

CAPÍTULO 7

Depredación, parasitoidismo y depredación intragremio

Nancy Greco y María Fernanda Cingolani

Depredación

Generalidades

En sentido amplio, la depredación puede definirse como el consumo de un organismo vivo por otro organismo. Esta definición general podría incluir a los herbívoros, sin embargo, ellos no son predeciblemente letales, mientras que los depredadores verdaderos consumen total o parcialmente a la presa y la matan. Los depredadores verdaderos consumen más de un individuo presa en su vida, y esta característica los diferencia también de los parasitoides, que son avispas y moscas cuyos estados preimaginales se desarrollan a expensas de otros insectos y requieren solamente una presa u hospedador para alcanzar la madurez. No obstante, los parasitoides adultos son de vida libre y depositan sus huevos en o sobre varios individuos hospedadores, por lo tanto, aunque un solo parasitoide consume un único hospedador, cada hembra adulta mata varios individuos ya sea en el momento de la oviposición o por el desarrollo de su progenie. En este sentido, depredadores y parasitoides pueden tener impactos ecológicos comparables, y las interacciones depredador-presa y parasitoide-hospedador poseen muchas similitudes. Los parásitos también pueden incluirse dentro de la definición de depredador en sentido amplio, pero al igual que la herbivoría y a diferencia de la depredación verdadera y el parasitoidismo, los parásitos no conducen a la muerte del hospedador.

La depredación tiene efectos sobre las poblaciones, las comunidades y los ecosistemas. Los depredadores y los parasitoides a menudo limitan el crecimiento o contribuyen a la regulación de las poblaciones de otras especies, y pueden también cambiar la estructura demográfica de la población de presas u hospedadores impulsando ciclos poblacionales. A nivel de la comunidad, un depredador puede eliminar ciertas especies por completo y cambiar fundamentalmente su estructura. Sin embargo, una especie depredadora puede también tener un efecto positivo en la diversidad de la comunidad al afectar a competidoras fuertes y permitir la coexistencia de especies competitivamente menos dominantes. A nivel de un ecosistema, las interacciones depredador-presa permiten el flujo de energía de un nivel trófico a otro.

En la interacción depredador-presa, el depredador se beneficia de la asociación mientras que la presa es afectada negativamente. La selección natural que actúa sobre la población de depredadores tiende a aumentar la eficiencia de los individuos para encontrar, capturar y comer presas; mientras que al actuar sobre la población de presas favorece nuevas adaptaciones que permiten a los individuos evitar ser encontrados, atrapados y comidos. Estas interacciones han dado lugar, a escala evolutiva, a algunas adaptaciones muy particulares y diversas de los depredadores, tales como los comportamientos sociales de caza de leones y lobos, los colmillos plegables y aparatos de inyección de veneno de las serpientes, y las telas complejas y resistentes de las arañas. Del mismo modo, las presas han desarrollado mecanismos para escapar de la depredación, tales como formas y coloraciones del cuerpo para camuflarse, movimientos en manadas para perturbar o interrumpir el camino de un depredador que ha centrado su atención en una presa en particular, liberación de sustancias químicas para confundir a los depredadores (como la tinta de los calamares), exhibiciones de distracción como las que realizan algunas aves para desviar la atención lejos del nido o la cría, comportamientos defensivos de patear, alejarse rápidamente o liberar señales químicas de alarmas a sus congéneres para huir, como los que realizan los áfidos frente a otros insectos depredadores o parasitoides. En otros casos, las presas intentan intimidar a sus depredadores mediante exhibiciones agresivas, o apariencia temible, como varias especies de peces y sapos que se llenan de aire para parecer más grandes frente a posibles depredadores.

Dinámica de la interacción depredador-presa

La dinámica de la interacción depredador-presa presenta una tendencia a oscilar (Figura 7.1a), aunque bajo ciertas condiciones puede estabilizarse. Para interpretar los factores que determinan esta dinámica se han desarrollado modelos matemáticos, que suelen ser complejos y variables en función de la biología y ecología de las especies involucradas.

Para representar tal dinámica, a principios del siglo XX, Lotka (1925) y Volterra (1926, 1931) escribieron las primeras ecuaciones diferenciales acopladas, que estiman la velocidad o tasa de cambio poblacional en función del tiempo, y constituyen el modelo más simple que nos ayuda a entender la interacción,

$$dN/dt = rN - CNP \quad (1)$$

$$dP/dt = gCNP - d_2P \quad (2),$$

donde N es la densidad de la población de la presa, P es la densidad del depredador, r es la tasa instantánea de crecimiento poblacional de la presa (por individuo), d_2 es la tasa de mortalidad del depredador (por individuo) en ausencia de presas, y C y g son constantes de depredación. El término CN en la ecuación (1) representa la respuesta funcional, y describe el consumo que realiza un individuo depredador en relación a cambios en la densidad de la presa, que en

esta ecuación simple es una constante. El término CN en la ecuación (2) representa la respuesta numérica, que es el cambio en el tamaño poblacional de un depredador, ya sea por aumento de la tasa de nacimientos (tal vez combinado con una disminución de la tasa de mortalidad) o por inmigración o agregación, en respuesta a un aumento en la densidad de sus presas. La constante g en este modelo suele describirse como la tasa de conversión de presas en nuevos individuos depredadores. Esta respuesta determina el retraso temporal que se observa en los ciclos acoplados característicos de la dinámica depredador-presa.

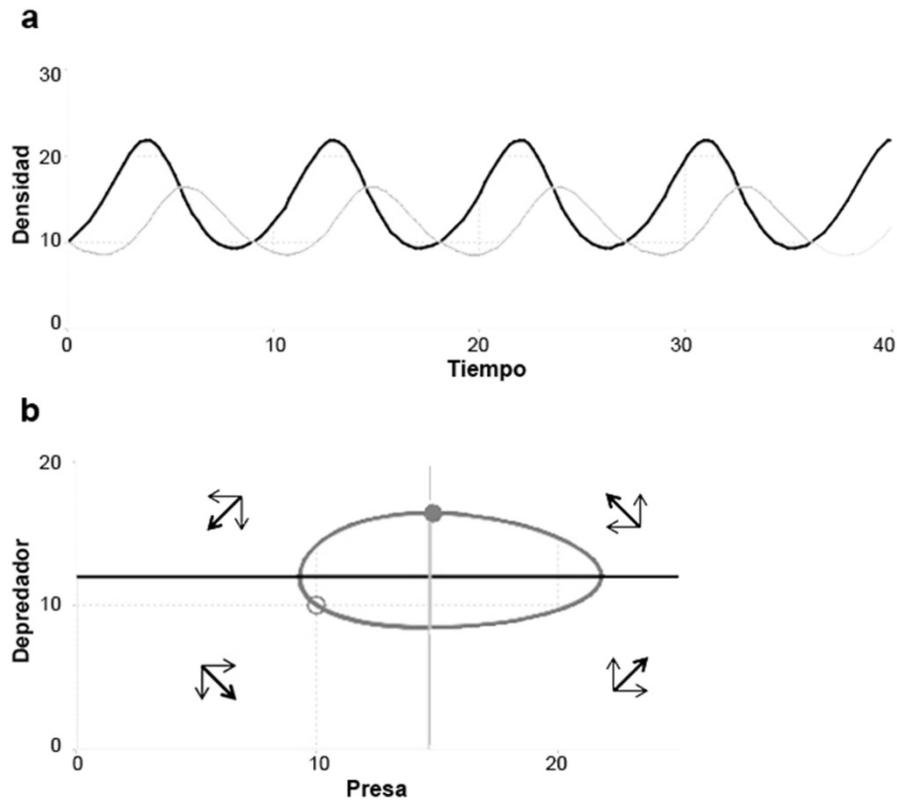
En este modelo simple, cada población es limitada por la otra y no hay un efecto de autolimitación por la propia densidad, es decir de la competencia intraespecífica. Así, en ausencia del depredador la población de la presa crece exponencialmente y de manera potencialmente ilimitada. El producto de las densidades de las dos especies, NP , refleja el número de encuentros entre ellos, que, multiplicado por la constante C , aparece con un signo negativo en la ecuación de la presa y actúa disminuyendo su tasa de crecimiento poblacional.

