Huapi, de la Universidad del Comahue, del CONICET y de la Sociedad Naturalista Andino Patagónica (SNAP), junto a colaboradores voluntarios y amantes de las aves. Para este estudio se utilizan los datos recolectados por voluntarios en toda la ciudad de Bariloche a través de censos, en los cuales se registran el número de picaflores machos y/o hembras que visitan el bebedero durante 10 minutos. Estos censos se realizan en simultáneo una vez por mes, en un día y horario establecido previamente.

Los resultados muestran que los bebederos son más frecuentados por picaflores machos (de corona roja) que por hembras y que al llegar la primavera ambos sexos dejan de usar los bebederos, probablemente debido a una mayor y más variada oferta alimenticia de plantas nativas en el bosque. Por lo tanto, el uso de bebederos artificiales durante los meses invernales parece complementar la escasa dieta natural del picaflor lo que le conferiría a esta especie una mayor probabilidad de sobrevivir al invierno y reproducirse. Además, la ausencia de uso de los bebederos a partir de la primavera muestra que los picaflores vuelven al bosque donde cumplen su rol como polinizadores de la flora nativa. Sin embargo, aún falta analizar el efecto de los bebederos sobre la reproducción del quintral el cual “comparte” en tiempo y espacio a su único polinizador con los bebederos.

Bebedero artificial para picaflores. Foto: R. Vidal-Russel.



es el único que las visita regularmente y poliniza a todas (Capítulo 5). Este picaflor, representante más austral de su familia en Sudamérica, puede encontrarse a lo largo de todo el bosque andino-patagónico. Durante el invierno, se desplaza hacia latitudes y altitudes más favorables, especialmente hacia hábitats donde crece el quintral (*Tristerix corymbosus*). Esta planta **hemiparásita** es la única especie del bosque templado austral que florece en el invierno, constituyendo así el único recurso alimentario para el picaflor rubí durante este período crítico del ciclo de vida. En los últimos años se ha hecho cada vez más frecuente ver estos picaflores en la ciudad aprovechando los bebederos que la gente coloca en sus casas, principalmente durante el invierno cuando su alimento es escaso (Recuadro 1). Todas las características mencionadas para el picaflor rubí lo indican como una especie clave en la reproducción de muchas plantas del bosque templado austral. La disrupción o alteración de este proceso mutualista, imprescindible para el funcionamiento del ecosistema, podría tener consecuencias negativas para la flora ornitófila, así como efectos sobre la biodiversidad y la conservación de esta biota única.

LAS AVES COMO CONTROLADORES NATURALES

En los sistemas naturales, las especies regulan sus poblaciones a través de procesos dinámicos que involucran interacciones con otras especies y con el ambiente. Estos procesos permiten que las comunidades biológicas establezcan niveles de equilibrio en sus poblaciones en donde unos organismos regulan a otros a través del consumo, favoreciendo la estabilidad y el mantenimiento de la diversidad biológica.

Estos *controladores naturales* resultan muy importantes como reguladores de poblaciones que podrían aumentar exponencialmente, con efectos inciertos para el ecosistema y efectos perjudiciales para el hombre como

por ejemplo, las plagas (Capítulo 7). Muchos de estos organismos actúan mediante la depredación, aunque también existen otras formas de control, como las enfermedades (patógenos), la competencia, etc. Para ejercer un efectivo control, los depredadores deben consumir una alta proporción de la especie a controlar, sea ésta perjudicial o simplemente capaz de rápidos aumentos poblacionales, y deben haber desarrollado estrategias de obtención o cacería adaptadas a las defensas de la presa. Dos ejemplos de controladores naturales a nivel mundial son: los pájaros carpinteros y las aves rapaces.

Los pájaros carpinteros son los controladores naturales por excelencia de los insectos que viven debajo de la corteza o en el interior de los árboles (larvas xilófagas o “taladros”). Las larvas de algunas especies de insectos, en general de escarabajos y mariposas, se alimentan de la madera de los árboles, produciendo galerías que debilitan su tejido de sostén. Además esas galerías propician la entrada de hongos pudridores de madera. Estas larvas, consideradas “agentes de daño” desde el punto de vista maderero-forestal, producen un deterioro sanitario progresivo que contribuye, a lo largo de la vida de los árboles, a ablandar su leño y debilitarlo hasta favorecer su quiebre por efecto de vientos o por el peso de la nieve acumulada. Además, los estadios adultos de las larvas de varias especies consumen hojas de los mismos árboles, con lo cual una misma especie de insecto puede ser consumidora de diferentes tejidos vitales para los árboles en distintos estadios de su desarrollo.

En los bosques de la Patagonia, el carpintero gigante (*Campephilus magellanicus*) es el principal consumidor de larvas xilófagas características de los *Nothofagus* y presentes, en menor medida, en otros árboles (Figura 2). Esto se debe a que posee adaptaciones anatómicas que le permiten alcanzar las larvas de gran tamaño (muchas veces del tamaño de un dedo meñique humano) que viven en lo profundo de los troncos y que constituyen la mayor parte de su dieta. Los



Figura 2: Carpintero gigante excavando un hueco de acceso a una galería con larvas xilófagas. Foto: M. Lammertink.

elementos clave en este proceso son el pico, las patas y la cola. Los dos últimos, son utilizados para afirmar el cuerpo a fin de poder golpear con fuerza la madera. Una vez abierto el acceso a la galería, es la lengua el elemento importante para la alimentación. La lengua es muy larga y distensible, está provista de pequeñas barbas revestidas de una sustancia pegajosa segregada por las glándulas salivales y termina en una especie de arpón utilizado para capturar artrópodos. Por lo tanto, estas aves altamente especializadas cumplen un rol muy importante en los ecosistemas que habitan ya que regulan las poblaciones de insectos, reduciendo el impacto causado por larvas xilófagas en la corteza y en la madera, y por los adultos, en las hojas.

Así como los carpinteros son a nivel mundial los principales consumidores de larvas

xilófagas, las aves rapaces son importantes controladores naturales de roedores. Los búhos y lechuzas se caracterizan por ser excelentes cazadores de presas móviles como los ratones. Estas aves están activas principalmente de noche, por lo que se las denomina rapaces nocturnas. Este hábito las torna muy eficientes en la captura de ratones, ya que la mayoría de ellos son también nocturnos.

Las ratas y ratones constituyen uno de los grupos animales más numerosos del planeta debido a su capacidad de adaptación y a su gran potencial reproductivo ya que se reproducen varias veces por año con camadas numerosas. Existen variedades domésticas (ratas y lauchas) que, siendo de origen asiático, se han expandido junto con el hombre, aprovechando los recursos (alimento, refugio, etc.) que éste les provee. Hay también una amplia variedad de ratones silvestres que ocupan variados ambientes y que, también entran a las viviendas y lugares usados por el hombre en busca de granos, restos de comida y otros recursos. Esta cercanía entre los ratones y las personas puede ser peligrosa ya que muchos roedores son transmisores de enfermedades que entran dentro de la categoría de las zoonosis de modo que hay campañas de prevención orientadas principalmente a evitar el contacto con los roedores ya que su eliminación es prácticamente imposible. Sin embargo, hay una herramienta que es poco conocida y por lo tanto subestimada, que es el control efectivo que ejercen sobre estos animales sus enemigos naturales: los búhos y las lechuzas. Por ejemplo, el ratón colilargo (*Oligoryzomys longicaudatus*), reservorio del hantavirus en la región cordillerana patagónica, es una especie de hábitos trepadores, lo que lo hace mucho más vulnerable ante depredadores aéreos, como las lechuzas o los búhos que atacan desde arriba, mientras que prácticamente no es consumido por depredadores terrestres, como el zorro. Así lechuzas y búhos, al controlar las poblaciones de estos roedores, cumplen un rol muy importante entre nosotros (Figura 3).



Figura 3: Búhos y lechuzas que habitan los bosques andino-patagónicos: caburé o chuncho consumiendo un roedor (a), lechuza de los campanarios (b), concón o lechuza bataráz, la más eficiente consumidora de ratón colilargo (c), Fotos: J. Grosfeld; R. Moller Jensen y G. Ignazi.

LA VIDA EN LOS HUECOS DE LOS ÁRBOLES

Hasta aquí, parecería que un rol clave sólo puede ser ejercido por organismos que afectan a otros mediante el despliegue de ciertos comportamientos como la polinización o la depredación. Sin embargo, existen seres vivos que alteran significativamente la supervivencia de otros solamente con estar presentes. Un ejemplo son los árboles, que no sólo brindan servicios al ecosistema tales como captación de carbono, fijación de suelo o retención de agua sino que también ofrecen micrositios que son clave para la flora y fauna que cohabita con ellos. Además de sostener la vida de organismos que se relacionan con su follaje, las cavidades de los troncos de muchas especies arbóreas son clave para la supervivencia de vertebrados que utilizan huecos de troncos y ramas para reproducirse y refugiarse. Los huecos en árboles son cavidades semi-cerradas que se forman por degradación (*cavidades naturales*) o que son excavadas por animales en el tronco o ramas principales (Figura 4) y son un rasgo prominente de todos los bosques del mundo.

