

Interacciones mutualistas entre animales y plantas

I. Introducción general

Juan Carlos Guix



UNIVERSITAT DE
BARCELONA

Centre de Recursos de Biodiversitat Animal

Interacciones mutualistas entre animales y plantas

I. Introducción general

Juan Carlos Guix

Coordinador del Proyecto Neopangea

e-mail: jcguix@pangea.org

© Centre de Recursos de Biodiversitat Animal, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona. 2021.

Gener, 2021

Publicat per:

Centre de Recursos de Biodiversitat Animal

Facultat de Biologia

Universitat de Barcelona

Avinguda Diagonal 643

08028 Barcelona

Spain

crba@ub.edu

www.ub.edu/crba

Guix, J.C. 2021. Interacciones mutualistas entre animales y plantas. I.Introducción general. *Publicacions del Centre de Recursos de Biodiversitat Animal*. Universitat de Barcelona, Volum 7, 45 pp.

Portada: En los bosques tropicales húmedos se producen interacciones ecológicas muy diversas y complejas, que apenas comenzamos a comprender. Cascada San Rafael (2013), río Coca. Cordillera de los Andes, Ecuador. Foto: Juan Carlos Guix.

Prólogo

Interacciones ecológicas: introduciendo a los humanos en la ecuación

A mediados de la década de 2010, me planteé llevar a cabo un proyecto de investigación en diferentes parques públicos situados a las afueras de algunas urbes europeas. Se trataba de estudiar la dispersión de semillas de *Quercus* spp. y quería saber qué papel jugaban exactamente los principales dispersores de bellotas. Elegí entonces parques de grandes dimensiones en ciudades como Lisboa, Barcelona, Glasgow, Londres y Dorking. Algunos de estos parques solo estaban habitados por ardillas autóctonas (*Sciurus vulgaris*), otros, únicamente por ardillas grises introducidas (*Sciurus carolinensis*), otros parques contaban tan solo con arrendajos (*Garrulus glandarius*) y en otros no residía ninguna de estas especies o, en cambio, convivían combinaciones diversas de dos de ellas. Quería saber, entre otras cosas, a qué distancias eran dispersadas estas semillas y cómo sería el éxito de colonización de las plántulas y plantas jóvenes en cada parque.

Cuando parecía que ya tenía las principales variables controladas, un día observé cómo unos niños jugaban con unas bellotas en uno de estos parques. Las recogían a montones bajo los robles y encinas, e incluso en las ramas bajas de los árboles. Llenaban los bolsillos de bellotas y las tiraban a grandes distancias de los árboles madre, en simuladas “batallas de bellotas”.

En otra época, mientras estudiaba la dispersión de semillas de especies de plantas alóctonas en algunos parques naturales en Brasil, observé en el Parque Estadual Intervalos que algunas de estas plantas, como era el caso del níspero de Japón (*Eriobotrya japonica*), crecían espontáneamente a lo largo de algunos de los senderos de las florestas. Pensé en los posibles candidatos a dispersores: los agutíes u otros roedores, quizá, los murciélagos frugívoros que frecuentemente utilizan estos senderos para desplazarse por el bosque, etc. Intrigado por entender este patrón de distribución de las plantas jóvenes de plantas foráneas, un día observé como unos turistas se comían unos nísperos que llevaban en una bolsa y escupían las semillas al lado de uno de estos senderos. Los habían recogido de un árbol que crecía junto a la sede del mismo parque.

En 2004, mientras muestreaba la orilla del río Caurés, justo en la confluencia del río Negro (en la Amazonía brasileña), vi como unos caboclos limpiaban los peces que habían

pescado en un lugar situado a decenas de kilómetros de distancia y tiraban sus restos junto a la orilla del río. En el interior de los estómagos e intestinos de algunos de estos peces había numerosas semillas de palmeras y otras especies de plantas. Más tarde, junto al mercado de Manaus, pude constatar que los vendedores de pescado hacían esencialmente lo mismo: tiraban los restos de algunos peces que preparaban para vender al público en el puerto fluvial situado en las orillas del río Negro. Algunos de los estómagos e intestinos de estos peces, capturados a decenas o incluso centenares de kilómetros de distancia, estaban repletos de semillas. Una parte de estas semillas eran ingeridas con los restos de pescado por multitudes de zopilotes (*Coragyps atratus*) que las volverían a dispersar a otros lugares. De este modo, algunas de estas semillas habían sido ingeridas por los peces que, a su vez, luego fueron pescados y transportados en barco por los humanos hasta Manaus y, más tarde, fueron ingeridas y probablemente dispersadas por los zopilotes.

Estos ejemplos ilustran, de forma anecdótica, cuán complejas pueden llegar a ser las redes de interacciones entre las plantas y los animales potencialmente dispersores de sus semillas. De este modo, al analizar esta complejidad es necesario tener en cuenta siempre el factor humano. La influencia o la participación humana en las redes de interacciones plantas-dispersores pueden manifestarse de muchas maneras y no siempre son perceptibles. Por un lado, los humanos dispersamos un gran número de semillas de formas y tamaños muy variados. Por otro, muchas de nuestras acciones más comunes y banales pueden influir en la forma y eficacia de reproducción de las plantas y en su diseminación de un lugar a otro.

Los textos que componen esta serie tienen por objetivo introducir a los estudiantes de biología, de ciencias ambientales y de otros cursos de grado y posgrado relacionados con el medio ambiente, en el estudio de las interacciones mutualistas. En este sentido, se ha centrado la atención en los procesos de dispersión de semillas por animales, dándose especial énfasis a la influencia o participación directa de los humanos en este tipo de interacciones. A pesar de que la obra se ha centrado en las interacciones entre plantas y animales, también se hace referencia a algunos procesos de dispersión de hongos.