Una forma de estudiar la interacción depredador-presa, conocida como “análisis gráfico” o “de las isoclinas”, consiste en un gráfico cuyo eje de las abscisas representa la densidad de la población de presas, y el eje de las ordenadas representa la densidad de la población de depredadores (Figura 7.1b). Se dibujan dos isoclinas en el gráfico, una es la isoclina cero del depredador, que representa la densidad de presas que determina un crecimiento cero de la población del depredador. Las combinaciones de densidades de ambos a la derecha de la línea de la isoclina permiten a la población del depredador aumentar, mientras que, con las combinaciones de densidades a la izquierda, la población del depredador disminuye. La otra línea, es la isoclina cero de la presa, y representa la densidad del depredador que da como resultado el crecimiento cero de la población de la presa.

Estas líneas se construyen despejando de la ecuación (1) la densidad del depredador que hace cero la tasa de crecimiento poblacional de la presa ($dN/dt=0$) o “isoclina cero de la presa” (r/C), y de manera similar, despejando la densidad de la presa que hace cero la tasa de crecimiento poblacional del depredador ($dP/dt=0$), “isoclina cero para el depredador”, (d_2/Cg). Estas isoclinas indican un umbral de densidad de presas, por debajo del cual la densidad del depredador disminuirá por escases de alimento, mientras que por encima de ese umbral podrá aumentar. De manera similar, por debajo de una densidad determinada de depredadores disminuirá la limitación sobre el crecimiento de las presas, por lo tanto, la población podrá crecer, mientras que por encima de tal densidad la población de presas decrecerá. Existe un equilibrio conjunto donde las dos isoclinas se cruzan (marcado con un círculo lleno en la Figura 7.1b), y a cualquier par inicial de densidades se producirán oscilaciones de cierta magnitud, dependiendo de las condiciones iniciales de densidad. Densidades iniciales cercanas al punto de equilibrio dan como resultado oscilaciones repetidas de baja amplitud, mientras que densidades iniciales más alejadas del punto de equilibrio generan oscilaciones de mayor amplitud. Por lo tanto, este par de ecuaciones diferenciales tiene una solución periódica, con las densidades de ambas poblaciones cambiando cíclicamente y desfasadas en el tiempo. Matemáticamente, un sistema de tal repetición se denomina neutralmente estable (Figuras 7.1 a y b).

Figura 7.1

Dinámica de la interacción depredador-presa, de ciclos neutrales



El modelo simple depredador-presa de Lotka–Volterra se basa en los siguientes supuestos:

En ausencia de depredadores, la población de la presa crece exponencialmente.

La tasa de crecimiento del depredador está limitada solamente por la disponibilidad de presas.

Tanto las presas como los depredadores se reproducen continuamente, los individuos de cada población no están diferenciados en edades y son idénticos entre sí.

La tasa de depredación es proporcional a la tasa de encuentros entre depredadores y presas, y es una función al azar de la densidad de la población.

El depredador tiene una tasa de mortalidad constante, denso-independiente.

Este modelo básico omite por completo otras características importantes de la interacción, como por ejemplo que la población de la presa puede crecer de manera densodependiente, y que diferentes especies de depredadores poseen distintas maneras de capturar y consumir presas (respuesta funcional) y de aumentar su población (respuesta numérica) en función del aumento de la densidad de presas.

Como podemos ver si hacemos simulaciones con el software POPULUS 5.5 desarrollado en la Universidad de Minnesota (Alstad 2001), los modelos que incorporan estas características no conducen a ciclos neutralmente estables, sino a otras dinámicas tales como oscilaciones amortiguadas u oscilaciones crecientes. En el primer caso las poblaciones de presas y depredadores tienen oscilaciones a lo largo del tiempo, que se van amortiguando hasta puntos estables o ciclos límites estables (Figuras 7.2a y 7.3a, respectivamente). En el caso de la dinámica de oscilaciones crecientes, el sistema tiende a la extinción de la presa y/o el depredador (Figura 7.4a) (Hassell 1978).

Los modelos que incorporan estas características no conducen a ciclos neutralmente estables, como veremos más adelante, sino a otras dinámicas tales como oscilaciones amortiguadas u oscilaciones crecientes. En el primer caso las poblaciones de presas y depredadores tienen oscilaciones a lo largo del tiempo, que se van amortiguando hasta puntos estables o ciclos límites estables (Figuras 7.2a y 7.3a, respectivamente). En el caso de la dinámica de oscilaciones crecientes, el sistema tiende a la extinción de la presa y/o el depredador (Figura 7.4a) (Hassell 1978).

En relación a la estabilidad o inestabilidad del sistema, podemos ver tres resultados posibles de la trayectoria del mismo, que corresponden a vectores que forman, 1) un círculo u óvalo cerrado (Figura 7.1b) representando oscilaciones neutras, 2) una espiral hacia adentro que corresponde a oscilaciones amortiguadas (Figuras 7.2b y 7.3b), y una espiral hacia afuera que corresponde a oscilaciones crecientes que conducen a la extinción de una o ambas especies (Figura 7.4b). Los círculos llenos representan combinaciones de densidad depredador-presa de equilibrio, y los círculos vacíos las densidades iniciales.

Si incorporamos al modelo básico la densodependencia en el crecimiento poblacional de la presa, las ecuaciones son,

$$dN/dt = rN \left(\frac{K-N}{K} \right) - CNP \quad (3)$$

$$dP/dt = -d_2P - gCNP \quad (4),$$

donde K representa la capacidad de carga para la población de la presa.

La dinámica del sistema en este caso es de oscilaciones amortiguadas (Figura 7.2a) y la isoclina cero para la presa es,

$$P = r/C - (r/CK)N,$$

Esta isoclina representa una línea con intersección $y=r/C$, pendiente $-r/(CK)$, e intersección $x=K$, (Figura 7.2b)

mientras que la isoclina del depredador queda igual a la del modelo original.

Figura 7.2

Dinámica de la interacción depredador-presa: oscilaciones amortiguadas hacia puntos estables

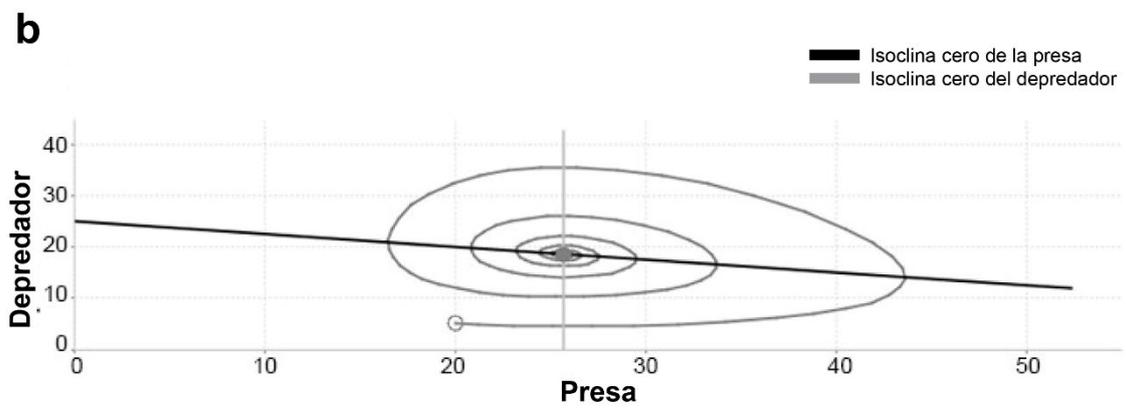
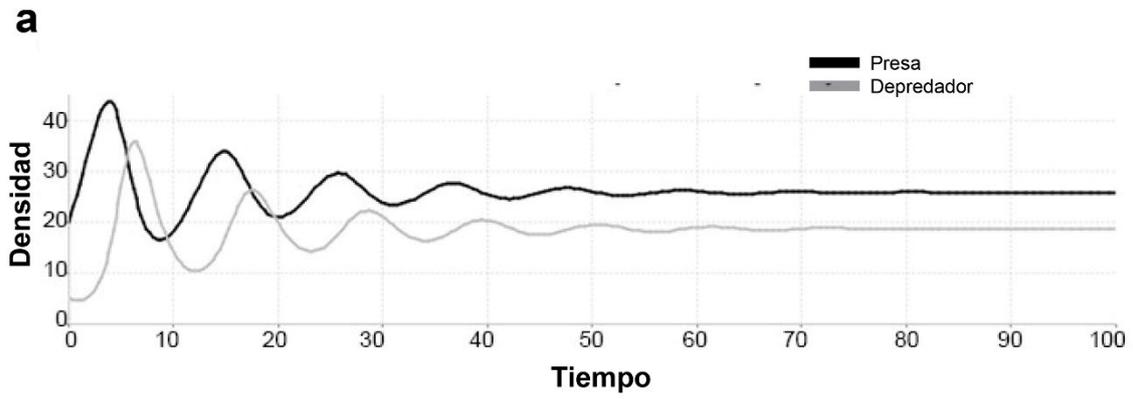