Diferentes grupos de animales han evolucionado hacia el uso de huecos arbóreos y hoy forman **gremios** característicos de los ecosistemas boscosos del planeta. Estos gremios casi siempre son dominados por aves, los mamíferos ocupan un segundo lugar y se desconoce el aporte real de grupos me-

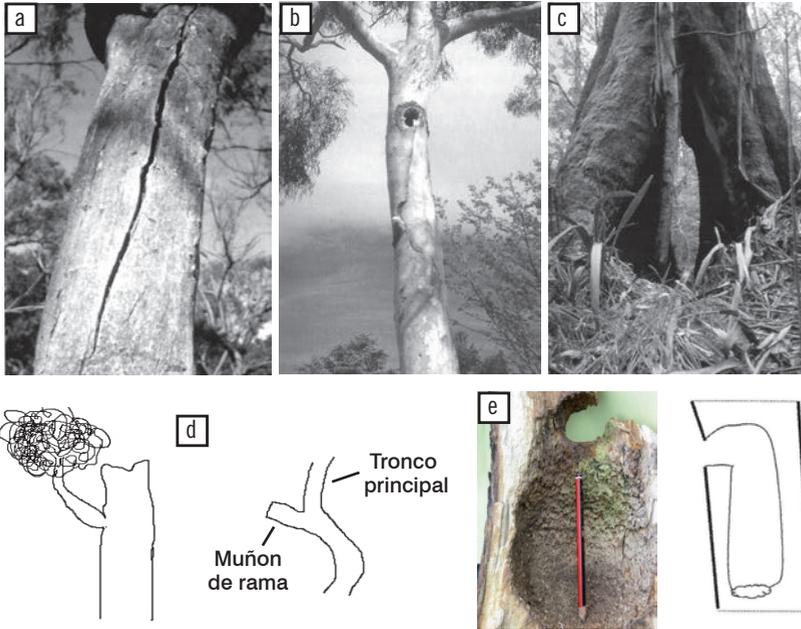


Figura 4: Diferentes tipos de cavidades que se pueden encontrar en árboles. Entre las cavidades naturales se observan: grietas (a), lesiones por ramas caídas (b), huecos entre raíces (c) y muñones de ramas partidas o tocones (d). Los huecos excavados por pájaros carpinteros (e) suelen presentar una cámara interior de forma cilíndrica excavada en sentido descendente y una pequeña bóveda superior. La entrada es pequeña en relación al tamaño de la cavidad. Fotos: a, b y c con permiso de P. Gibbons y D. Lindenmayer, y de SCIRO Publishing); Foto: V. Ojeda.

nos conspicuos tales como anfibios, reptiles, invertebrados y hongos. Desde un punto de vista funcional, las especies usuarias de cavidades arbóreas corresponden a dos tipos: las que tienen la capacidad de excavar (*usuarias primarias*) y las que utilizan huecos preexistentes, naturales o excavados por las primeras (*usuarias secundarias*).

Considerando todos los bosques del planeta, de un 10 a un 30% de las especies de aves y de un 15% a un 30% de las especies de vertebrados utilizan cavidades en árboles. Llamativamente, en los bosques andino-patagónicos esta proporción representa casi el 50%, lo que implica que unas 47 especies de aves son consideradas *huequeras* (Figura 5).

Las especies arbóreas nativas con mayor propensión al ataque por agentes de degra-

dación serían las más relevantes para la conservación de los usuarios de huecos. Entre las existentes en la Patagonia, las más vulnerables son la lenga (*Nothofagus pumilio*) y el ñire (*N. antarctica*), dos especies caducifolias, que pueden mostrar hasta un 85% o más del volumen total de madera con pudriciones. Las pudriciones atacan sus troncos facilitando la formación de oquedades de variada localización, forma y tamaño. En concordancia con esto, las especies huequeras, y en particular las *excavadoras*, utilizan masivamente la lenga y el ñire, y en menor medida las demás especies forestales, en particular otros *Nothofagus*. Estas cavidades, que se consideran deficiencias desde el punto de vista silvicultural, constituyen un importante recurso del hábitat del que dependen muchas de las especies de la fauna patagónica.

Tipo de usuario y de uso	Grupo ornitológico	Especie	Forma típica del nido	Alimentación principal	¿Residente invernal?
Excavador	Paseriformes (pajarillos)	Picolezna <i>Pygarhichas albogularis</i>		Artrópodos	Sí
		Carpintero bataraz <i>Picoides lignarius</i>		Artrópodos	Sí
Nidificación y refugio	Pájaros Carpinteros	Pitío <i>Colaptes pitius</i>		Artrópodos, frutos	Sí, a menores altitudes
		Carpintero gigante <i>Campephilus magellanicus</i>		Artrópodos	Sí
Usuario secundario	Paseriformes (pajarillos)	Golondrina patagónica <i>Tachycineta leucopyga</i>		Artrópodos	No
		Ratona o ratonera <i>Troglodytes aedon</i>		Artrópodos	No
		Rayadito <i>Aphrastura spinicauda</i>		Artrópodos	Sí
		Remolineras (2 especies) <i>Cinclodes</i> sp.		Artrópodos	Sí
		Zorzal patagónico* <i>Turdus falcklandii</i>		Frutos, artrópodos, semillas, partes verdes	Sí
		Chuca* <i>Scelorchilus rubecula</i>		Artrópodos, Frutos	Sí
		Huet-huet <i>Pterotochos tarnii</i>		Artrópodos, ¿frutos?	Sí
		Churrín andino <i>Scytalopus magellanicus</i>		Artrópodos, ¿frutos?	Sí
		Comesebo andino* <i>Phrygilus patagonicus</i>		Frutos y semillas	Sí
		Jotes	Jote cabeza negra* <i>Coragyps atratus</i>		Carroña
Patos	Pato barcino* <i>Anas flavirostris</i>		Materia vegetal	No	
	Pato de los torrentes* <i>Mareca armata</i>		Artrópodos	Sí	
Loros y cotorras	Cachaña <i>Enicognathus ferrugineus</i>		Frutos, semillas, partes verdes	Sí, se desplaza localmente	
Usuario secundario	Búhos y lechuzas	Tucúquere o búho* <i>Bubo magellanicus</i>		Vertebrados, Artrópodos	Sí
		Lechuza de campanario* <i>Tyto alba tuidara</i>		Vertebrados	Sí
Nidificación y refugio		Lechuza bataraz o concón <i>Strix rufipes</i>		Vertebrados, artrópodos	Sí
		Chuncho o Caburé <i>Glauucidium nanum</i>		Vertebrados, artrópodos	Sí
Halcones	Halconcito colorado <i>Falco sparverius</i>		Artrópodos, vertebrados	Sí	
Usuario secundario, refugio	Picafloros	Picaflor rubí* <i>Sephanoides sephanoides</i>		Néctar, artrópodos	Sí, con alimento artificial o bien hibernando
Usuario secundario ¿Uso?	Mamíferos	Monito de monte (marsupial) <i>Dromiciops australis</i>		Frutos, artrópodos	Sí, hiberna
		Roedores (varias especies)		Variado	Sí
		Murciélagos (varias especies)		¿Artrópodos?	Sí
		Reptiles	Lagartijas (varias especies)		Artrópodos

Figura 5: Fauna de vertebrados usuaria de cavidades arbóreas en los bosques andino-patagónicos.

*Aves que utilizan huecos en otros sustratos, además de cavidades en árboles.

LOS INGENIEROS DEL ECOSISTEMA

Todas las especies interactúan en algún grado con el ambiente físico que las rodea. Por ejemplo, un árbol hace sombra y modifica la temperatura bajo su copa, un gran mamífero puede compactar el suelo a su paso, un musgo puede afectar la humedad relativa del sustrato donde se encuentra. Sin embargo, algunas especies alteran o crean nuevas estructuras de manera tal que generan un ambiente heterogéneo y afectan en forma considerable la distribución, abundancia y reproducción de otras especies. A estas especies se las ha llamado “ingenieras ecológicas”, aludiendo al efecto que las infraestructuras creadas por los ingenieros poseen sobre el ambiente.

Las “obras de ingeniería” pueden ser positivas o negativas para la abundancia y riqueza de otras especies, eso depende del origen de la especie ingeniera (nativa o exótica), de la magnitud o clase de sus efectos, y de la escala espacial a la cual se analizan sus consecuencias. En la Patagonia hay muchas especies ingenieras entre las cuales podemos citar a los castores, las plantas en forma de cojín, las hormigas cortadoras de hojas y los pájaros carpinteros.

El castor americano (*Castor canadensis*) es un roedor introducido en el sur de la Patagonia donde actúa como especie ingeniera realizando modificaciones de magnitudes extraordinarias a su entorno. Es uno de los pocos animales que puede cortar árboles maduros, y en consecuencia, saca más vegetación de la que consume. En su hábitat natural, en Norteamérica, obtiene provecho de árboles de crecimiento rápido, como álamos y sauces, que utiliza para la construcción de diques. Estos diques generan humedales, incrementando la retención de nutrientes y la diversidad de plantas, animales y hábitats. Sin embargo, cuando este roedor hace sus obras de ingeniería en las regiones que ha invadido, éstas pueden generar grandes impactos negativos. En los bosques templados de Argentina y Chile la mayoría de

las especies de árboles son de crecimiento lento, siendo muy perjudicadas por el corte que hacen los castores. Sumado a ello, los innumerables claros generados por la caída de estos árboles alteran el régimen de temperatura y precipitaciones, lo cual desestabiliza el suelo y causa erosión. Además del corte de árboles, las inundaciones causadas por los diques construidos por este roedor, generan importantes cambios en la ecología de los ecosistemas de Tierra del Fuego, donde el castor canadiense se encuentra en altas densidades. Sin embargo, algunas especies se ven beneficiadas por estas modificaciones y, de hecho, hay peces introducidos y ciertas aves migratorias que utilizan los nuevos humedales.