Juan Carlos Guix, noviembre de 2020

Interacciones mutualistas entre animales y plantas

I. Introducción general

Juan Carlos Guix

No se puede preservar la diversidad biológica de la Tierra tan solo manteniendo animales en zoos, plantas en jardines botánicos y semillas en bancos de germoplasma. Las interacciones ecológicas en la naturaleza son vitales para el mantenimiento de la biodiversidad. Sin ellas, sería como tener las piezas de un juego, pero sin saber cómo jugar una partida.

Interacciones mutualistas en la naturaleza

Los organismos vivientes de distintas especies establecen con frecuencia entre sí una gran variedad de interacciones ecológicas (Silknetter et al., 2020). De forma muy simplificada, estas interacciones pueden ser clasificadas en función de una combinación de seis resultados obtenidos por cada una de las partes implicadas. De esta forma, la interacción entre organismos de dos especies puede tener un resultado: 1. positivo para uno y negativo para otro (+ -); 2. positivo para uno y neutro (sin beneficio o perjuicio) para otro (+ 0); 3. negativo y neutro (- 0); 4. negativo para ambos (- -); 5. positivo para ambos (+ +); 6. neutro para ambos (0 0) (tabla I).

		TIPO DE INTERACCIÓN		
EFECTO Especie A	-	CONTRAMENSALISMO (Depredación, herbivoría, parasitismo). Uno de los organismos se beneficia a costa de otro.	AMENSALISMO (Uno de los organismos es perjudicado y el otro no se ve afectado)	COMPETICIÓN (ambos organismos se ven negativamente afectados)
	0	COMENSALISMO (Uno de los organismos resulta beneficiado, pero el otro no se ve afectado)	NEUTRALISMO (Ninguno de los organismos se ve afectado)	AMENSALISMO
	+	MUTUALISMO (Polinización, diseminación, protección). Mutuo beneficio	COMENSALISMO	CONTRAMENSALISMO
		+	0	-
		EFECTO Especie B		

Tabla I. Esquema clásico que resume los tipos de interacciones ecológicas posibles entre organismos pertenecientes a dos especies según el resultado obtenido por cada una de las partes. Modificado de Duvigneaud (1996) y Hodge & Arthur (1996).

De este modo, la suma de interacciones de un determinado tipo entre organismos de dos especies puede tener repercusiones (o no) en sus respectivas poblaciones.

Se entiende por mutualismo a la interacción entre organismos de dos especies que tiene como resultado un beneficio mutuo para las partes implicadas. Por definición las interacciones mutualistas son interespecíficas, o sea, solo se reconoce este tipo de relación entre individuos de distintas especies, sean animales, plantas, hongos, etc. Por ejemplo, cuando dos monos se acicalan alternativamente, esto no se considera una interacción de tipo ecológico sino una interacción comportamental entre individuos de una misma especie que puede resultar en beneficio mutuo (desparasitación mutua, desparasitación a cambio de protección o de reconocimiento social, etc.). Bajo el mismo criterio, los embriones de los mamíferos placentarios no son considerados como endoparásitos de sus madres, aunque, durante la fase de gestación, se nutran y excreten a su costa. Igualmente las crías de mamíferos no son consideradas exoparásitos de las madres por el hecho de nutrirse de su leche. La gestación y el amamantamiento se consideran, pues, como una inversión parental.

De inmediato se plantean dos cuestiones: ¿Cómo surgieron las interacciones mutualistas entre especies? ¿Cómo fueron seleccionadas? Las interacciones mutualistas probablemente aparecen de forma fortuita y, a medida que se van estrechando más, pasan a ser seleccionadas en conjunto. Se considera que, cuanto más se estrecha una relación, más beneficios se pueden extraer de ella. En un momento dado, las partes (o sea, los individuos y las poblaciones de las dos especies) pueden llegar a especializarse tanto en la relación ecológica que pasan a evolucionar juntas (coevolución).

La interdependencia tiene un papel crucial en el fortalecimiento de la relación mutualista. Por ejemplo: desde hace muchos miles de años, los humanos y los lobos (en este caso, los perros) establecieron un tipo de relación ecológica duradera de protección mutua. No es una relación mutuamente dependiente, ya que, hoy en día, el ser humano puede vivir sin la ayuda de los perros y los perros domésticos abandonados pueden asilvestrarse y vivir independientes de los humanos. Sin embargo, en alguna fase de la relación, una tenue mutua dependencia podría haber jugado un papel importante en el éxito de ambas partes implicadas. Es decir, las poblaciones humanas de cazadores-recolectores que contaban con perros domésticos o semi-domesticados (independientemente de su origen) posiblemente obtenían más éxito en la caza y en la vigilancia contra depredadores (por ejemplo, osos y grandes felinos) que las poblaciones humanas que no tenían perros. Por otra parte, las

poblaciones humanas protegían a los perros y los alimentaban con las sobras de la caza. De esta forma, la relación posiblemente tuvo un papel crucial durante los períodos de escasez de alimento, como en los inviernos más rigurosos o los veranos excesivamente secos, y durante estos períodos críticos para ambas partes la relación podría haber tenido algo de mutua dependencia. Cuando esto ocurre repetidamente, la relación ecológica se va fortaleciendo.

Otro ejemplo son las interacciones que en ocasiones se establecen entre parejas nidificantes de jabirúes (*Jabiru mycteria*) y de cotorras argentinas (*Myiopsitta monachus*). Para reproducirse, las parejas de jabirú construyen una amplia plataforma con ramas secas, que van recogiendo y entrelazando una a una, en lo alto de grandes árboles y palmeras. Por su parte, las parejas de cotorras suelen construir sus nidos a partir de ramas secas de árboles que van entrelazando con el pico hasta formar una esfera con un hueco interior. En algunas zonas donde las poblaciones nidificantes de ambas especies se sobreponen, como es el caso del Pantanal de Mato Grosso (Brasil), algunas parejas de cotorras eligen simplemente hacer un hueco en la base de ramas secas de los nidos de jabirúes (Sick, 1993).