Figura 7.3

Dinámica de la interacción depredador-presa: oscilaciones amortiguadas hacia ciclos límites estables

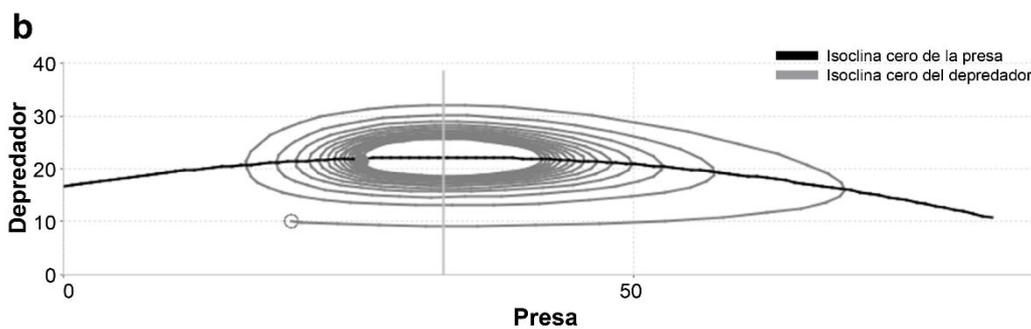
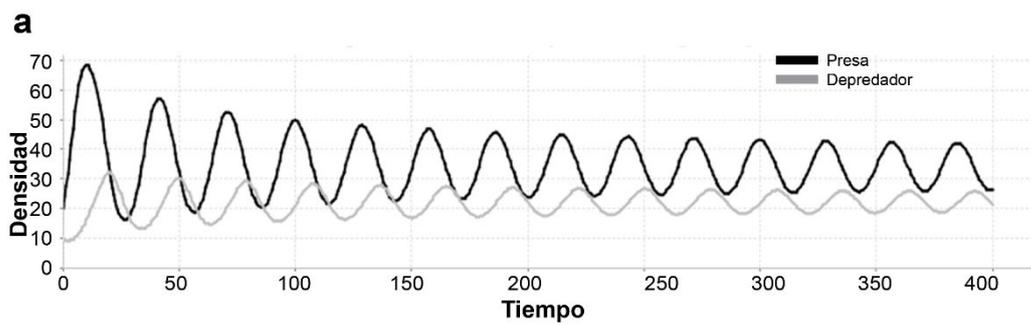
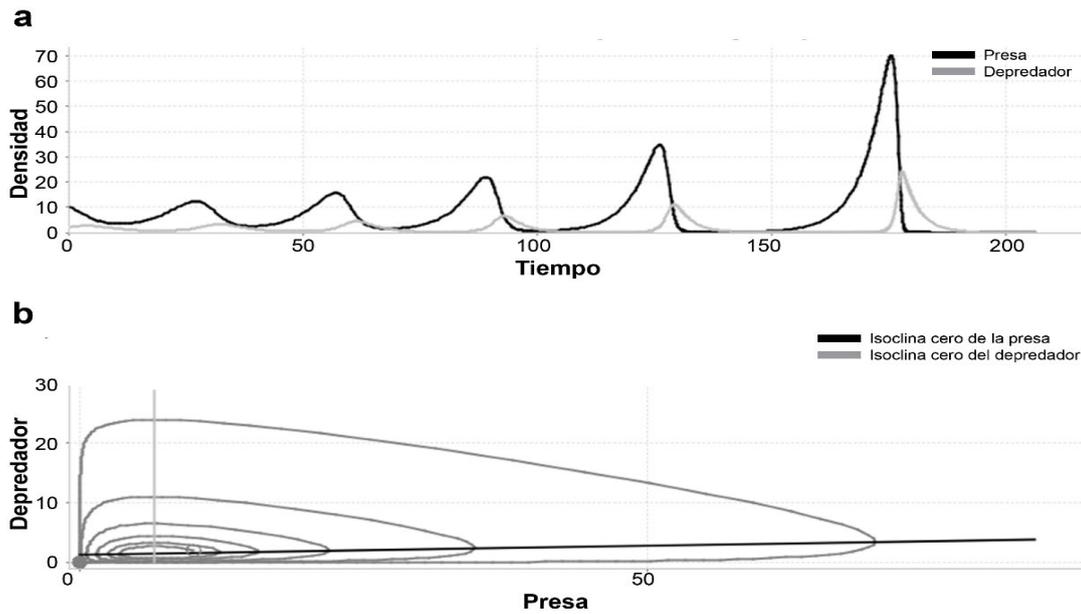


Figura 7.4

Dinámica de la interacción depredador-presa: oscilaciones crecientes hacia la extinción

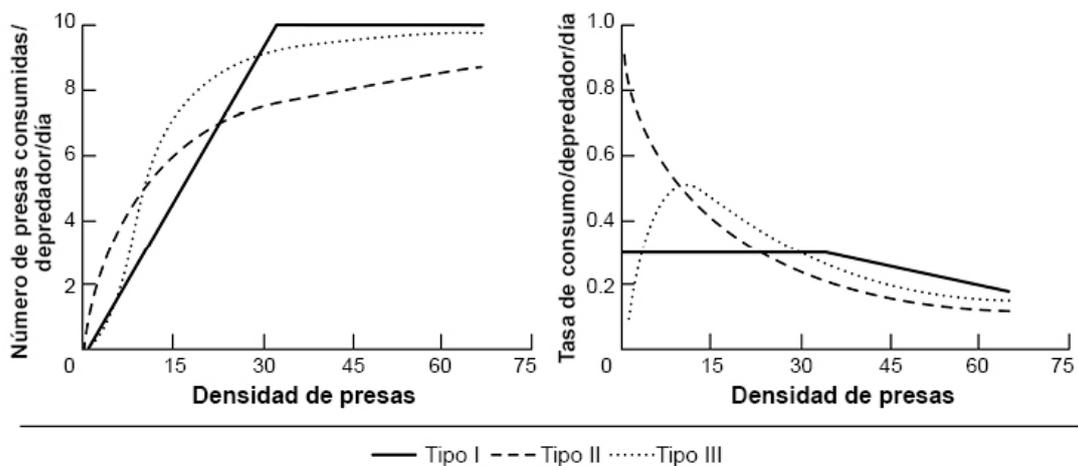


Respuesta funcional

La respuesta funcional de un depredador describe los cambios en su tasa de consumo en respuesta a la densidad de presas. Se determina experimentalmente, registrando el número de presas consumidas por un individuo del depredador durante un tiempo fijo (en general 24h), frente a diferentes cantidades de presas. Existen tres tipos de respuesta funcional (Figura 7.5).

Figura 7.5

Tipos de respuesta funcional de un depredador



Nota Adaptado de Mc Callum (2000).

En la respuesta funcional de Tipo I, el número de presas consumidas por un individuo depredador está limitado solamente por la densidad de presas, por lo tanto, en un amplio rango de densidades, el consumo está linealmente relacionado con la densidad de presas, es decir que la respuesta funcional es una línea recta hasta una densidad umbral (Figura 7.5a). Los encuentros entre el depredador y las presas son al azar, y la tasa de consumo, en relación a las presas disponibles, permanece constante a medida que aumenta la densidad de presas (Figura 7.5b). Este tipo de respuesta funcional es típica de los animales filtradores y algunas arañas tejedoras de telas, que pueden atrapar varias presas simultáneamente.