Otro ejemplo menos emblemático, pero no menos relevante, es el papel de las plantas en forma de cojín, frecuentes en los ambientes alto-andinos de Chile y Argentina. Estas plantas atemperan la gran amplitud térmica diaria típica del clima de alta montaña ya que en su interior se reduce la diferencia entre las sofocantes temperaturas del día y las gélidas temperaturas de la noche. Al mismo tiempo, incrementan la humedad relativa del suelo. Estas características favorecen el establecimiento de ciertas especies de plantas herbáceas que no podrían existir si crecieran en el suelo desnudo, por lo que se las llama plantas nodrizas (Capítulo 3). En consecuencia, las plantas en forma de cojín, al modificar el medio donde habitan, varían la composición de la comunidad vegetal de alta montaña e incrementan la diversidad de plantas a escala de paisaje.

Las hormigas cortadoras de hojas son otro ejemplo de cómo organismos con cuerpos milimétricos pueden generar grandes cambios en el ambiente donde viven. Por ejemplo, en Brasil los nidos de las especies del género *Atta* pueden abarcar una superficie equivalente a la de un departamento de un ambiente (30 m²), alcanzar profundidades de hasta 7 metros, y poseer hasta 500 cámaras subterráneas comunicadas por numerosos túneles. Estas hormigas colectan

hojas de una gran variedad de plantas y las transportan hacia el interior de su nido. Con ese material vegetal cultivan un hongo que sirve de alimento para gran parte de la colonia. Como producto de este proceso, generan muchos desechos orgánicos que depositan en cavidades internas o sobre el suelo, dependiendo de la especie de hormiga. Estos basureros son hasta 80 veces más ricos en nutrientes que los suelos adyacentes. El gran movimiento de suelo producido al construir y mantener sus hormigueros y la generación de un nuevo sustrato rico en nutrientes como sus basureros, afectan la abundancia, distribución y reproducción de la vegetación.

En la región más seca de la Patagonia hay una sola especie de hormiga cortadora de hojas, *Acromyrmex lobicornis*, que se ha ganado el título de “ingeniera”. Esta especie, al igual que otras cortadoras de hojas, genera grandes cantidades de basura orgánica rica en nutrientes que deposita en montículos alrededor de sus nidos (Capítulo 8). La presencia de estos basureros afecta notablemente el crecimiento, la abundancia y reproducción de varias especies de plantas, especialmente de dos especies de cardos que son muy abundantes en el área donde habitan las hormigas (Capítulo 7). Mediciones de campo y experimentos en invernadero han de-

mostrado que los cardos que se establecen en los basureros crecen más y se reproducen mejor porque poseen más inflorescencias y más semillas que aquellos que crecen en el suelo. Sin embargo, el efecto de las hormigas cortadoras no termina en los cardos.

Los cardos albergan una gran cantidad de pulgones que se alimentan de su savia y como producto de su ingesta excretan una sustancia azucarada que es muy apetecida por varias especies de hormigas melívoras (no cortadoras), quienes buscan activamente a estos pulgones para acceder a sus excreciones. Metafóricamente hablando, los pulgones son como ganado para estas hormigas. Las hormigas melívoras recorren los cardos cuidando a sus pulgones, extraen sus excreciones (o sea, ¡los ordeñan!), los limpian y los protegen de eventuales depredadores (Figura 6). Por lo tanto, las modificaciones generadas en los cardos, como consecuencia de crecer en un mejor sustrato (sobre basureros) se trasladan a los pulgones que los colonizan y a las hormigas melívoras.

Los cardos que crecen en los basureros de las hormigas cortadoras poseen más hojas, que son más apetecibles porque poseen más nitrógeno foliar, y más inflorescencias que aquellos cardos que crecen en el suelo. Los pulgones y las hormigas melívoras responden positivamente a estos cambios ya que



Figura 6: Hormigas melívoras “ordeñando” a pulgones en plantas. Fotos: M. N. Lescano.

los cardos que crecen sobre basureros poseen una mayor densidad de pulgones y la mayor disponibilidad de pulgones incrementa las visitas de las hormigas que los atienden, y permite que más especies de hormigas se alimenten de este recurso.

Así las hormigas cortadoras de hojas no sólo actúan como especies ingenieras, modificando el medio y afectando a la vegetación, sino que sus efectos se propagan también a otros organismos. En este caso, a los pulgones que se alimentan de las plantas y a otras especies de hormigas que se alimentan de los pulgones. Este ejemplo ilustra cómo los cambios que realizan las especies ingenieras pueden propagarse a lo largo de la cadena trófica afectando la abundancia y riqueza de los organismos que la componen.

Así como en la estepa existen pequeños ingenieros cuyas grandes obras pueden producir cambios en otras especies, en el bosque habitan ingenieros forestales capaces de excavar huecos en los árboles que benefician a muchas otras especies. Las cavidades en los árboles son un recurso central para muchos animales del bosque. Los usuarios de cavidades dependen de ellas para, al menos, una función vital, ya sea esta reproducción, descanso, refugio, escape de depredadores o alimentación (Figura 8). Sin embargo, no

todos los usuarios de cavidades pueden generarlas. Existen cuatro especies de aves, endémicas y residentes anuales, que tienen la capacidad de horadar cavidades en los árboles del bosque andino-patagónico: el picolezna (*Pygarrhichasal bogularis*) y tres carpinteros (bataraz, pitío y gigante). Las dimensiones de las cavidades excavadas por estas especies reflejan su tamaño corporal, así el carpintero gigante es el de mayor tamaño corporal y, por ende, produce las cavidades más voluminosas (Figura 5). Es por lo tanto, el excavador con mayor potencial como proveedor de cavidades útiles

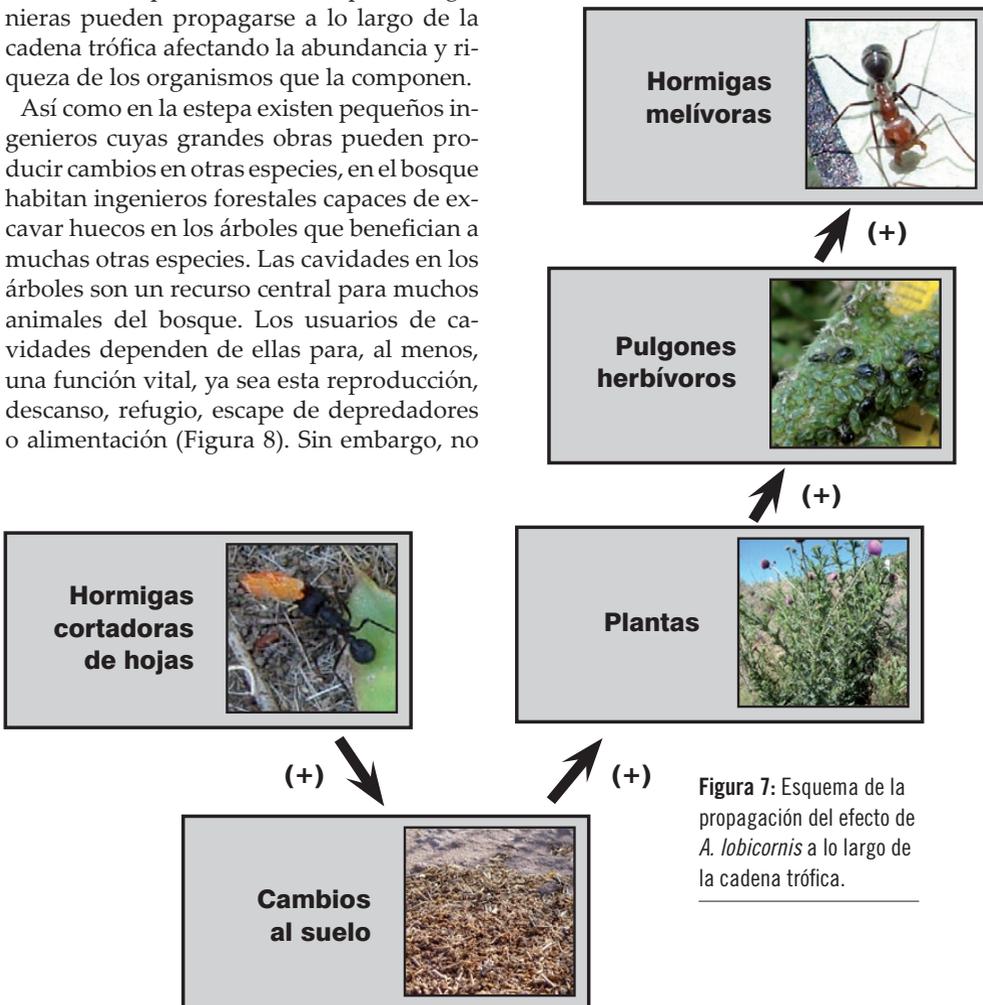


Figura 7: Esquema de la propagación del efecto de *A. lobicornis* a lo largo de la cadena trófica.

para *usuarios secundarios*, que utilizan las cavidades naturales o las producidas por los excavadores. Las especies que se benefician de los huecos excavados por los ingenieros forestales son por ejemplo, el halconcito colorado (*Falco sparverius*) y el coludito cola negra (*Leptasthenura aegithaloides*) que utilizan nidos hechos por pitíos (*Colaptes pitius*), o la golondrina patagónica (*Tachycineta leucopyga*) que suele usar cavidades excavadas por el picolezna o el carpintero bataraz (*Picoides lignarius*). Por lo tanto, los excavadores son esenciales ya que proveen el com-

ponente estructural fundamental para las aves usuarias de cavidades, sobre todo en bosques jóvenes, que son pobres en huecos naturales. Tan es así que en lengales jóvenes o de edad intermedia las cachañas usan el doble de huecos del carpintero gigante que en lengales sobremaduros con abundantes árboles senescentes y muertos (Figura 9). De esta manera, los ingenieros forestales, al regular la disponibilidad de recursos para otras especies, modificando, manteniendo y creando huecos, constituyen un componente fundamental de los ecosistemas boscosos.