Ambas especies son vulnerables a los mismos depredadores (aves rapaces que cazan individuos adultos de cotorras y pollos de jabirú cuando estos últimos son aún muy pequeños). Para evitar la depredación por parte de aves rapaces, el macho y la hembra de jabirú se alternan en la vigilancia del nido, cuando uno de ellos se aleja para capturar peces. Las parejas de cotorras, sin embargo, utilizan una vocalización de alarma que advierte al compañero de que se aproxima un depredador. Cuando ambas especies se asocian en un mismo nido, a veces el chillido de alarma de la cotorra también advierte al macho o la hembra de jabirú que está montando guardia junto a las crías. De esta forma, la base de los nidos de jabirúes casualmente tiene una estructura similar a la que tendría el nido de las cotorras y estas, casualmente, actúan como centinelas contra potenciales depredadores de los polluelos de jabirú.

Así pues, en ambos ejemplos, la casualidad o la inercia también parecen contribuir en cierta medida. Puede que, al principio, algunos lobos errantes simplemente siguieran a determinados cazadores recolectores para aprovechar los desperdicios de la caza de

grandes animales (huesos, sangre coagulada, vísceras, etc.) y que los cazadores recolectores les permitieran una cierta cercanía en sus emplazamientos porque estos les advertían de la aproximación de otros potenciales depredadores. Puede también que algunas parejas de cotorras preparadas para nidificar no encontrasen suficiente material o sitios adecuados para ello. En ambos casos la relación se establece a partir del momento en que individuos pertenecientes a dos especies comprenden que pueden destinar menos tiempo y gastar menos energía en las tareas de vigilancia, y obtener más beneficios (más tiempo disponible para buscar alimento, menores posibilidades de perder crías por la acción de los depredadores) estando juntos que separados.

De la misma forma que una interacción casual puede llegar a convertirse en una relación ecológica no dependiente, posiblemente una relación comensal (cuyo resultado es + 0) puede convertirse casualmente en una relación mutualista (con resultado + +). En la zona semiárida del nordeste de Brasil conocida como Caatinga, en los últimos 300 años, generaciones de agricultores se han dedicado a multiplicar el número de pequeñas presas y otros puntos de recolección de agua de las escasas lluvias para emplearlos como depósitos permanentes y abastecer así al ganado ovinocaprino y vacuno. En la época de más sequía es frecuente que los agricultores transporten agua para el ganado en recipientes y cisternas de un área a otra. Junto con el agua turbia se suelen transportar, inadvertidamente, huevos y larvas de sapos (*Rhinella schneideri*; Bufonidae). Gracias al transporte de agua y a la creación de puntos estables de agua, estos sapos han podido colonizar progresivamente nuevos ambientes, y ampliar de este modo sus respectivas áreas de distribución geográfica por la Caatinga (Guix, 1983; 1993). Con el tiempo, los pequeños agricultores se han dado cuenta de que la presencia de los sapos junto a sus plantaciones había posibilitado un mayor control natural de diversas de sus plagas, notablemente de orugas nocturnas de la familia Noctuidae. De esta forma, lo que en un principio empezó como una serie de interacciones de tipo comensal se está consolidando como una relación de tipo mutualista.

Así pues, es probable que las interacciones mutualistas, o de otros tipos, entre organismos pertenecientes a distintas especies surjan de forma circunstancial y no por azar. Un ejemplo de "circunstancialidad" de este tipo se ha observado recientemente entre grupos de papiones sagrados (*Papio hamadryas*) y perros domésticos (*Canis lupus familiaris*) que regularmente visitan algunos basureros en la península arábiga.

Las relaciones de dominancia entre los papiones sagrados son muy marcadas. No obstante, las madres papiones gozan de un estatus de protección especial del grupo cuando cuidan a sus crías pequeñas. Diversos investigadores han observado que papiones de un mismo grupo suelen raptar, temporalmente, a los infantes de sus madres para, así, disfrutar de este estatus de protección y minimizar así la presión momentánea sobre él.

A algunos vertederos a cielo abierto del sudoeste de la península arábica suelen acudir papiones y perros errantes en busca de restos de alimento. Así pues, estos primates y los perros son comensales de los humanos y coinciden casi a diario en un mismo sitio. Se han observado papiones raptando crías de perro de las guaridas, cuando sus madres se ausentan para buscar alimento. Algunas veces, estos perros raptados sobreviven, son aceptados por el grupo de papiones y los acompañan. Incluso se han observado papiones acicalando perros integrados (*social grooming*). Los perros que se juntan con los papiones montan guardia por la noche y ladran cuando se acerca un animal, lo que ayuda a ahuyentar a posibles depredadores. Así pues, en un principio, los papiones se beneficiarían de su presencia.

Aunque un supuesto beneficio de la relación para los perros no está del todo claro (al formar parte de un grupo las posibilidades de sobrevivencia del individuo podrían aumentar), la circunstancia de la existencia de uno o más vertederos en una región ha acercado a dos especies que difícilmente se relacionarían en condiciones estrictamente naturales. Si esta relación tiene un valor adaptativo para las poblaciones de una o de las dos especies implicadas, como, por ejemplo, aumentar la probabilidad de supervivencia frente al ataque de depredadores, es posible que con el tiempo la relación prospere e incluso se haga más estrecha.

Sin embargo, todo se complica cuando entran en juego determinados coronavirus en los grupos de mandriles y perros. En uno de estos grupos mixtos se han detectado varios papiones seropositivos a dos tipos distintos de coronavirus, uno encontrado en humanos (HCoVs) y otro que suele encontrarse en perros (CCoVs)(Olarinmoye et al., 2017). Estos virus son potencialmente patógenos para los humanos y los papiones (HCoVs) y para los perros (CCoVs). Considerando que estas tres especies de mamíferos también son potencialmente transmisoras de estos virus, las interacciones ecológicas que se produzcan

en cada grupo de papiones y perros pueden cambiar significativamente. En estas circunstancias, las interacciones que puedan darse entre perros, papiones y humanos ya no serían tan ventajosas y, quizá, incluso, a las poblaciones de cada especie involucrada les iría mejor seguir por separado. En otros lugares y en otras condiciones puede que sea más beneficioso interactuar. Una vez más, los factores circunstanciales juegan un papel importante en las interacciones ecológicas, de modo que es preferible referirnos a una determinada población de una u otra especie, que simplemente a las especies.