En la respuesta de Tipo II, a medida que aumenta la densidad de presas el número de presas consumidas va disminuyendo (Figura 7.5), y la proporción de presas capturadas o tasa de consumo en relación al total de presas ofrecidas también decrece (Figura 7.5). Esto ocurre porque los depredadores están limitados por el tiempo de manipuleo (h) necesario para capturar y consumir cada presa, por lo cual hay un límite para la tasa a la cual cada depredador puede procesar presas. Los depredadores con una respuesta funcional de Tipo II son por lo tanto menos capaces de reducir el crecimiento poblacional de sus presas, ya que les dan más oportunidades de escapar de la depredación cuanto mayor es la densidad. Esto es muy común en los depredadores insectos, ácaros, y algunas arañas, y en la mayoría de los parasitoides.

En la respuesta funcional de Tipo III, que presentan muchos vertebrados como aves y mamíferos, y algunos invertebrados entre ellos insectos, el número de presas consumidas es muy bajo cuando las mismas son escasas, se incrementa rápidamente con el aumento de la densidad de presas, y luego a mayores densidades la tasa de consumo se desacelera por efecto del tiempo de manipuleo, hasta alcanzar la densidad de presas a la cual el depredador está saciado (Figura 7.5), al igual que en la respuesta de Tipo II. El incremento en la tasa de consumo a densidades intermedias de presas (Figura 7.5), puede deberse a que los depredadores “aprenden” a descubrir y capturar presas con mayor eficiencia, o simplemente aumenta la tasa de encuentros, cuando hay más presas. La depredación dependiente de la densidad que ocurre en ciertas densidades de presas contribuye a la regulación de la población de presas y puede promover la estabilidad de la interacción.

La tasa de consumo, en las respuestas de Tipo II y III está influenciada principalmente por la cantidad de tiempo y/o energía dedicados a la búsqueda y la captura.

Si incorporamos al modelo básico de Lotka-Volterra, el cual asume una respuesta funcional de Tipo I, los otros tipos de respuesta funcional, podemos construir un modelo más realista. **Al considerar la respuesta funcional de Tipo II,** el número de presas atacadas por depredador por unidad de tiempo (N_a/T) no es una fracción constante del número total de presas (CN), sino que los depredadores consumen a una tasa que depende de, el área en la que el depredador puede buscar presas (C) (también se suele llamar eficiencia de búsqueda e indicarse con la letra a), el tiempo de búsqueda (T_s), y la densidad de presas (N).

Entonces podemos estimar el número de presas atacadas como,

$$N_a = CT_s N$$

Sin embargo, el tiempo total (T_t) que pasa un depredador alimentándose es igual al tiempo que destina a buscarla (T_s) más el tiempo que destina a manipularla y consumirla (T_h),

$$T_t = T_s + T_h$$

El tiempo de manipuleo debe ser entonces sustraído del tiempo total disponible, en proporción al número de presas consumidas, por lo tanto, el tiempo de búsqueda será,

$$T_s = T_t - T_h N_a$$

Entonces, el número de presas atacadas será,

$$N_a = C(T_t - T_h N_a) N, \text{ que puede ser escrito como, } N_a = \frac{C N T_t}{1 + C N T_h}$$

La tasa de consumo por depredador por unidad de tiempo es,

$$N_a / T_t = \frac{C N}{1 + C N T_h}$$

Reemplazamos en el modelo básico,

$$\frac{dN}{dt} = rN - \frac{C N}{(1 + C N T_h)} P$$

$$\frac{dP}{dt} = -d_2 P + g \frac{C N}{(1 + C N T_h)} P$$

La dinámica de la interacción representada mediante este modelo presenta ciclos divergentes, de amplitud creciente, y el sistema es inestable, es decir que tiende a la extinción de ambas poblaciones (Figura 4a).

Las isoclinas serán,

$$P = \frac{r T_h N + r}{d_2}$$

$$N = \frac{d_2}{C} (g - d_2 T_h)$$

La isoclina del depredador es una línea recta vertical definida por la relación entre las constantes, como en el modelo básico, pero la de la presa es una línea con pendiente positiva (Figura 4b).

Si a este modelo con respuesta funcional de Tipo II le agregamos la densodependencia en el crecimiento poblacional de la presa, el sistema tiende a estabilizarse (Figura 6a) y las ecuaciones son,

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K - N}{K} \right) - \frac{C N}{(1 + C N T_h)} P$$

$$\frac{dP}{dt} = -d_2 P + g \frac{C N}{(1 + C N T_h)} P$$

La isoclina del depredador no cambia, pero la de la presa es,

$$P = \frac{r}{a} + N \left(\frac{r T_h - r/aK}{K} \right) - N^2 \left(\frac{r T_h}{K} \right)$$

Esta isoclina tiene una forma de “joroba” con intersección en $y = r/C$ y en $x = K$ (Figura 6b). La dinámica de la interacción depende del valor de la isoclina del depredador. Si la isoclina del depredador cruza a la de la presa en la parte descendente, se trata de un depredador “poco eficiente” con tasa de ataque y respuesta numérica bajas, se producen oscilaciones convergentes (Figura 7.6a), y

el sistema tiende a un equilibrio estable donde ambas isoclinas se cruzan (Figura 7.6b), mientras que las oscilaciones son divergentes (Figura 7.7a) si la isóclina del depredador cruza a la de la presa en la parte ascendente (Figura 7.7b). En este caso se trata de un depredador “muy eficiente” con más alta tasa de ataque y mayor respuesta numérica, siendo la dinámica de ciclos límites (7.7a y b).

Figura 7.6

Presa con crecimiento logístico, depredador “poco eficiente” y con respuesta funcional de Tipo II

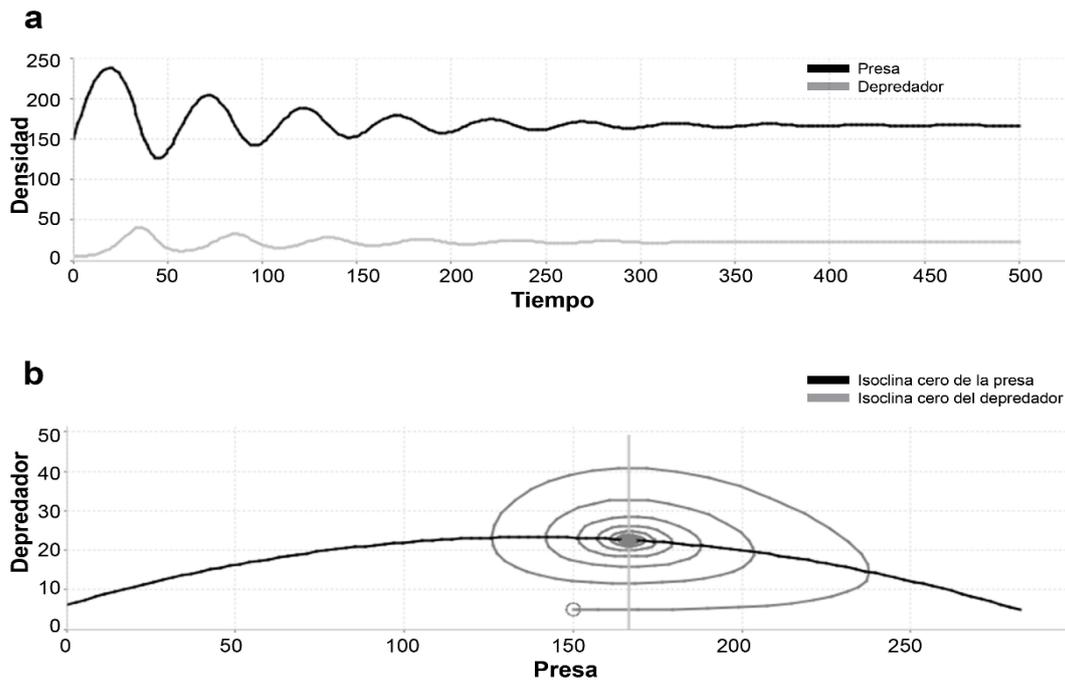
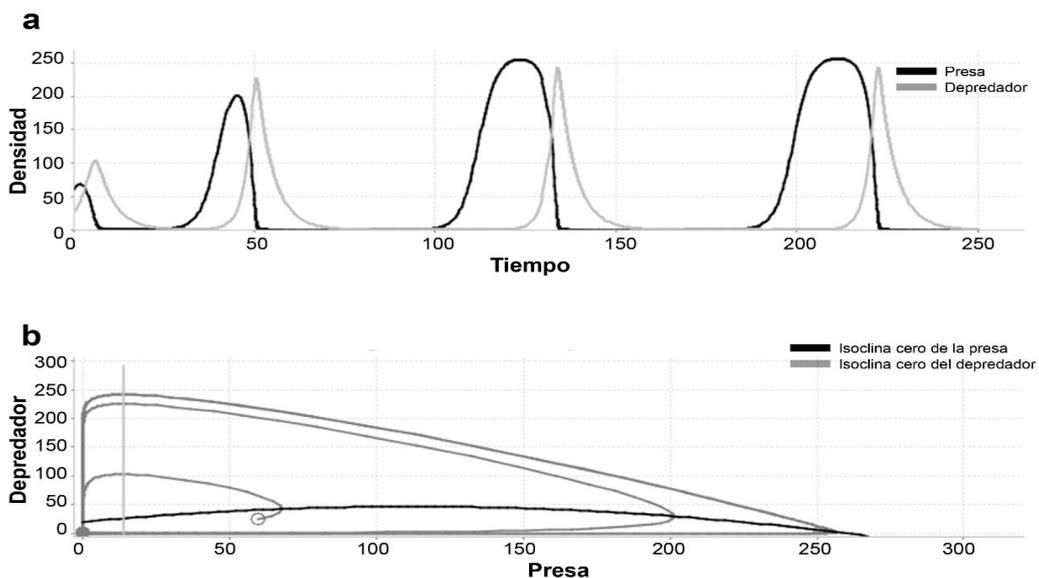