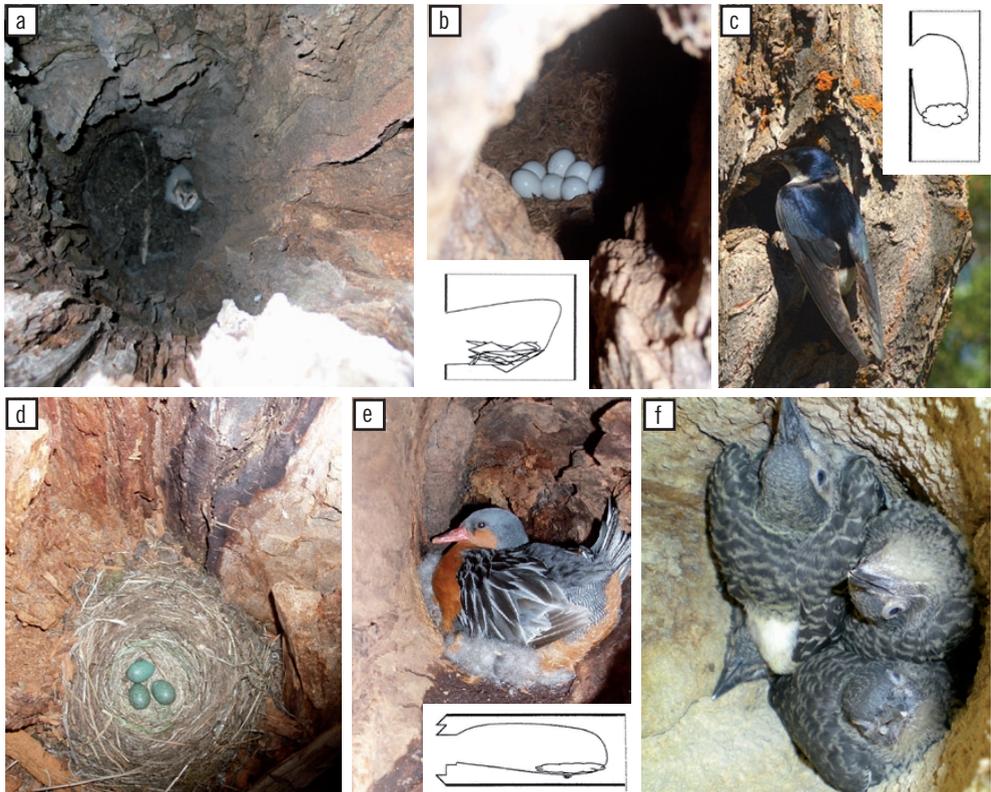


Figura 8: Localización, forma y exposición de nidos de especies usuarias de cavidades arbóreas en los bosques andino-patagónicos. Ejemplos en huecos naturales se presentan con la lechuza de los campanarios en un gran tocón hueco (a), la cachaña en gran pudrición en cicatriz de fuego (b), la golondrina patagónica en pequeña oquedad por caída de rama (c), el zorzal patagónico en base de árbol ahuecado (d) y el pato de los torrentes en tocón de rama horizontal partida (e). Como ejemplo de nidos excavados se muestra uno de pitío con numerosos pichones (f). Fotos: V. Ojeda; G. Ignazi; y G. Antolín.

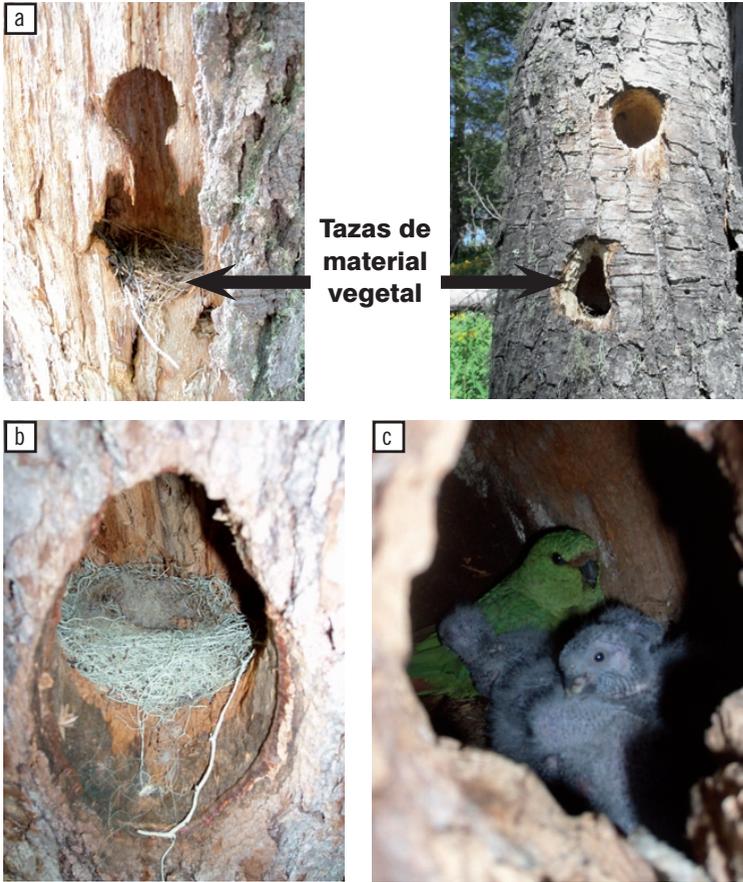


Figura 9: Cavidades (rotas en su base) del carpintero bataraz ocupadas por usuarios secundarios (a); cavidad incompleta de carpintero gigante ocupada por un usuario secundario, el comesebo patagónico (b) y nido activo de cachañas en vieja cavidad de carpintero gigante (c). Fotos: V. Ojeda.

Los cuatro ejemplos anteriormente descritos ilustran cómo las especies ingenieras, al modificar el ambiente físico u otros organismos pueden afectar de forma crucial la abundancia y distribución de otras especies en un ecosistema.

INTERACCIONES TRÓFICAS

Las interacciones tróficas o alimentarias ocurren cuando diferentes organismos se relacionan entre sí por medio del consumo de unos sobre los otros. Teniendo en cuenta la forma en la que obtienen la energía y los nutrientes necesarios para su subsistencia, las especies se agrupan en niveles tróficos:

productores (plantas), herbívoros, carnívoros y descomponedores. Independientemente de cuál sea el alimento, las interacciones tróficas (herbivoría, depredación, parasitismo) redundan en un beneficio para el consumidor (*efecto positivo*) y en un perjuicio para la presa (*efecto negativo*). Esos efectos se pueden medir en términos de crecimiento, supervivencia o reproducción (entendida como cantidad de descendencia viable) de los individuos de las especies involucradas.

Sin embargo, no todas las interacciones tróficas son letales para la presa. En muchos casos, como cuando un herbívoro come parte de una planta, el consumidor daña a su presa sin causarle la muerte, al menos en el corto plazo. En otros casos, el consumidor

produce una señal ambiental, como algún olor o sonido, que indica la existencia de un riesgo para la presa. La presa, a su vez, reacciona modificando su comportamiento para evitar el encuentro con su enemigo natural, por ejemplo, buscando refugio. Ese comportamiento puede resultar en un efecto negativo para la presa si su capacidad de procurarse alimento y, por lo tanto, su balance energético se ven alterados por la respuesta de evasión al predador. Desde el punto de vista del consumidor, la respuesta de evasión de la presa suele determinar la necesidad de ir en busca de otras presas. Tal es el caso de los herbívoros que evitan alimentarse de plantas capaces de producir potentes defensas químicas compuestas por sustancias tóxicas o que confieren un sabor desagradable a las hojas. Desde el punto de vista evolutivo, pueden resultar beneficiosas para los consumidores las estrategias que les permiten sobreponerse a los mecanismos de defensa de sus presas, generándose un proceso recíproco de selección de caracteres en las poblaciones de la presa y del consumidor conocido como *coevolución*. Por lo tanto, las interacciones tróficas constituyen fuerzas de selección natural que benefician determinados caracteres de las especies mediante un proceso evolutivo.