Los cloroplastos y las mitocondrias: ¿organismos endosimbiontes?

Los cloroplastos capturan parte de la energía de la luz solar, utilizan el dióxido de carbono y el agua que las plantas absorben de su entorno y producen energía, que puede ser aprovechada por ellas. Las mitocondrias consumen oxígeno de las células y liberan energía que es aprovechada por las mismas plantas para mantener parte de sus funciones vitales.

Desde hace más de un siglo se especula con la posibilidad de que los cloroplastos de las plantas y las mitocondrias, de las plantas, hongos y animales, se hayan originado y evolucionado a partir de organismos simbiontes (en este caso, bacterias arcaicas de vida libre) (Schimper, 1883; Altman, 1890). Según la teoría de la endosimbiosis seriada, estos precursores de los cloroplastos y de las mitocondrias habrían empezado a vivir como organelas en el interior de una o más células eucariotas ancestrales, complementándose en sus funciones metabólicas y estableciendo así una relación endosimbionte (Sagan, 1967; Margulis, 2004; Roger et al.; 2017; Speijer et al., 2020).

Agricultura

La agricultura constituye un conjunto de relaciones mutualistas muy complejas que se establecen entre individuos de una especie animal (que pueden ser hormigas cortadoras de hojas, termitas o el *Homo sapiens*) y especies de hongos o plantas en cada caso (Aanen et al., 2002; Biedermann & Vega, 2020). En el caso de nuestra especie, las plantas y los hongos nos proveen de alimentos, medicinas y materiales (fibras), mientras que los agricultores se encargan de distribuirlas, propagarlas (ej.: vegetativamente o por medio de semillas, en el caso de las plantas, o propiciando la polinización), escoger o preparar lugares adecuados para que tengan más posibilidades de crecer y protegerlas de los potenciales competidores (ej.: las llamadas “plantas dañina”) y de los parásitos y depredadores (ej.: virus, hongos, animales herbívoros). De esta forma, en la agricultura practicada por los humanos se pueden establecer los tres tipos básicos de relaciones mutualistas entre dos especies.

Algunos autores separan las relaciones de mutuo beneficio (combinación + +) en dos tipos: el cooperativismo (también conocido como mutualismo facultativo), en el que la asociación ecológica, aunque benéfica para las partes, no es imprescindible para la supervivencia de los individuos implicados o la población, y el mutualismo estricto o obligado, en el que cualquiera de las partes no consigue sobrevivir en condiciones naturales sin la otra (véase Duvigneaud, 1996). Teniendo en consideración esta subdivisión del mutualismo, el ejemplo de la agricultura practicada por los humanos sería una relación de cooperativismo, mientras que la agricultura practicada por determinadas termitas y hormigas sería un mutualismo estricto u obligado de tipo simbiótico (en el caso de estos insectos, algunos autores utilizan también el término “agricultura simbiótica”; véase Aanen, et al., 2002).

Sin embargo, a medida que las técnicas agrícolas van progresando, el grado de dependencia en la relación puede aumentar. Por ejemplo, el ser humano, a lo largo de miles de años, ha ido seleccionando variedades híbridas de plantas, como es el caso de diversas plataneras cultivadas, que no son capaces de reproducirse sexualmente, sino, solo vegetativamente (a través de rebrotes plantados, es decir, sus clones)(Hřibová et al., 2010). En este caso, la relación podría convertirse en dependiente, por lo menos en algunos aspectos (ej.: la diseminación de las plantas a largas distancias) o para una de las partes implicadas.

Interacciones entre animales y hongos

Los hongos son filogenéticamente más cercanos a los animales que a las plantas (Carrión & Cabezudo, 2003). Tradicionalmente se ha considerado que las relaciones mutualistas entre hongos y animales o entre hongos y plantas no son tan numerosas como entre animales y plantas. No obstante, en las últimas décadas, diversos estudios han puesto de manifiesto que los hongos suelen asociarse con relativa facilidad con otros organismos y que, en muchos casos, esas asociaciones son de mutuo beneficio.

Los hongos producen un tipo de diminutas diásporas, llamadas esporas, que suelen impregnar distintos tipos de sustratos (suelo, hojas, frutos, semillas, etc.). Los vertebrados terrestres ingieren a diario esporas de hongos con el alimento, que, en la mayoría de los casos son defecadas viables. Cuando estas esporas caen al suelo mezcladas con las heces, muchas veces se desarrollan en hongos subterráneos (Reddell et al., 1997; Gehring et al., 2002; Bueno & Moora, 2019; Vašutová et al., 2019). Incluso semillas de plantas y propágulos de hongos micorrícicos pueden encontrarse en las mismas heces y ser dispersados juntos por aves (Correia et al., 2019). Así pues, el transporte de esporas de hongos y otros tipos de propágulos fúngicos en el tracto digestivo de los vertebrados es muy común y es parte también de lo que solemos llamar zoocoria (Vašutová et al., 2019). También los artrópodos (y muy especialmente los insectos) son importantes diseminadores de esporas de hongos Ascomycetes, Basidiomycetes y Myxomycetes (Abbott, 2002).

Aunque la diseminación inadvertida de hongos por animales podría ser clasificada, a simple vista, como un tipo de comensalismo (no obstante, véase el apartado de interacciones entre plantas y hongos), existen también relaciones mutualistas entre animales y hongos muy antiguas y especializadas. Diversas especies de hormigas (como las de los géneros *Atta* y *Acromyrmex*) y de termitas de los géneros *Microtermes* y *Macrotermes*, cultivan hongos para la nutrición de sus colonias (Aanen et al., 2002; De Fine Licht et al., 2014).