Figura 7.7

Presa con crecimiento logístico, depredador “muy eficiente” y con respuesta funcional de Tipo II



Esto ocurre también cuando la presa tiene condiciones muy óptimas para su crecimiento poblacional y la capacidad de carga de su población aumenta. A esto se lo denomina “paradoja del enriquecimiento”, ya que a pesar de que el depredador tendría más presas para aumentar su desempeño, se produce un corrimiento de su isoclina hacia la izquierda y el sistema se hace más inestable.

En el caso de la respuesta funcional de Tipo III, la dinámica también es de ciclos límites (Figura 7.8a) y la función que describe la tasa de ataque o tasa de consumo se representa como,

$$N_a = \frac{CN^2}{1+CN^2Th}$$

Si la incluimos en el modelo,

$$\frac{dN}{dt} = r_1N\left(\frac{K-N}{K}\right) - \left(\frac{CN^2}{1+CN^2Th}\right) P$$

$$\frac{dP}{dt} = -d_2P + g \left(\frac{CN^2}{1+CN^2Th}\right) P$$

La isoclina cero para el depredador es una línea recta vertical definida por la relación entre las constantes, mientras que la isoclina cero para la presa (densidad de depredadores que hacen cero su tasa de crecimiento poblacional) se obtiene como,

$$\frac{dN}{dt} = 0$$

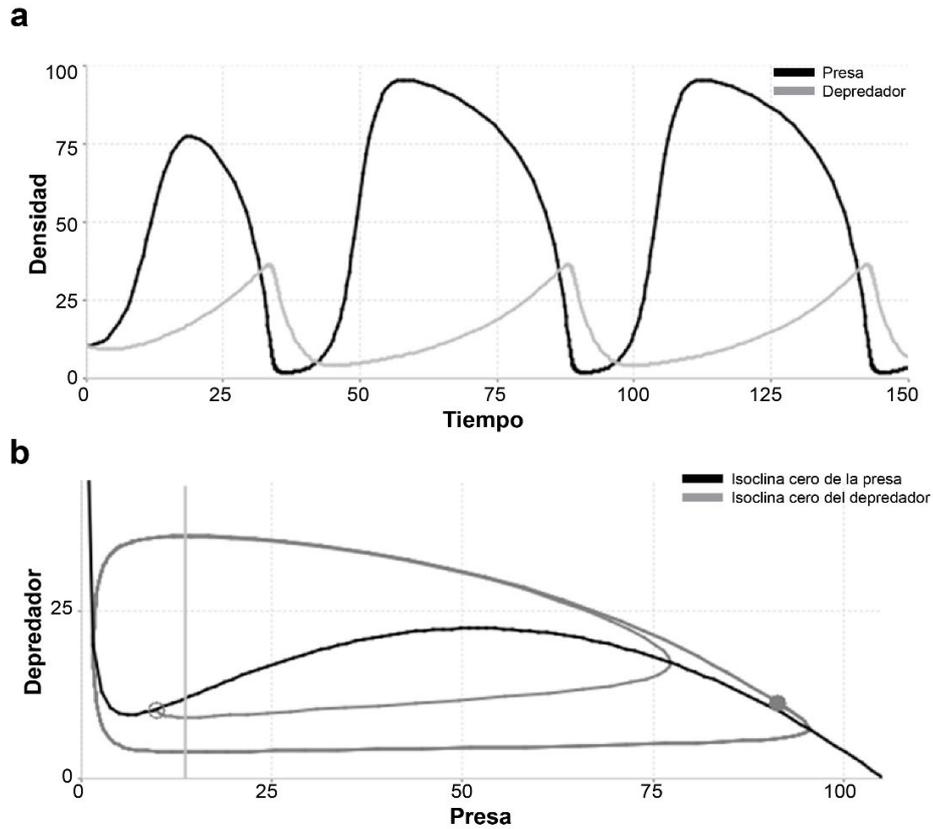
$$r_1N\left(\frac{K-N}{K}\right) = \left(\frac{CN^2}{1+CN^2Th}\right) P$$

$$P = \frac{r_1N\left(\frac{K-N}{K}\right)}{\left(\frac{CN^2}{1+CN^2Th}\right)}$$

Esta isoclina tiene una forma particular (Figura 7.8b) ya que a bajas densidades de presas el depredador consume a una tasa creciente, por lo tanto, a medida que aumenta la densidad son necesarios menos depredadores para que la población de la presa no crezca. Sin embargo, a una determinada densidad de presas el tiempo de manipuleo comienza a influir y la forma de la isoclina es semejante a la que se obtiene cuando la respuesta funcional es de Tipo II, es decir una línea con pendiente positiva. Nuevamente, si además incluimos en el modelo el crecimiento denso dependiente de la presa, obtenemos una isoclina para el depredador con la forma inicial mencionada, que luego decrece a medida que la densidad de presas se acerca a su capacidad de carga, ya que el efecto autolimitante hace que sean necesarios cada vez menos depredadores para hacer cero su tasa de crecimiento (forma de “joroba”).

Figura 7.8

Depredador con respuesta funcional de Tipo III



Es posible complejizar aún más el modelo de Lotka-Volterra incorporando factores que modifican la isocline del depredador, tales como la presencia de presas alternativas, la densodependencia en el crecimiento poblacional del depredador y la respuesta de agregación del depredador.

En resumen, las interacciones depredador-presa constituyen un circuito de retroalimentación negativa cuya estabilidad depende de las propiedades tanto del depredador como de la presa. Interacciones inestables ocurren a causa del retraso temporal, y cuando depredadores altamente eficientes atacan presas muy vulnerables. Sin embargo, la interacción se puede estabilizar si los depredadores están limitados por otros factores ambientales o de comportamiento, o también si se minimiza su impacto en la presa porque la misma escapa a la depredación mediante comportamientos defensivos o refugios.

El modelo de Lotka–Volterra muestra la naturaleza cíclica que tiende a la inestabilidad en la interacción depredador-presa, y ayuda a comprender los mecanismos que la estabilizan: (1) la heterogeneidad del ambiente; (2) la forma en que el depredador busca y consume presas, en particular la respuesta funcional de Tipo III; (3) la dependencia de la densidad en la población de presas no relacionada con la población de depredadores; (4) refugios para las presas; (5) menor eficiencia del depredador; (6) existencia de recursos menos óptimos para la presa, lo cual ralentiza su tasa de crecimiento y evita la “paradoja del enriquecimiento”; (7) un complejo de depredadores que incluye suficientes generalistas para amortiguar los efectos desestabilizadores de los depredadores especialistas; y (8) las defensas físicas, químicas o de comportamiento efectivas por parte de las presas para escapar en el espacio o en el tiempo y limitar la depredación (Rockwood, 2015).