El análisis de las interacciones entre especies (*interespecíficas*) se ha focalizado tradicionalmente en las relaciones establecidas entre pares de especies aislados. Esta simplificación ha sido de gran valor para el desarrollo de modelos matemáticos que simulan el comportamiento dinámico de poblaciones y permiten evaluar las consecuencias de las interacciones en el largo plazo (Capítulos 3, 4 y 5). En esa concepción, la interacción entre dos especies depende exclusivamente del comportamiento de ambas, es decir que su resultado no es afectado por la intervención de ninguna otra especie. En esos casos las interacciones son directas y un buen ejemplo es la depredación.

Sin embargo, recientemente los ecólogos han comprendido que en la naturaleza es

muy frecuente que la presencia de una especie modifique la interacción entre otras dos. En otras palabras, la dinámica de las comunidades se caracteriza por un gran número de interacciones indirectas, que implican que el efecto de una especie sobre otra es mediado por la abundancia o el comportamiento de una tercera especie (Figura 1). Así, en experimentos diseñados para evaluar el papel de las interacciones directas en la organización de las comunidades, fueron percibidos cambios inesperados en la abundancia de otras especies. Por ejemplo, se observó que la ausencia de un depredador **generalista** podía inducir una reducción en la diversidad de especies de presas y transformar comunidades multiespecíficas en comunidades monopolizadas por unas pocas especies. Por otro lado, la introducción accidental o intencional de un depredador, al disminuir la abundancia de herbívoros, podía conllevar un mayor crecimiento de las plantas en la comunidad. Estas evidencias indicaron que la capacidad para predecir el comportamiento dinámico de las comunidades era limitada porque se ignoraba la existencia de las interacciones indirectas. Recientemente, se ha demostrado que el número de interacciones indirectas aumenta exponencialmente con el número de especies en la comunidad, por lo tanto, se trata de elementos inseparables de la organización de las comunidades bióticas.

Las especies viven espacialmente agrupadas en comunidades y dependen del medio físico que las rodea de modo que pueden ser afectadas no sólo por otras especies, sino también por factores abióticos que producen efectos indirectos (Figura 10). Para ilustrar este concepto tengamos en cuenta dos especies (E_1 y E_2) que interactúan entre sí, cualquiera sea el tipo de interacción, por ejemplo, depredación, competencia o polinización, y un factor abiótico (F) como ser fuego, nutrientes, etc., que afecte directamente a E_2 e indirectamente a E_1 a través de la interacción entre E_1 y E_2 . Cabe destacar que si bien los efectos indirectos no son *in-*

Recuadro 2. Semillas y frutos frente a disturbios

Yamila Sasal

La producción de frutos y semillas es un proceso esencial en el ciclo de vida de las plantas ya que de ella depende la descendencia de una planta por lo tanto, las interacciones donde intervienen depredadores y dispersores de semillas afectan la demografía de las poblaciones vegetales. Cuando las semillas todavía están conectadas con la planta madre, representan un recurso abundante y espacialmente agregado para los depredadores. Para la planta las consecuencias de la depredación de semillas en estas condiciones (*pre-dispersión*) son similares a producir poca descendencia. Este tipo de depredación suele ser llevada a cabo por insectos pequeños, de ciclos de vida cortos y muy especializados como algunos escarabajos, moscas, avispas y mariposas que generalmente sincronizan su ciclo de vida con la fructificación de la planta de la cual se alimentan.

Los **disturbios** pueden afectar la depredación de frutos y semillas mediante efectos directos e indirectos y, diferentes disturbios, pueden actuar en forma conjunta haciendo sus efectos complejos e impredecibles. En un bosque mixto de ciprés (*Austrocedrus chilensis*) y coihue (*Nothofagus dombeii*) se evaluó el efecto del fuego y el ganado sobre la depredación de frutos y semillas en el michay (*Berberis darwinii*). Se midió el porcentaje de frutos y de semillas depredadas en plantas que crecían en un bosque quemado y en un bosque no quemado, ambos con ganado.

Allí se encontró que en las dos situaciones la depredación de semillas fue menor en presencia de ganado pero debido a dos mecanismos diferentes. En el bosque quemado el efecto del ganado fue directo posiblemente debido al consumo de flores y/o frutos. En cambio, en el bosque no quemado, el efecto del ganado fue indirecto vía su efecto sobre la depredación de frutos que puede producirse debido a cambios en la producción, fenología o química de los frutos que afectan la atracción de la planta o por efectos sobre las poblaciones de insectos.

A su vez, el fuego, por mecanismos aún no conocidos, disminuyó en menor medida depredación de frutos y en mayor medida la depredación de semillas. Quizás los cambios estructurales que ocasiona el fuego sobre el bosque hacen a los insectos depredadores de semillas más sensibles al efecto del ganado que los depredadores de frutos. El conocimiento de la identidad de estos depredadores y su historia natural ayudará a determinar los mecanismos mediante los cuales el fuego interactúa con el ganado afectando a estas poblaciones.

Es interesante destacar que el fuego incrementó el efecto negativo del ganado sobre la depredación de semillas, es decir el ganado en el bosque quemado redujo la depredación de semillas. Desde el punto de vista de la planta, el michay incrementaría su adecuación en sitios incendiados con presencia de ganado, ya que una disminución en la depredación de semillas implica mayor descendencia para la planta.

teracciones como las que hemos referenciado hasta aquí, son muy comunes en los sistemas naturales (Recuadro 2).

La acumulación de evidencias experimentales sobre interacciones indirectas ha permitido proponer una serie de “diseños” de interacciones que se repiten en diferentes ecosistemas, ya sea en uno o distintos niveles tróficos (Figura 11). De este modo, es posible imaginar la estructura de una comunidad como una serie de módulos que con-

tienen subconjuntos de especies conectados por patrones de interacción conocidos. Entre los diseños más comunes se encuentra el de *consumidor clave* que ocurre cuando una determinada especie (depredador o herbívoro) reduce la biomasa de la especie de la cual se alimenta, favoreciendo el crecimiento de otras especies que eran excluidas por competencia. Se ha observado que este tipo de efectos indirectos positivos (Figura 11) aumenta la diversidad de especies de pre-

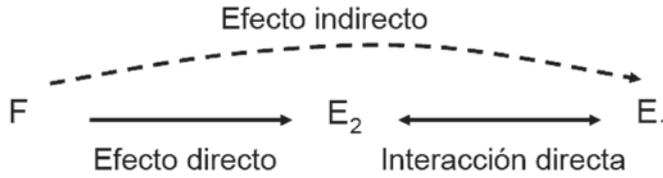


Figura 10. Efecto indirecto de un determinado factor abiótico (F) sobre la especie 1 (E₁), a través de la interacción entre la especie 2 (E₂) y la especie 1 (E₁).

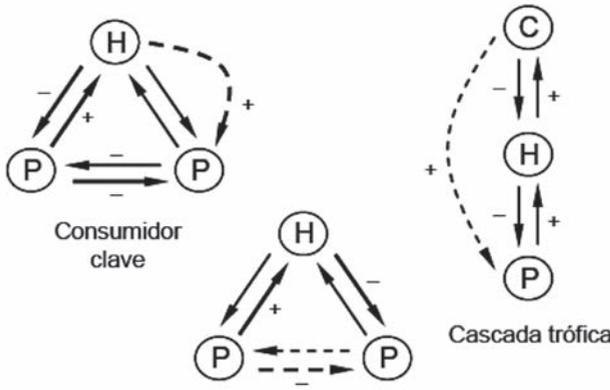


Figura 11: Diseños de redes tróficas simplificadas que involucran diferentes tipos de interacción indirecta entre plantas (P), herbívoros (H) y carnívoros (C). Las flechas representan efectos directos (líneas llenas) e indirectos (líneas cortadas) y apuntan en la dirección del organismo receptor del efecto. El grosor de la flecha se refiere a la intensidad relativa del efecto; los signos denotan si la interacción beneficia (+) o perjudica (-) al receptor.

sas en una comunidad. A continuación describiremos y ejemplificaremos interacciones indirectas que son comunes en los bosques andino-patagónicos.

COMPETENCIA APARENTE

Una forma de interacción frecuente en la naturaleza es la *competencia aparente* entre especies de presas que no compiten por los recursos entre sí, pero son atacadas por un mismo consumidor generalista. Este tipo de interacción se manifiesta cuando la presencia de una especie presa tiene un efecto indirecto negativo sobre otra especie presa a través de un aumento en la densidad del depredador compartido (Figura 11). El mecanismo de interacción involucra la oferta de alimento extra para el depredador por parte de una o ambas especies presa. A su vez, la *competencia aparente* puede ser *trófica*

cuando una especie vegetal ofrece alimento a un consumidor generalista que puede consumir lo ofrecido por otra especie de planta asociada espacialmente a la primera. O bien, la *competencia aparente* puede ser *no trófica* cuando una especie vegetal ofrece refugio o hábitat para un consumidor (granívoro o herbívoro) de otra especie vegetal asociada espacialmente a la primera. La *competencia aparente* puede llevar a la exclusión de la presa más susceptible y a la segregación espacial de distintas presas, en forma análoga a la *competencia por recursos*.