Las hormigas neotropicales del género *Atta* son popularmente conocidas como cortadoras de hojas, debido al hábito de extraer porciones de hojas cortándolas con sus potentes mandíbulas a modo de tijeras en un cartón grueso. De hecho las hormigas-cortadoras son tan solo una de las castas de la colonia especializadas en estas tareas. En cada una de ellas

también existen hormigas-cargadoras, que transportan los trozos de hojas extraídos por las hormigas-cortadoras, hormigas-soldados, encargadas de defender la colonia de los ataques de depredadores, hormigas-niñeras, dedicadas a cuidar de los huevos depositados por la única reina de la colonia y hormigas-granjeras.

Las hormigas-granjeras son las encargadas de cultivar el hongo del cual se alimenta toda la colonia. El hongo de la familia Agaricaceae (orden Agaricales) se cultiva en cámaras especiales (normalmente subterráneas), donde las hormigas-cargadoras depositan el sustrato de cultivo del hongo. Este sustrato está compuesto precisamente por trozos de hojas trituradas por las hormigas-granjeras, de tal forma que los micelios del hongo pueden penetrar en sus tejidos y nutrirse de ellos. Las hormigas-granjeras no solo son responsables de proveer alimento y condiciones adecuadas a los hongos, sino que además deben podarlo continuamente con el fin de que no crezca demasiado dentro de la colonia.

A medida que el hongo va creciendo, las granjeras van añadiendo más sustrato de cultivo. Una vez que las hormigas se aperciben de que el hongo crece muy de espacio, retiran el sustrato viejo de hojas trituradas, acumulándolo en una cámara de desperdicios, y lo sustituyen por un nuevo sustrato de hojas frescas trituradas. Este trabajo en equipo, de cortar hojas, transportarlas hasta las cámaras subterráneas, triturarlas y cultivar el hongo puede prolongarse hasta entre 11 y 14 años de acuerdo con el tiempo de vida de la reina de cada especie de *Atta*. Como la reina es la única capaz de depositar huevos, cuando esta muere, la colonia degenera rápidamente y desaparece por completo.

Algunas de las colonias subterráneas de *Atta sexdens* del sudeste de Brasil son muy grandes. Las más antiguas pueden abarcar una circunferencia de más de 10 metros de diámetro, donde algunos millones de hormigas pueden llegar a extraer a la superficie toneladas de tierra. Para poder mantener una colonia de estas dimensiones, que puede tener una biomasa conjunta equivalente a la de una vaca adulta (Schultz, 1999), es necesario cultivar mucha masa de hongo y, para tal fin, hace falta cortar grandes volúmenes de hojas. En menos de 72 horas, las hormigas-cortadoras de una única colonia de *Atta sexdens* pueden llegar a defoliar todo un árbol de naranjo con una copa de tres metros de diámetro.

Sin embargo, ¿cómo puede una reina joven fundar una colonia si no cuenta con hormigas granjeras para cultivarlas? Anualmente, las colonias de *Atta* liberan machos y hembras vírgenes, que se aparejan en pleno vuelo, con machos y hembras vírgenes procedentes de otras colonias. Antes de abandonar la colonia, cada hembra recolecta una minúscula porción del hongo, lo deposita en una zona especial situada en la cavidad bucal y lo transporta con ella allá adonde vaya.

Los machos se mueren pocas horas después de finalizar la cópula, mientras que las hembras fecundadas pueden vivir más de diez años. Las hembras que no consiguen aparearse durante los vuelos nupciales, tienen una vida tan efímera como los machos. Por otro lado, la inmensa mayoría de las hembras recién fecundadas sucumbe ante los depredadores naturales (especialmente aves y reptiles) antes de llegar a fundar una colonia. Las jóvenes hembras que consiguen escapar del acecho de los depredadores pierden las alas (señal inequívoca de que han sido fecundadas), se entierran a unos centímetros de profundidad en el suelo y construyen una pequeña cámara donde depositan los primeros huevos. Estos huevos suelen ser más grandes de lo normal, y se destinan únicamente a servir de sustrato de cultivo al hongo que la hembra comienza a cultivar cuidadosamente.

Mientras el hongo se mantiene vivo a expensas de pequeñas gotas de líquido fecal de la hembra fecundada, esta empieza a depositar huevos fértiles de los cuales emergerán las primeras hormigas-obreras después de 40 a 60 días (Hölldobler & Willson, 1996). Alrededor de una semana después de eclosionar, las obreras empiezan a ocuparse de la reina y a traer hojas para continuar el cultivo del hongo. Esta fase es crítica para la joven colonia. Si, por exceso o falta de humedad o de sustrato de cultivo, el hongo muere, las obreras y la reina no tendrán alimento y sucumbirán en pocos días. Si el hongo prospera, la reina y la colonia probablemente tendrán una larga existencia.

Recientemente se ha descubierto que la relación mutualista que se establece entre especies de hormigas del género *Atta* y hongos de la familia Agaricaceae tiene un tercer componente: una actinobacteria del género *Streptomyces*. Esta bacteria produce sustancias antibióticas que controlan el crecimiento de otros organismos en el interior de las cámaras que pudieran parasitar el hongo cultivado por las hormigas, tales como algunos

hongos del género *Escovopsis* (Ascomycotina) (Currie et al., 1999). De este modo, existe como mínimo otro integrante que actúa como mutualista (ya que este también se beneficiaría del ambiente creado en las cámaras de cultivo) en la relación hormiga-hongo cultivado y como antagonista de los hongos *Escovopsis*.

Relaciones entre plantas y hongos

Entre las interacciones mutualistas mejor conocidas están las formadas por dos grupos de participantes: las plantas y los hongos. De hecho, la investigación aplicada a la agricultura pronto desveló varios de los secretos ocultos en estos mutualismos, la mayoría de los cuales son de tipo simbiótico.