Numerosos modelos más complejos se han generado a partir de estos modelos clásicos, y varios ecólogos y matemáticos continúan explorando el efecto de diferentes factores sobre la dinámica de la interacción depredador-presa, tal como el desarrollado por Alebraheem (2021) que adiciona la inmigración de presas y obtiene una dinámica estable de fluctuaciones crecientes.

La interacción depredador-presa es un tema central de la Ecología, ya que su conocimiento permite interpretar cómo se estructuran las comunidades en sistemas naturales y productivos. Desde el punto de vista aplicado, comprender las particularidades de interacciones específicas depredador-presa es importante en la conservación de especies amenazadas, en intervenciones sobre ambientes naturales para la extracción de individuos con fines recreativos o económicos, y para el control biológico de plagas y malezas en sistemas agrícolas.

Parasitoidismo

Los parasitoides son insectos, pertenecientes principalmente a los órdenes Hymenoptera y Diptera (Figura 7.9), cuyos adultos son de vida libre y ponen sus huevos dentro o cerca de otros insectos (también arañas). Los estados inmaduros se desarrollan dentro o sobre el hospedador (especies endoparasitoides o ectoparasitoides, respectivamente), lo consumen totalmente y lo matan, emergiendo en general como adultos. En algunas especies solo un parasitoide emerge de un hospedador (solitarios), mientras que en otras se desarrollan varios individuos dentro de un mismo individuo hospedador (gregarios).

Algunas especies son parasitoides de huevos, otras atacan larvas, otras son exclusivas de pupas y algunas parasitan adultos. Cada especie suele atacar un rango estrecho de especies hospedadoras, ya que deben adaptar su ciclo de vida al de sus hospedadores, por lo cual son

bastante especialistas. Son importantes factores de mortalidad de la mayoría de las especies de insectos y se utilizan como agentes de control biológico de plagas y vectores de enfermedades.

Figura 7.9

Ectoparasitoide gregario de larvas de Lepidoptera



Nota. Fuente Biobichos <http://www.biobichos.cl/index.php/es/goniozus-legneri>

La efectividad de una especie de parasitoide, o la proporción de parasitismo que causa sobre la población de su hospedador, depende de su eficiencia en localizarlo, explorando señales a larga y corta distancia, y del reconocimiento del hospedador como adecuado para su desarrollo. La proporción de parasitismo está determinada entonces por la tasa a la cual la hembra deposita sus huevos, y por lo tanto cada huevo depositado es un hospedador atacado.

Para describir la dinámica parasitoide-hospedador Nicholson y Bailey (1935) desarrollaron un modelo que se utiliza como base para otros más complejos y realistas. Este modelo tiene dos ecuaciones, una para estimar la densidad del hospedador (N) y otra para la densidad del parasitoide (P) en el tiempo t.

El modelo tiene la forma,

$$N_{t+1} = \lambda N \exp(-aP_t)$$

$$P_{t+1} = N_t [1 - \exp(-aP_t)]$$

donde N_t y P_t son los números de hospedadores y parasitoides, respectivamente en el tiempo t , λ es la tasa neta de incremento del hospedador en ausencia de parasitoides y a es la proporción de hospedadores encontrados por un parasitoide, que puede ser definida como la eficiencia de búsqueda o tasa de ataque del parasitoide, o la probabilidad de que un parasitoide encuentre un hospedador. También se denomina a este parámetro como área de descubrimiento del parasitoide, o área dentro del cual encuentra todos los hospedadores. El modelo asume que los encuentros son al azar, es decir que la proporción de hospedadores que son encontrados 0, 1, 2, 3 o más veces está dada por los términos de la distribución de Poisson (distribución de probabilidades discreta que se aplica a las ocurrencias de algún evento aleatorio durante un periodo determinado).

Los hospedadores que no fueron atacados se reproducen, mientras que, de los que fueron atacados emergen parasitoides. El modelo asume que cada hospedador solamente tiene un parasitoide (aunque como hemos mencionado antes, hay algunas especies gregarias). Por lo tanto, el número de hospedadores atacados en una generación determina el número de parasitoides en la siguiente, y depende de la tasa de encuentros entre individuos de ambas especies. Debido a que hay un tiempo de retraso entre que las hembras depositan los huevos y emerge la siguiente generación, se usan modelos discretos para describir la interacción, mediante ecuaciones en diferencia (no ecuaciones diferenciales, como en los modelos continuos para la interacción depredador-presa que fueron descritos anteriormente).

El modelo de Nicholson-Bailey, tiene dos supuestos que lo hacen demasiado simple y alejado de la realidad:

- 1) el número de parasitoides está determinado solamente por la tasa de encuentros con sus hospedadores,
- 2) el número de hospedadores crecerá exponencialmente salvo por los encuentros al azar con los parasitoides que van removiendo individuos de la población (Begon et al. 1996).

Este modelo es inherentemente inestable, ya que produce oscilaciones que finalizan con la extinción de una o las dos especies (Figura 7.10a y b). La estabilidad puede lograrse incorporando a este modelo simple el componente de densidad-dependencia en el crecimiento de los hospedadores (Figura 7.11a y b) o la competencia entre los parasitoides, que también se denomina interferencia mutua.

Figura 7.10

Dinámica de la interacción parasitoide-hospedador

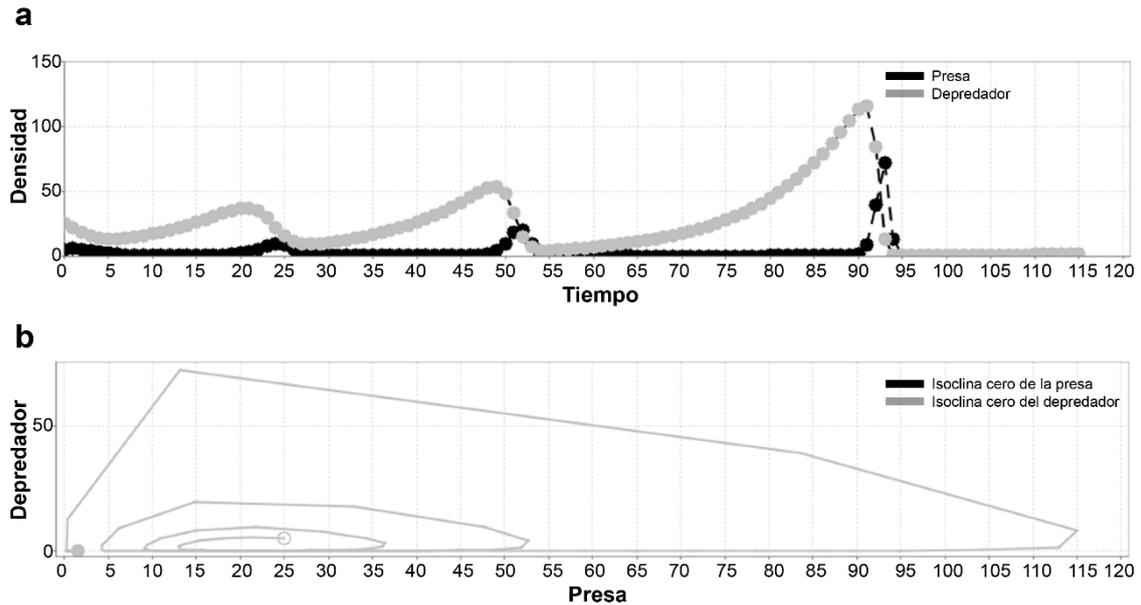
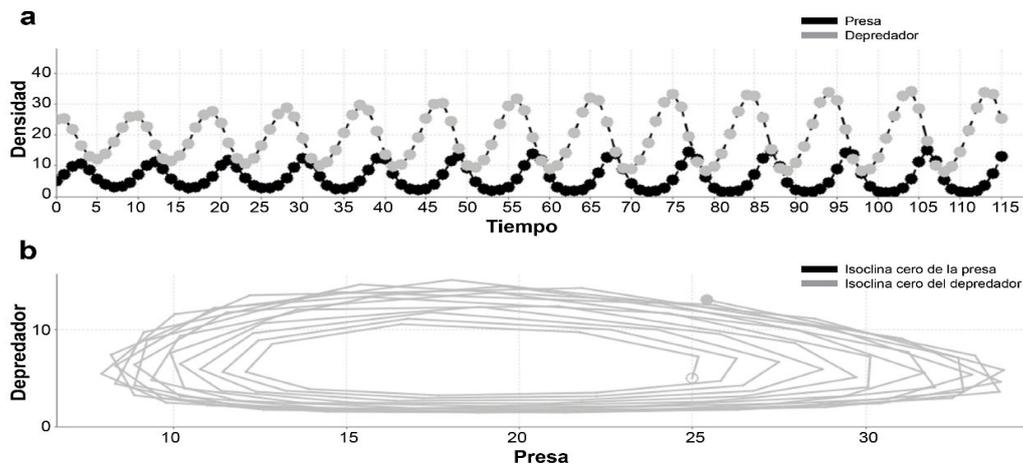


Figura 7.11

Dinámica de la interacción parasitoide-hospedador, de ciclos crecientes



La estabilidad de la interacción también es afectada por la eficiencia de búsqueda (a). Un parasitoide muy eficiente produce extinción de ambas especies, un valor intermedio de eficiencia de búsqueda puede resultar en la extinción solamente del depredador, mientras que una baja eficiencia o tasa de ataque conduce a un punto de equilibrio estable, y si el parasitoide es aún menos eficiente, a su extinción.