Este tipo de interacción indirecta ocurre en los bosques andino-patagónicos. En bosques mixtos, por ejemplo de ciprés y coihue, puede darse *competencia aparente* entre las semillas de estas especies arbóreas. Las semillas de ciprés son generalmente más consumidas por los roedores que las semillas de coihue debido a que son más grandes y nutritivas (mayor proporción de lípidos y

Recuadro 3. Escarabajos, cipreses y arbustos

Thomas Kitzberger, Noemí C. Mazía y Enrique J. Chaneton

Los arbustos del **ecotono** bosque-estepa del norte de la Patagonia crean microhábitats favorables para el **reclutamiento** de plántulas de ciprés, así como para una gran variedad de artrópodos, en particular escarabajos y escorpiones. En un trabajo reciente identificamos dos especies de escarabajos, que además de ser *detritívoros*, es decir, que comen hojas y materia orgánica en descomposición de los arbustos, son activos depredadores de plántulas de ciprés. Uno de ellos, *Nyctelia rotundipennis* es un escarabajo muy común, diurno, que recorre lugares abiertos aunque durante días muy cálidos se refugia bajo arbustos o bajo tierra. El otro es *Emmalodera obesa*, un escarabajo más pequeño y aún más abundante, difícil de ver por ser de hábito nocturno.

En el campo observamos que cuando se realizaban siembras o trasplantes de ciprés, las plántulas recién emergidas eran activamente consumidas y muertas por estos escarabajos que consumían todas sus hojas o que las cortaban desde el tallo. En trabajos anteriores se había comprobado que los arbustos facilitan el establecimiento de plántulas de ciprés en el ecotono bosque-estepa del norte de la Patagonia (Capítulo 2). Entonces, en un nuevo experimento, nos propusimos conocer si los arbustos proporcionan también un microhábitat favorable para los escarabajos, disminuyendo indirectamente la supervivencia del ciprés. En otras palabras, analizamos si el arbusto, además de favorecer el establecimiento de ciprés tiene también un efecto indirecto negativo sobre esta especie, al proveer hábitat para los escarabajos.

A través de trampeos de escarabajos encontramos que los mismos se concentran debajo de los arbustos, mientras que su abundancia disminuye marcadamente en el suelo desnudo. Estos resultados nos sugirieron que el arbusto efectivamente proporciona un hábitat favorable para la vida de los escarabajos. Para averiguar si los escarabajos se concentran, y por ende comen más plántulas de ciprés, bajo arbustos debido al alimento (hojarasca y plántulas) o al refugio que éstos proveen, realizamos un experimento en el cual limpiábamos de hojarasca los arbustos y la colocábamos fuera de los arbustos, sobre el suelo desnudo. En todos los micrositios (bajo arbustos con y sin hojarasca, y en el suelo desnudo) realizamos trasplantes de plántulas de ciprés y evaluamos si los escarabajos depredaban con la misma intensidad esas plántulas. Encontramos que debajo de los arbustos con hojarasca la depredación de plántulas fue mayor que en ausencia de hojarasca y que en el suelo desnudo. Sin embargo, a pesar que la depredación fue prácticamente nula en micrositios de suelo desnudo, la mortalidad de plántulas por desecación fue cercana al 100 %.

Estos resultados sugieren que tanto el alimento (hojarasca) como la sombra que proporciona el arbusto generan un microhábitat favorable para los escarabajos, que a su vez provocan una mayor mortalidad de plántulas de ciprés. La manipulación de los escarabajos demostró que la mortalidad de plántulas de ciprés debajo de los arbustos aumentó drásticamente cuando se elevó experimentalmente la densidad de escarabajos. Sin embargo, esa mayor tasa de depredación nunca llega a ser equivalente a la mortalidad por desecación sufrida por las plántulas fuera de los arbustos, en suelo desnudo. De esta manera demostramos que a pesar de que existe competencia aparente debajo de los arbustos, el balance final es positivo porque el arbusto actúa como planta nodriza mejorando las condiciones microambientales y, de esta manera, permite el establecimiento exitoso de cipreses jóvenes que no podrían crecer fuera de los arbustos.

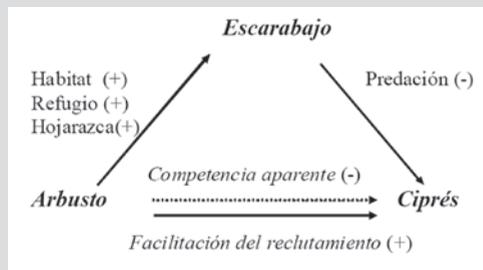


Diagrama de interacciones entre arbustos, escarabajos y cipreses.

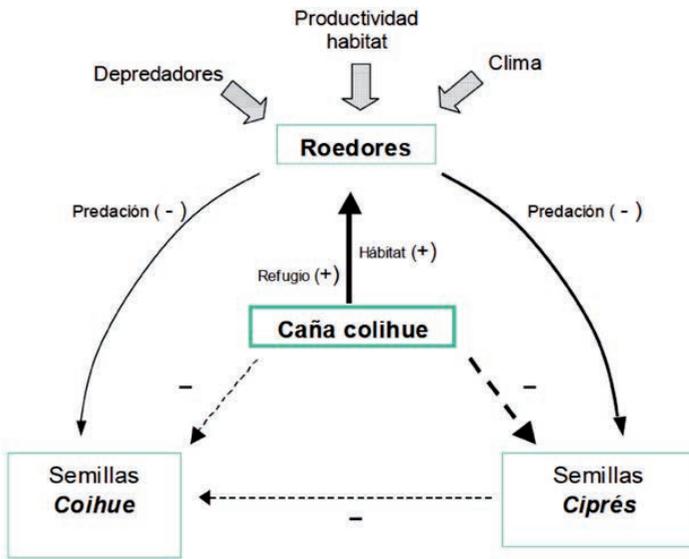


Figura 12: Interacciones directas e indirectas inducidas por la depredación post-dispersión en un bosque mixto de ciprés y coihue en la Patagonia con presencia de caña colihue. El grosor de la flecha indica la fuerza relativa de cada interacción. Flechas continuas: efectos directos; flechas discontinuas: efectos indirectos; las flechas superiores indican la influencia del 'contexto' de cada año sobre la trama de interacciones, mediada por cambios en el comportamiento de consumo de los roedores.

proteínas). Sin embargo, las semillas de ciprés y coihue se encuentran mezcladas en el suelo. Por lo tanto, los roedores al buscar las semillas más nutritivas y grandes de ciprés consumen también las semillas de coihue que son más pequeñas y que no consumirían en elevada proporción si no estuviesen mezcladas con las semillas de ciprés. En este caso, la competencia aparente es trófica y sería inducida por las semillas de ciprés.

Además, la presencia de caña colihue (*Chusquea culeou*) puede incrementar indirectamente el consumo de semillas (granivoría) por roedores, al proveerles un microhábitat más efectivo como refugio contra depredadores naturales como las lechuzas. Es por ello que la granivoría sobre semillas de ciprés y coihue suele ser más intensa en áreas con caña colihue que en áreas abiertas. Por lo tanto, la caña interactúa indirectamente con estas especies debido a que provee refugio para sus consumidores, los roedores. Esto representa un ejemplo de competencia aparente no trófica inducida por la caña colihue.

Resumiendo, este ejemplo ilustra dos formas de interacciones indirectas mediadas por un consumidor: competencia aparente

trófica (entre semillas de ciprés y coihue) y no trófica (entre semillas y caña) (Figura 12). La semilla de coihue, que suele no ser consumida por su baja calidad, es la protagonista de la competencia aparente trófica cuando está asociada con una semilla altamente preferida como la de ciprés. En este caso la semilla de coihue es más consumida porque el granívoro concentra más tiempo en estos parches de alimento y la consume aunque no la prefiera (“ya que estoy acá, las como”). Coihue y ciprés en este caso compiten aparentemente porque la presencia de semillas de ciprés disminuye (indirectamente) la abundancia de semillas de coihue. En el segundo tipo de interacción indirecta, la caña ejerce competencia aparente sobre las semillas de dichas especies arbóreas porque en su presencia, la cantidad de semillas disminuye debido a mayor granivoría. Por otra parte, es no trófica porque la caña, en este caso, no ofrece alimento a los roedores, sino hábitat y/o refugio contra sus depredadores. Sin embargo, la competencia aparente no siempre tiene resultados negativos, ya que en algunos escenarios va acompañada de otro mecanismo, la facilitación. Por ejemplo en el caso de arbustos que interactúan

positivamente con escarabajos y plántulas de ciprés, pero a su vez posibilitan que las plántulas de ciprés sean consumidas por los escarabajos (Recuadro 3).

MUTUALISMO APARENTE

La presencia de las presas preferidas por un depredador puede tener un efecto indirecto positivo sobre otras presas. Este tipo de interacción, denominada *mutualismo aparente*, suele involucrar la saturación de la capacidad de consumo del depredador frente a una alta disponibilidad de la presa preferida. Esto ocurre, por ejemplo cuando extraordinariamente se registra un aumento súbito en el número de insectos de una determinada especie. Este evento beneficia indirectamente a otras especies de insectos debido a que la disponibilidad extra de alimento causa un efecto de “saciedad” en los depredadores (por ejemplo, aves insectívoras), disminuyendo así el consumo de otros insectos.