Los líquenes son quizá las asociaciones mutualistas más divulgadas a nivel popular, puesto que han empezado a ser investigadas aproximadamente 150 años atrás. Los líquenes normalmente son el resultado de una asociación estrecha entre una especie de alga clorofícea y una especie de hongo ascomiceto (división Ascomycota). También se pueden constituir asociaciones entre cianofíceas (e incluso heterocontas) con basidiomicetes, pero estas son menos frecuentes (Margalef, 1982). Las asociaciones de líquenes suelen ser muy específicas, o sea una especie de alga (en este caso, el ficobionte) solo se asocia a una especie de hongo (el micobionte). Tradicionalmente se ha considerado que cuando se detecta más de una especie de hongo junto al líquen es porque una de ellas no es mutualista, sino un “parásito” o un “infectante”, capaz de romper la relación anteriormente establecida. Sin embargo, se han encontrado determinados tipos de levaduras (una levadura de la división Basidiomycota, por ejemplo) que cohabitan con los líquenes y que, se cree, podrían participar de determinadas simbiosis, absorbiendo algunos tipos de nutrientes y aportando otros.

Otro ejemplo clásico son las micorrizas, asociaciones entre hongos y plantas que se desarrollan en las raíces de estas últimas. En este tipo de asociaciones las hifas de los hongos pueden envolver las raíces de la planta formando un manto y penetrando en sus tejidos a nivel intercelular (ej.: las ectomicorrizas) o penetrar en los tejidos radicales, sin formar manto alguno (ej.: las micorrizas arbusculares).

Estos hongos subterráneos incrementan la capacidad de absorción de agua y nutrientes del suelo por parte de las raíces de la planta asociada (ej.: el fósforo) y, en el caso de determinadas especies de árboles, pueden llegar a ser vitales para su pleno desarrollo. Los hongos micorrícicos también suelen proteger a la planta del ataque de hongos patógenos. Por otra parte, la planta cede compuestos a base de carbono (sobre todo carbohidratos) y nutrientes diversos al hongo simbiote (Wilkinson, 1997; Camargo-Ricalde et al., 2012).

Las asociaciones micorrícicas se producen en ambientes y formaciones vegetales muy diversos: florestas tropicales y subtropicales, florestas y praderas templadas, ecosistemas agrícolas, etc. Estas asociaciones suelen ser de carácter amplio (no específicas) y, en su conjunto, envuelven un gran número de especies de hongos y de plantas, pudiendo así ser caracterizadas como mutualismos difusos (Gorzalak et al., 2015). Las hifas del hongo micorrícico al conectar dos o más plantas pertenecientes a una o más especies, forman una red fúngica que propicia un complejo sistema de comunicación e interacciones entre sus componentes. Estas interacciones pueden ir desde la comunicación bioquímica a la transferencia de nutrientes y otros tipos de recursos, como minerales y agua (Gorzalak et al., 2015).

Los hongos micorrícicos prácticamente no han cambiado su forma desde hace 420 millones de años, cuando aparecieron las primeras plantas terrestres (Sanders, 1999). Se estima que las asociaciones micorrícicas se originaron hace entre 462 y 353 millones de años (Camargo-Ricalde et al., 2012). Se ha postulado que gran parte de la diversidad de plantas que se observan en muchas zonas se debe a las asociaciones micorrícicas, ya que, sin estas asociaciones mutualistas, diversas especies de plantas no podrían colonizar ni desarrollarse en determinados tipos de ambientes (Camargo-Ricalde et al., 2012).

Muchas de las especies de hongos que se asocian a las raíces de plantas son diseminadas por el viento y por animales, por vía gástrica (véase el apartado anterior). En los bosques tropicales del nordeste de Australia se han encontrado esporas de hongos de micorrizas en el 57% de las heces de 12 especies nativas de mamíferos (entre las cuales se encontraban heces de roedores) (Reddell et al., 1997). Estas esporas probablemente son ingeridas por diversas especies de mamíferos herbívoros y micófagos, de forma inadvertida, transportadas en sus tractos digestivos y luego, una vez esparcidas por la superficie del

suelo por la lluvia y el viento, acaban llegando a las raíces de plántulas de herbáceas, arbustos y árboles. De este modo, indirectamente los animales que diseminan esporas de hongos en sus heces contribuyen a aumentar la productividad del ecosistema en que habitan y se benefician de ella.

Los animales micófagos (que se alimentan de partes de hongos), como los jabalíes y algunos ratones de bosque, establecen, por tanto, interacciones mutualistas con los hongos. Aunque las interacciones entre los animales herbívoros (incluyendo los frugívoros), que diseminan inadvertidamente hongos, pueden ser clasificadas como un tipo de comensalismo, en un contexto más amplio, podrían ser clasificadas también como un tipo de relación mucho más compleja.

Interacciones entre animales y plantas

Las plantas no son capaces de desplazarse a largas distancias por medios propios. Más bien suelen moverse en un mismo emplazamiento, ya sea orientando sus ramas y hojas para captar mejor la luz solar, ya sea dirigiendo el crecimiento de sus raíces hacia capas del terreno más húmedas y fértiles o con menos obstáculos (piedras, suelos excesivamente compactados, etc.) y competencia (raíces de otras plantas). Esta limitación de movilidad probablemente tuvo su punto crucial cuando algunas plantas abandonaron el agua y empezaron a colonizar los ambientes terrestres.

Aún no hay consenso sobre si las primeras plantas terrestres surgieron a partir de ancestrales marinos, de agua dulce o de aguas salobres. De todos modos el agua y el aire son ambientes físicos bastante distintos, lo que seguramente originó profundas transformaciones en las plantas. Las corrientes marinas, fluviales o lacustres funcionan bien como agentes dispersores, pero en tierra, para poder aprovechar el viento como transportador, probablemente tuvieron que surgir importantes cambios morfológicos y fisiológicos en las nuevas plantas colonizadoras de estos ambientes.