De manera similar a lo que ocurre en la interacción depredador-presa, otros **factores que estabilizan la interacción en el modelo parasitoide-hospedador de Nicholson-Bailey** son, (1) competencia por interferencia entre las hembras de los parasitoides, lo cual implica que la tasa de oviposición disminuye ya que las hembras compiten y evitan que otras hembras ovipongan, (2) refugios para los hospedadores, cuando los hospedadores no pueden ser encontrados en ciertos lugares del hábitat, y por lo tanto la interacción se vuelve más estable (Hassell, 1978), (3) respuesta funcional de Tipo III, (4) diferencias en el riesgo de parasitismo de los hospedadores debido a factores genéticos, heterogeneidades espaciales o exposición a parasitoides durante diferentes períodos y en diferentes momentos (Singh, 2021).

Dada su importancia como agentes de control biológico, la biología de los parasitoides y la interacción con sus hospedadores es ampliamente estudiada en el mundo entero en diferentes sistemas productivos. En nuestro país es necesario profundizar el conocimiento de especies nativas de parasitoides, para propiciar su utilización en el manejo de especies perjudiciales mediante estrategias aumentativas y por conservación, que permitan minimizar el uso de plaguicidas químicos.

Depredación intragremio

La depredación intragremio (DIG) ocurre cuando dos consumidores que comparten un recurso son potenciales competidores y participan también en una interacción depredador-presa, ya que uno consume al otro o ambos se consumen mutuamente (Polis y McCormick 1987, Polis et al. 1989). Esta interacción puede considerarse como un caso extremo de competencia por interferencia.

La DIG puede ser unidireccional, es decir que intervienen, la presa compartida (por ejemplo, un herbívoro), la presa intragremio o mesodepredador (depredador especialista que consume sólo a la presa), y el depredador intragremio (depredador generalista que consume tanto a la presa compartida como a la presa intragremio). Polis et al. (1989) definieron gremio como el conjunto de todos los taxa en una comunidad que explotan la misma clase de recurso ambiental (alimento o espacio) y pueden competir, independientemente de las diferencias en las tácticas de adquisición de recursos. La mayoría de los depredadores comen distintos tipos de alimentos en un rango de tamaño particular, independientemente de los niveles tróficos o del tipo de alimentación de las presas, y en general las especies más grandes son frecuentemente omnívoras, consumiendo un recurso determinado y también a los depredadores más pequeños (nivel intermedio) de ese recurso. Esta interacción caracteriza las redes alimentarias de agua dulce, marinas y terrestres. Por ejemplo, entre copépodos que se alimentan de zoo y fitoplancton, entre medusas, y entre peces pelágicos que se alimentan de huevos de peces pelágicos y demersales

(Irigoién y de Roos 2011), entre aves rapaces (Sergio y Hiraldo 2008) y entre insectos. Un estudio reciente identificó esta interacción entre depredadores pertenecientes a taxones tan dispares como marsupiales y arañas. El marsupial *Sminthopsis youngsoni* (Dasyuromorphia, Dasyuridae) es un insectívoro generalista en Australia, que consume arañas lobo *Lycosa* spp. (Araneae, Lycosidae) desproporcionadamente en relación con su disponibilidad, debido a la alta superposición en sus dietas (Potter et al. 2018).

Desde el punto de vista aplicado, la DIG es importante principalmente en programas de conservación de especies amenazadas y de control de especies perjudiciales.

En programas de conservación es importante tener en cuenta esta interacción, ya que, en los vertebrados, la depredación intragremio se ha visto implicada en el fracaso de algunos proyectos de reintroducción de carnívoros (Scheepers y Venzke 1995) y debe tenerse en cuenta durante las etapas preliminares de planificación de una reintroducción.

La DIG también es muy frecuente entre insectos, y es relevante desde el punto de vista aplicado en el control biológico de plagas, ya que, mediante la estrategia aumentativa, suelen liberarse individuos de dos o más especies de depredadores o parasitoides, para lograr mayor mortalidad sobre la población que se desea controlar. Sin embargo, la limitación poblacional de un depredador sobre otro por DIG, puede tener un efecto positivo sobre el crecimiento poblacional del herbívoro plaga al disminuir la presión de uno de sus factores de mortalidad. Por otra parte, la introducción de un enemigo natural en una nueva región para controlar una plaga, puede conducir a la pérdida de biodiversidad, ya que si se trata de un fuerte depredador intragremio puede provocar la extinción de un depredador intragremio débil o presa intragremio nativa. Un caso emblemático y reciente es el de *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae), la vaquita multicolorada asiática, depredador generalista nativo de Asia que ha sido introducido en numerosos países en Norte y Sud América y Europa, para el control biológico de áfidos (Saini 2004, Grez et al. 2010). Sin embargo, después de su introducción en nuevas áreas, esta vaquita se ha convertido en una especie invasora y es uno de los enemigos naturales exóticos más riesgosos que se usan en el control biológico inundativo (Roy et al. 2016). En las áreas donde ha sido introducida se reportaron varios efectos negativos tales como impacto en artrópodos no blanco, particularmente el desplazamiento de coccinélidos nativos por depredación intragremio (Grez et al. 2010). En la Argentina, esta especie fue introducida en la provincia de Mendoza a fines de la década del '90, proveniente de Francia, con la finalidad de mejorar el control biológico de los pulgones del duraznero (Saini 2004). En la actualidad su frecuencia y abundancia en los cultivos es cada vez mayor (Rocca et al. 2021).

Varios insectos depredadores suelen ser también depredadores intragremio de los parasitoides, ya que ambos enemigos naturales atacan insectos herbívoros que comparten. En este caso la interacción es unidireccional y se denomina “depredación intragremio coincidente”. El depredador intragremio y el parasitoide atacan al mismo individuo herbívoro, como es el caso de un depredador que consume un individuo que fue previamente atacado por un parasitoide (presa intragremio). En este caso la DIG impone una mortalidad sobre la población del parasitoide simi-

lar en magnitud a la que impone sobre el herbívoro. Esta interacción ha sido ampliamente estudiada en el marco del control biológico de plagas, ya que los insectos parasitoides y depredadores son muy importantes agentes de control de plagas, utilizados mundialmente mediante diferentes estrategias. Para ambos tipos de DIG la clave determinante para el control de la plaga es la preferencia del depredador intragremio por la presa intragremio o el herbívoro.

Esta interacción ha sido objeto de estudio de investigadores del Grupo de Ecología de Plagas y Control Biológico del CEPAVE (CONICET-UNLP), quienes abordamos la DIG entre especies de coccinélidos depredadores de pulgones plaga en los cultivos de pimiento y berenjena del cinturón hortícola de la ciudad de La Plata (Rocca et al. 2017, 2020, 2021). También existe DIG entre ellas y los parasitoides de estos pulgones (DIG coincidente) en el mismo sistema, y a continuación presentamos un ejemplo.