Del mismo modo, muchas especies de plantas en vez de producir todos los años una cantidad pareja de semillas, oscilan entre años de baja producción a años donde el número de semillas producidas es enorme. A su vez, la mayoría de las plantas se sincronizan en un evento de producción masiva de semillas. Este fenómeno, denominado semillazón, provoca que en determinados momentos haya un exceso de semillas que no pueden ser consumidas por los granívoros, sean éstos orugas que perforan las semillas cuando aún están en la planta, o bien, aves o roedores que consumen las semillas cuando están en el suelo. Si bien estos animales tendrán ese año una fuente enorme de alimento que los hará crecer y reproducirse de manera extraordinaria, el aumento de la población llegará tarde para terminar de consumir las semillas, ya que las mismas habrán germinado o estarán ya “escondidas” en el suelo, bajo la hojarasca, formando un banco de semillas a salvo de los granívo-

ros. Por lo tanto, una elevada producción de semillas, que se produce de manera esporádica y sincronizada entre los distintos individuos de la población, ha sido favorecida por selección natural en muchas especies de plantas. Si por el contrario, uno de los individuos de la población floreciera y fructificara a destiempo, sus semillas serían rápidamente consumidas por los depredadores que se agregarían alrededor de esa planta. Al no dejar descendencia este individuo sería contra-seleccionado favoreciendo así la estrategia de florecer y semillar en grupo.

En los bosques andino-patagónicos hay muchas especies que poseen esta estrategia en mayor o menor medida. Entre las más moderadas encontramos árboles como la lenga y la araucaria que tienen eventos de semillazón extraordinaria seguidos por años (en general más de uno) de muy baja producción de semillas. Los individuos de estas especies se “sincronizan” a través de “señales ambientales”, generalmente sequías pronunciadas, que producen una floración y semillazón esporádica pero simultánea. El extremo de este comportamiento lo constituyen las cañas, como la colihue o la quila, que acumulan energía durante toda su vida (varias décadas) para luego, en forma sincronizada y masiva liberar centenas de miles de semillas por metro cuadrado.

La producción masiva de semillas por parte de una especie podría disminuir la granivoría sobre las semillas de otras especies que coexisten en el bosque. Si los granívoros son generalistas, es decir, comen una gran variedad de semillas, se podría esperar que dejen de consumir otras semillas del bosque cuando se hallen saciados por la semillazón de una determinada especie. En el Parque Nacional Lanín durante la temporada de verano 2000-2001, luego de décadas sin florecer, la caña colihue floreció y semilló profusamente. Durante este evento de semillazón, la granivoría sobre semillas de peso similar a las de caña (una medida de calidad relativa), como las semillas de roble pellín (*Nothofagus obliqua*) y ciprés, fue mucho menor

en sitios donde la caña había florecido que en sitios donde no floreció. Sin embargo, las semillas de mayor calidad fueron igualmente consumidas tanto en lugares de caña florecida como no florecida. Mientras que, semillas pequeñas y de baja calidad, como las del coihue, fueron poco consumidas en sitios con y sin caña florecida. Entonces, la saciedad de los depredadores durante eventos de producción masiva de semillas de una determinada especie, no solo favorece a dicha especie sino también a especies cuyas semillas se parecen en calidad. Por lo tanto, los eventos de semillazón podrían tener un efecto positivo en el reclutamiento de otras especies presentes en la comunidad.

CASCADAS TRÓFICAS

Este tipo de interacciones indirectas ocurren cuando la presencia de un carnívoro reduce la densidad de consumidores herbívoros y, de ese modo, indirectamente mejora el crecimiento de las plantas (Figura 11). En esa concepción, la biomasa acumulada en diferentes niveles tróficos de una comunidad estaría regulada por cascadas de interacciones “descendentes” (conocida como *top-down* en inglés). Según algunos autores, esta forma de interacción permitiría explicar por qué el mundo terrestre se encuentra dominado por los vegetales.

Considerando esta perspectiva, los bosques se ven verdes y con hojas porque hay múltiples factores, tanto abióticos como bióticos, que limitan la actividad de los herbívoros, entre ellos, la temperatura y la humedad relativa, las enfermedades de los insectos producidas por virus, bacterias u hongos, las defensas de las plantas (Capítulo 4) o el consumo de herbívoros por aves, arañas e insectos. En los bosques de la región cordillerana de Patagonia, las aves como el fío fío (*Elaenia albiceps*) o el rayadito (*Aphrastura spinicauda*) al consumir los insectos que se alimentan del follaje podrían promover el crecimiento de la lenga. Una forma de cono-

cer el efecto de las aves sobre los árboles es impedir, mediante manipulaciones artificiales, que las aves accedan a los árboles y coman a los insectos. En estudios realizados en bosques de lenga se registró que las ramas de árboles a las que las aves no tenían acceso tenían más insectos, sus hojas fueron un 50% más consumidas y crecían un 20% más lento que las ramas de árboles alcanzadas por las aves. Por lo tanto, las aves, al consumir insectos herbívoros promueven el crecimiento de los árboles de lenga, relación que puede ser más o menos importante según la heterogeneidad ambiental en el tiempo y en el espacio (Figura 13).

Por otro lado, está claro que la mayoría de los ecosistemas son mantenidos por el flujo de energía que proviene del sol y que una vez fijada por las plantas, la energía fluye desde éstas hacia los consumidores herbívoros y de éstos a los carnívoros. Parece entonces razonable que exista necesariamente una regulación “ascendente” (o *bottom-up*) de la biomasa de la comunidad. Por esta razón es común observar que frente a un aumento en la disponibilidad de recursos en la base de la cadena trófica se produce un incremento proporcional en la biomasa de los niveles tróficos superiores. Por ejemplo, los nutrientes pueden modificar aspectos de las plantas que a su vez pueden influir sobre los insectos que las consumen. En estudios realizados en árboles de lenga se registró que árboles fertilizados con nitrógeno, fósforo y potasio crecieron un 20% más rápido, sus hojas fueron un 11% más consumidas y sostuvieron un 74% más de insectos, en comparación con árboles sin fertilizar. Por lo tanto, la disponibilidad de nutrientes en el suelo del bosque tiene un efecto positivo directo sobre los árboles, pero también un efecto positivo indirecto sobre los insectos que de ellos se alimentan. De este modo, el consumo de hojas, que resulta de la interacción entre los árboles y los insectos (Capítulo 4) podría estar regulado por factores que afecten a los árboles y, a través de éstos, a los insectos (Figura 14).

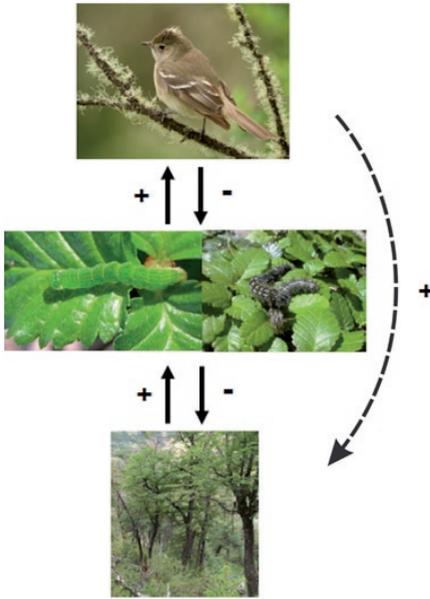


Figura 13: Relaciones tróficas entre árboles, insectos que comen hojas y aves que se alimentan de insectos. Las líneas indican la direccionalidad y el sentido de los efectos, las líneas llenas son relaciones directas mientras que la línea punteada es una relación indirecta. Las aves depredan a los insectos que comen hojas y por lo tanto promueven el crecimiento de los árboles. Fotos: I. Hernández, L.A. Garibaldi, J. Karlanian y J. Paritsis.

Los mecanismos de regulación descendente y ascendente, han motivado mucha investigación. Actualmente se ha llegado a un consenso generalizado: ambos tipos de *cascadas tróficas* son importantes e interactúan regulando la estructura y composición de las comunidades bióticas, aunque también está claro que su importancia relativa cambia según el sistema considerado. Por ejemplo, los nutrientes tienen un efecto positivo tanto sobre la lengua como sobre los insectos defoliadores (regulación ascendente). Al mismo tiempo, los insectos causan un efecto negativo sobre la lengua y las aves insectívoras tienen un efecto negativo sobre los insectos defoliadores, pero positivo sobre la lengua (regulación descendente). Es por ello que actualmente, las investigaciones buscan

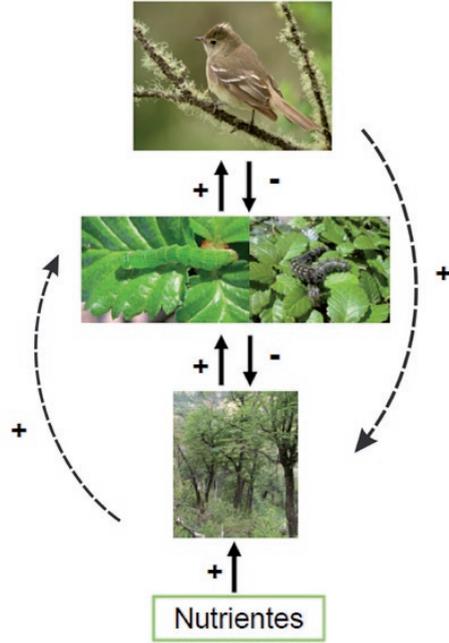


Figura 14: Relaciones tróficas entre nutrientes, árboles, insectos que comen hojas y aves insectívoras. Las líneas indican la direccionalidad y el sentido de los efectos, las líneas llenas son relaciones directas mientras que la línea punteada es una relación indirecta. Fotos: I. Hernández, L.A. Garibaldi, J. Karlanian y J. Paritsis.

determinar bajo qué condiciones se puede esperar que predominen las fuerzas de regulación ascendentes o descendentes.