Las relaciones mutualistas entre animales y plantas suelen ser de tres tipos básicos: polinización, dispersión de semillas y protección. La polinización cruzada constituye una

forma de transporte de gametos masculinos (el polen) de una planta, que permite la fecundación de gametos femeninos (óvulos) de otra planta y, por lo tanto, el intercambio de genes entre dos poblaciones. La dispersión de semillas consiste en una forma de transporte de óvulos fecundados o embriones lejos de la planta-madre, hasta sitios propicios a su desarrollo. Por último, cuando la semilla ya ha germinado y la planta empieza su desarrollo, a veces es protegida de los insectos herbívoros o de otras plantas competidoras por hormigas. Esta relación se conoce por el nombre de protección.

Los tres tipos de relaciones ecológicas son beneficiosas para las partes implicadas. En los dos primeros casos, generalmente los gametos o los embriones son transportados a cambio de alimento (néctar o pulpa nutritiva, en cada caso). En el último caso, la protección también se paga con alimento, puesto que las plantas que albergan hormigas en su interior desarrollaron estructuras que proveen alimento a estos insectos (normalmente azúcares o almidón).

La protección

Muchas especies de plantas han desarrollado complejos mecanismos de defensa contra sus potenciales depredadores y parásitos. Gran parte de estos mecanismos consiste en disuadir a los animales herbívoros que empiezan a devorarlas para que las abandonen y busquen otras plantas. Así pues, determinadas especies producen y acumulan en sus células y tejidos sustancias que pueden producir a los herbívoros desde sensaciones desagradables en el paladar y/o en el resto del tracto digestivo (dolores estomacales, vómitos, diarreas) hasta severas intoxicaciones capaces de provocar a los consumidores incautos envenenamientos severos e incluso la muerte.

Un gran número de especies de herbívoros, por su parte, desarrollaron mecanismos fisiológicos de defensa contra estas plantas, tales como enzimas específicas que degradan las toxinas ingeridas. Este es el caso normalmente de los herbívoros muy especializados. Sin embargo, la mayoría de los animales herbívoros diversifican bastante su dieta vegetariana, evitando al máximo ingerir plantas que poseen niveles muy elevados de sustancias tóxicas. Cuando un animal sufre uno o más procesos de intoxicación por plantas, este muchas veces aprende a asociar la forma, el color, y a veces el olor, de determinadas plantas con una

mala experiencia. De esta forma puede aprender a seleccionar mejor su menú vegetal.

Diversas plantas de las familias Urticaceae, Euphorbiaceae, Boraginaceae y Loasaceae - entre las cuales se encuentran especies de los géneros *Urtica* y *Ureca*, popularmente conocidas por el nombre de ortigas - han desarrollado sustancias (llamadas urticantes) que producen escozor, ardor e irritación en la piel y en los labios de los mamíferos herbívoros incluso antes de que estos animales lleguen a ingerir sus hojas (Tuberville et al., 1996). Estos mecanismos de disuasión se activan con el simple contacto del animal con determinadas estructuras de la planta, llamadas tricomas, que inyectan en la superficie de su piel las sustancias irritantes. De hecho, son mecanismos análogos a los desarrollados por animales marinos constituidos por tejidos muy blandos, como corales, anémonas y medusas, con funciones muy similares.

Otras plantas han desarrollado mecanismos bastante peculiares de disuasión o eliminación de potenciales depredadores y competidores. Este es el caso de diversas especies repartidas por las regiones tropicales y subtropicales del mundo, como las acacias (género *Acacia*) que habitan sabanas y bosques secos de África y América Central y las cecrópias (género *Cecropia*) que crecen en los claros de bosques de la región neotropical (véase, por ejemplo, Bronstein, 1998). La estrategia de estas plantas consiste en asociarse a animales (normalmente hormigas) que sean capaces de defenderlas en caso de peligro inminente o de eliminar a sus competidores. Para atraer a las hormigas en muchos casos, estas plantas han desarrollado estructuras especiales, que proveen glucógeno, almidón o proteínas a las hormigas (Bischof et al., 2013) y cámaras internas en su interior, suficientemente grandes para abrigar una colonia entera de estos insectos (Marting et al., 2018).

Muchas de las especies de arbustos neotropicales del género *Piper* solo segregan sustancias nutritivas para las hormigas cuando las plantas están asociadas a ellas. Si la colonia se extingue, la planta deja de producir estas sustancias (Moffett, 2000). Algunas acacias americanas no solo nutren a las hormigas adultas del género *Pseudomyrmex*, produciendo sustancias ricas en azúcares, sino que también producen excrecencias que se desarrollan en los extremos de los folíolos y que constituyen el principal alimento de las larvas y de las crías recién-nacidas.

Sin embargo, las plantas del género *Barteria* (Passifloraceae) procedentes de los bosques lluviosos de África, mantienen el mutualismo simbiótico con las hormigas tan solo ofreciéndoles un refugio eficaz contra la lluvia y la humedad por medio de tallos huecos donde pueden habitar. Una vez que la mayoría de las hormigas tiende a defender sus nidos del ataque de invasores, ellas interpretan a cualquier animal pequeño como un potencial depredador de la reina, de sus huevos y de sus imagos, protegiéndoles con mordiscos o expeliendo chorros de ácido fórmico.

El sistema de protección de las plantas por las hormigas a veces tiene consecuencias insospechadas. Para evitar el acceso de insectos fitófagos y de potenciales depredadores de las propias hormigas, estas suelen ir eliminando sistemáticamente cualquier otra planta que se desarrolle cerca de la planta protegida. Con eso eliminan posibles puentes de comunicación por donde escarabajos u otras especies de hormigas podrían acceder rápidamente a la colonia y propiciar pillajes de huevos e imagos. Algunos investigadores han observado que este comportamiento también tiende a beneficiar a la planta-hormiguero, ya que elimina otras plantas que compiten por luz, espacio y nutrientes del suelo (Janzen, 1966).