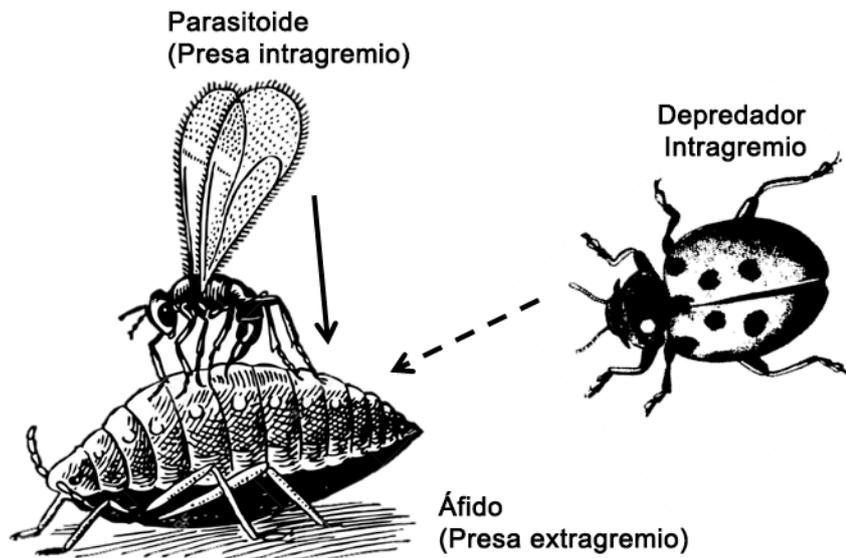
Caso de estudio, depredación intragremio coincidente entre vaquitas depredadoras y parasitoides de pulgones en el cinturón hortícola de La Plata

Los cultivos hortícolas suelen alojar un gran número de herbívoros que producen daños a las plantas, principalmente áfidos (“pulgones”), moscas blancas y trips. Los áfidos se consideran plagas importantes en numerosos cultivos en todo el mundo, y en el Cinturón Hortícola de La Plata los áfidos *Myzus persicae*, *Aphis gossypii* y *Macrosiphum euphorbiae* (Hemiptera, Aphidae) son muy frecuentes y abundantes. Sus principales enemigos naturales son los insectos afidófagos depredadores, en particular coccinélidos (“vaquitas”), y parasitoides de diferentes especies (Figuras 7.12 y 7.13). Los áfidos despliegan varios comportamientos antidepredador, tales como liberar feromonas de alarma, exudar por los cornículos, patear, caminar y dejarse caer de las plantas frente a depredadores y parasitoides. En relación con la DIG coincidente, los depredadores generalmente consumen tanto presas no parasitadas como recientemente parasitadas sin preferencia, pero discriminan progresivamente en función de estados más avanzados de parasitismo. En una tesis doctoral del Grupo de Ecología de Plagas y Control Biológico del CEPAVE (CONICET-UNLP), Rizzo (2019) encontró que las vaquitas nativas *Eriopis connexa* y *Coleomegilla quadrifasciata* (Coleoptera, Coccinellidae) mostraron preferencia por los individuos de *A. gossypii* con parasitismo reciente por la avispa parasitoide *Aphidius matricariae* (Haliday) (Hymenoptera, Braconidae), y evitaron depredar los áfidos que tenían parasitismo avanzado, cuyo cuerpo es globoso y con el tegumento esclerotizado por lo cual se los denomina “momias”. Una explicación posible a la no preferencia por áfidos en estado avanzado de parasitismo sería que las momias tienen un valor nutricional inferior y el depredador necesita más tiempo para poder alimentarse de ellas en comparación con áfidos sanos o con parasitismo reciente. Si bien la DIG coincidente tiene

un efecto negativo directo sobre la población de los parasitoides, al no ser las momias depredadas, una fracción de la población del parasitoide escapa a la depredación mitigando tal efecto negativo.

Figura 7.12

Esquema de depredación intragremio (DIG) coincidente



Nota. Fuente de la ilustración: composición original a partir de Banco de imágenes libres IStock (<https://www.istockphoto.com/>)

Figura 7.13

Depredador y parasitoide de áfidos



Depredador
Eriopis connexa



Parasitoide
Aphidius matricariae

Nota. Foto a la izquierda fuente E. Nieves (CEPAVE, CONICET-UNLP), foto a la derecha fuente Biobest Group NV

Referencias

- Alstad, D. 2001. *Basic Populus Models of Ecology*. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.
- Alebraheem, J. (2021). Dynamics of a predator–prey model with the effect of oscillation of immigration of the prey. *Diversity*, 13, 23.
- Begon, M., Mortimer, M., Thompson, D.J. (1996). *Population Ecology. A unified study of animals and plants*. Blackwell Science, London, UK.
- Sergio, F. y Hiraldo, F. (2008). Intraguild predation in raptor assemblages, a review. *Ibis*, 150 (Suppl. 1), 132–145.
- Grez, A., Zaviezo, T, González, G. y Rothmann, S. (2010). *Harmonia axyridis* en Chile, una nueva amenaza. *Ciencia e Investigación Agraria*, 37,145–149.
- Hassell, M. P. (1978). *The Dynamics of Arthropod Predator–Prey Systems*. Princeton University Press, Princeton, New York.
- Irigoien, X. y de Roos, A. (2011). The role of intraguild predation in the population dynamics of small pelagic fish. *Marine Biology*, 158,1683–1690. Lotka, A. J. (1925). *Elements of Physical Biology*. Reprinted 1956. Dover, New York.
- McCallum, H. (2000). *Population Parameters, Estimation for Ecological Models*. Blackwell Science. London, UK.
- Nicholson, A. J. y Bailey, V. A. (1935). *The balance of animal populations, part I*. Proceedings of the Zoological Society of London, 3, 551–598.
- Polis, G. y McCormick, S. (1987). Intraguild predation and competition among desert scorpions. *Ecology*, 68, 332-343.
- Polis, G, Myers, C. y Holt, R. (1989). The ecology and evolution of intraguild predation, potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecological Systems*, 20, 297-330.
- Potter T. I., Greenville A. C. y Dickman, C. R. (2018). Assessing the potential for intraguild predation among taxonomically disparate micro-carnivores, marsupials and arthropods. *Royal Society Open Science*, 5, 171872.
- Rizzo, E. (2019). Interacciones de interferencia intragremio entre enemigos naturales de áfidos en el cultivo de berenjena y su efecto sobre el control biológico. Tesis doctoral de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP).
- Rocca, M., Díaz Lucas, M. F y Greco, N. M. (2021). Effect of spatiotemporal association and trophic interactions between aphidophagous coccinellids towards aphid control. *Environmental Entomology* en prensa.
- Rocca, M., Rizzo, E., Greco, N. y Sánchez, N. (2017). Intra- and interspecific interactions between aphidophagous ladybirds, the role of prey in predator coexistence. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 162, 284–292.
- Rocca, M, Rizzo, E, Greco, N. 2020. Larval interactions between two aphidophagous coccinellids in sweet pepper. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 92(1), e20181163
- Rockwood, L. L. (2015). *Introduction to Population Ecology*. Second edition John Wiley & Sons Ltd, New York.

- Roy, H. E., Brown, P. M., Adriaens, T., Berkvens, N., Borges, I., Clusella-Trullas, S. et al. (2016). The Harlequin Ladybird, *Harmonia axyridis*, global perspectives on invasion history and ecology. *Biological Invasions*, DOI 10.1007/s10530-016-1077-6
- Saini E. D. (2004). Presencia de *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) en la provincia de Buenos Aires. Aspectos biológicos y morfológicos. *RIA*, 33 (1), 151-160
- Scheepers J. L. y Venzke K. A. E. (1995) Attempts to reintroduce African wild dogs *Lycaon pictus* into Etosha National Park, Namibia. *South African Journal of Wildlife Research*, 25, 138-140.
- Singh A. (2021) Stochasticity in host-parasitoid models informs mechanisms regulating population dynamics. *Scientific Reports*, 11(1), 16749.
- Sergio, F. y F. Hiraldo. (2008). Intraguild predation in raptor assemblages, a review. *Ibis* 150,132-145.
- Potter T.I., Greenville A. C. y Dickman, C. R. (2018). Assessing the potential for intraguild predation among taxonomically disparate micro-carnivores, marsupials and arthropods. *Royal Society Open Science*, 5, 171872. <http://doi.org/10.1098/rsos.171872>
- Volterra, V. (1926). Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118, 558–560.
- Volterra, V. (1931). *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Gauthiers-Vilars, Paris.