REDES DE INTERACCIONES

Las especies que interactúan entre sí no están aisladas sino que se encuentran inmersas en comunidades que están organizadas por complejas redes de interacciones. Si las interacciones se dan entre organismos con distintas funciones tróficas, la red de interacción se denomina *red trófica*. Sin embargo, en función del tipo de interacción que observemos nos encontramos frente a redes de competidores, redes de polinización (Capítulo 5), redes de facilitación y a combinaciones

de éstas. Estas redes de interacción resultan a veces tan complejas, que la intervención de factores de origen natural o antrópico, que modifiquen y/o alteren uno o varios de los componentes de las mismas, podrían generar grandes cambios en todo el ecosistema, en su dinámica y en sus integrantes.

Una red trófica y de facilitación que involucra algunos de los habitantes de nuestros bosques está conformada por los *Nothofagus*, varias especies de hongos pudridores de madera, larvas de varios insectos que viven en la madera y el pájaro carpintero gigante. Todos ellos conforman una red de interacciones múltiples que involucra procesos de degradación de la madera, cadenas de consumo, facilitación entre organismos y gene-

ración de sustratos útiles para ellos mismos y para una gran variedad de especies.

Por un lado, los hongos que consumen la madera de los *Nothofagus* están fuertemente involucrados en el ciclo de vida de los insectos y en la generación de refugios para la vida silvestre, entre otros procesos. Por ejemplo, la madera previamente ablandada por la acción de hongos xilófagos facilita la generación de galerías por larvas de insectos. Este proceso es de suma importancia ya que muchos insectos que habitan en nuestros bosques depositan sus huevos en grietas o pequeños huecos en árboles, en donde se desarrollan sus larvas. Pero no sólo los insectos se benefician de la acción de los hongos, sino que también la preexistencia de

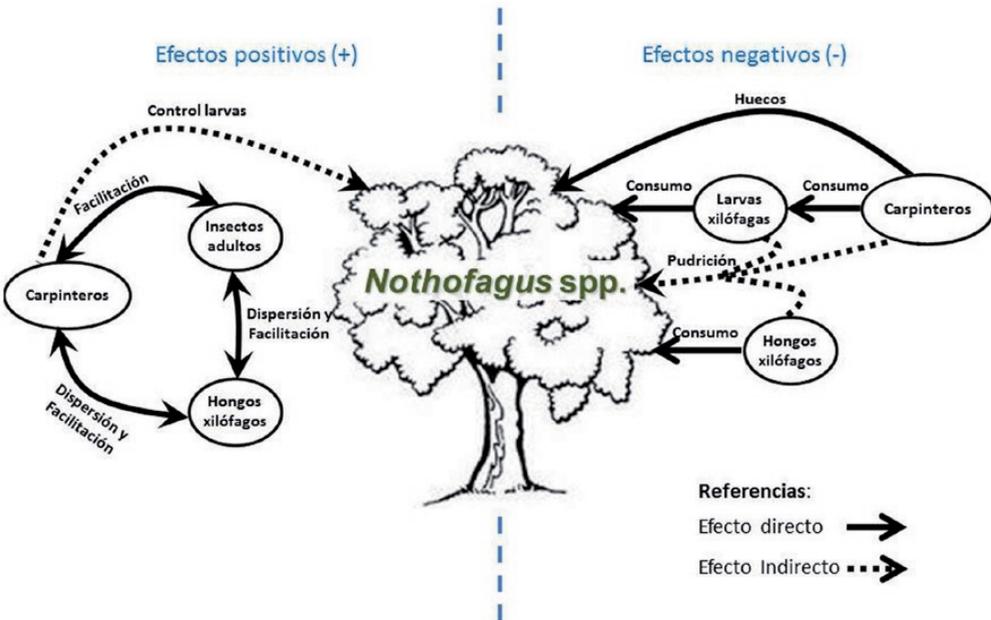


Figura 15: Red de interacciones con múltiples organismos. Los hongos y los insectos xilófagos se alimentan de la madera (efecto negativo directo), facilitándose entre sí al ablandarla. Por la misma razón, también facilitan la excavación de nidos y dormitorios por parte del carpintero gigante (todos estos, efectos positivos indirectos). El carpintero consume insectos (efecto negativo directo) mediante un proceso que implica la lesión de árboles (efecto negativo directo), lo cual genera un beneficio para los hongos que aprovechan las lesiones como vías de entrada al interior de troncos (efecto positivo indirecto). Los hongos, además, se benefician de los carpinteros porque son dispersados en su pico de árbol en árbol (efecto positivo directo). El único beneficio para el árbol parece ser el control de las larvas xilófagas por parte del carpintero (efecto positivo indirecto). En cambio, hongos, insectos y carpinteros afectan directa y negativamente al árbol, pero afectan indirectamente de manera positiva a los renovales.

galerías hechas por las larvas ayuda al tejido de los hongos (micelio) a invadir más rápidamente el interior de los árboles. Entonces, esta interacción representa un beneficio mutuo donde tanto los hongos como las larvas de insectos, sacan provecho de la presencia del otro en forma indirecta, a través de sus efectos sobre un tercer organismo: el árbol.

Por otro lado, para excavar sus nidos y dormitorios, el carpintero gigante utiliza *Nothofagus* vivos de aspecto exterior relativamente sano. Sin embargo, en la madera de las cavidades frescas puede verse una consistencia ablandada y una mayor frecuencia de fructificaciones de hongos pudridores, lo que sugiere una colonización previa por parte de hongos xilófagos. Por otra parte, además de nidificar en *Nothofagus*, el carpintero gigante consigue su alimento en árboles de diversos tamaños, vivos o muertos, en pie o caídos, perforándolos con su pico para llegar hasta las galerías donde se desarrollan los "taladros" (larvas xilófagas). Mientras se alimenta, el carpintero afecta positivamente de manera indirecta a los hongos pudridores de la madera. Este efecto lo produce al lesionar el tejido vivo exterior, ya que vulnera las barreras químicas del árbol, permitiendo a los hongos ingresar al interior del tronco, hasta la madera muerta, que tiene función de sostén y que constituye su alimento. El micelio del hongo se genera a partir de esporas que se encuentran en la corteza y que son mayormente dispersadas por el viento. Potenciando ese efecto, se cree que los carpinteros actúan de "vectores" para los hongos xilófagos, transportando ellos mismos las esporas que quedan adheridas en su pico durante su contacto con diferentes árboles en busca de comida.

Considerando la escala de un árbol puntual, se visualiza un perjuicio derivado de la actividad conjunta de hongos, insectos y carpinteros, apenas compensado por el control de larvas xilófagas. Sin embargo, la facilitación de procesos de pudrición genera oportunidades de creación de hábitat (nidos) tanto para los carpinteros como para su principal

alimento: las larvas taladro. Visto en un contexto espacial y temporal más amplio, el que algunos árboles se debiliten y eventualmente mueran por la acción conjunta de estos organismos corresponde a un lento proceso que permite que se establezcan nuevos árboles y que se desarrollen aquellos renovales que estaban suprimidos bajo el dosel, favoreciendo así la regeneración del bosque (Figura 15).

CONSIDERACIONES FINALES

El estudio de las interacciones complejas es un campo de investigación muy activo que ha estimulado el análisis de las interacciones ecológicas en un contexto multi-específico. El conocimiento de las interacciones complejas como las que describimos en este capítulo es sustancial para la comprensión de tópicos como las invasiones biológicas, la respuesta de los ecosistemas a disturbios, el impacto de la fragmentación de hábitats, la pérdida de biodiversidad, el manejo de plagas y la restauración de ecosistemas degradados.

Para el manejo de ecosistemas es de suma importancia la conservación de las redes de interacciones biológicas, responsables de mantener y regular los sistemas naturales tal cual los conocemos hoy, para poder seguir proveyéndonos bienes y servicios y, por sobre todo, conservar la capacidad de adaptación a disturbios y/o futuros cambios, manteniendo la mayor diversidad de especies y por ende la mayor diversidad de interacciones posibles. De este modo, mientras más especies y mecanismos de regulación tenga un ecosistema, tendrá también mayores posibilidades de respuesta y mayor capacidad de adaptarse a cambios futuros, como los climáticos. En un contexto de creciente fragmentación y degradación de nuestros sistemas naturales, constante pérdida de hábitat y cambios del uso de la tierra, es necesario remarcar la importancia de conservar las interacciones biológicas como medio para conservar la biodiversidad que los ecosistemas albergan.