El efecto beneficioso de las hormigas protectoras del género *Pseudomyrmex* sobre las acacias se observa bien cuando estas son eliminadas experimentalmente de las plantas, por medio de piretrinas (insecticidas biológicos), y comparadas con plantas donde se han mantenido las colonias de hormigas. Las plantas que mantienen hormigas suelen crecer vigorosas y difícilmente sufren el ataque de insectos fitófagos, mientras que las plantas desproveídas artificialmente de hormigas crecen menos, suelen presentar diversas marcas (agujeros) de la actividad de organismos herbívoros en las hojas e incluso pueden llegar a ser totalmente recubiertas por plantas enredaderas que les quitan luz y nutrientes.

En el caso de las plantas-hormiguero africanas de género *Barteria* se ha observado que la protección de las hormigas (en el caso *Pachysima aethiops*) no solo es eficaz contra los insectos, sino que también puede disuadir intentos de pastoreo por parte de grandes mamíferos herbívoros (Howe & Westley, 1988).

La polinización

El origen de las angiospermas (las plantas con flores cuyos óvulos se encuentran encerrados en un órgano reproductor femenino especializado, llamado carpelo) se remonta al inicio del Cretácico, entre 136 y 130 millones de años atrás (Friis et al., 2006; Scutt, 2018). Este breve intervalo del tiempo geológico de la Tierra fue especialmente importante para la historia de los ecosistemas terrestres. Fue a partir de entonces cuando los sistemas ecológicos iniciaron una espectacular diversificación biológica, diversificación que también incluyó a los insectos voladores que se alimentan de néctar/polen y que polinizan las flores de las angiospermas (véase Luo, 1999; Swisher III et al., 1999; Scutt, 2018).

En una sola región del noreste de China (provincia de Liaoning, formación Yixian) se encontraron fósiles del Cretáceo tan diversos como *Archaeofructus* (una de las angiospermas más antiguas que se conoce), *Sinosauropteryx* y *Caudipteryx* (dinosaurios con plumas), *Zhangheotherium* (mamífero), aparte de diversas especies de salamandras, anuros, tortugas, lagartos y lagartijas (Swisher III et al., 1999; Sun et al., 2002).

Se estima que actualmente existen más de 350.000 especies de angiospermas (Scutt, 2018) y que el 87,5% de ellas son polinizadas por animales (Ollerton et al., 2011; CBD, 2018). Los insectos son los principales polinizadores de las flores de las angiospermas, entre los cuales destacan (por el número de especies polinizadoras) las abejas, los dípteros, las mariposas (diurnas y nocturnas), los coleópteros y los himenópteros en general (Kearns et al., 1998). Entre los vertebrados, las aves y los murciélagos son los principales grupos polinizadores. Sin embargo, en comparación con los insectos, el número de especies de vertebrados polinizadores es sumamente pequeño. Entre las gimnospermas, el viento es el principal medio de polinización. Sin embargo, numerosas evidencias apuntan a que muchas de estas plantas fueron y continúan siendo polinizadas también por insectos (Peris et al., 2017).

Polinización de las plantas acuáticas

La importancia de los insectos voladores parece más evidente cuando se analizan los sistemas de polinización cruzada de las plantas acuáticas. Un gran número de especies de plantas acuáticas de agua dulce, como las de la familia de las ninfeáceas, han resuelto las limitaciones del intercambio de gametos impuestas por el medio acuático simplemente produciendo flores aéreas. Las flores de estas plantas son visitadas asiduamente por abejas, dípteros o escarabajos, que son capaces de polinizar las flores de las plantas de un mismo lago o remanso de río y también aquellas de las mismas especies situadas en otros lagos y ríos. De esta forma, los insectos promueven un formidable intercambio genético entre poblaciones de plantas situadas en masas de agua que se encuentran relativamente aisladas, lo que sería muy difícil si estas mismas plantas tan solo contaran con el agua como vehículo de dispersión del polen. Sin los escarabajos polinizadores, por ejemplo, las poblaciones de nenúfares gigantes de la Amazonía (*Victoria amazonica*; Nymphaeaceae) que habitan los centenares de lagos de aguas calmas de esta inmensa región estarían prácticamente aisladas entre sí.

Hasta finales del siglo XX prevalecía la idea de que los mecanismos de polinización que involucraban a animales eran muy especializados. Es decir, se asumía que las flores de una especie de planta eran polinizadas por especies de animales con características morfológicas muy similares. Según la hipótesis de la “síndrome de polinización”, la morfología floral condiciona, en gran parte, el tipo de animal que puede acceder al néctar y, por lo tanto, polinizar la flor. Así pues, en diversos textos de ecología general suele hacerse referencia a “flores polinizables por abejas”, “flores polinizables por mariposas”, “flores polinizadas por aves (también llamadas flores ornitófilas)” o “por murciélagos”, de acuerdo con sus características morfológicas. Siguiendo esta noción se postuló que muchas flores adaptaron sus formas a la morfología de los polinizadores y aumentaron de este modo la efectividad de la polinización (“diversificación a través de la especialización”)(véase Dilley et al., 2000).

En los últimos años se ha constatado que los casos donde existe una auténtica especificidad entre plantas y polinizadores son bastante más reducidos de lo que en un principio se suponía, y que estos casos tienden a concentrarse más en los ambientes de bosques tropicales y subtropicales húmedos (Herrera, 1996; Ollerton, 1996; Waser et al., 1996; Wilson & Thomson, 1996; Dilley et al., 2000, Aigner, 2001; Sritongchuay et al., 2019). Por ejemplo, durante décadas se creía que algunas especies eran polinizables solo por colibríes y, más tarde, se descubrió que también lo eran por murciélagos, durante la noche (Sazima et al., 1994; Law & Lean, 1999). Así pues, si antes se asumía implícitamente que la mayoría de los sistemas de polinización eran altamente especializados y que los generalismos eran excepciones, actualmente se tiende a pensar justamente lo contrario. Sin embargo, la discusión sobre la especialización o el generalismo de los sistemas de polinización por animales no ha hecho más que empezar (véase Johnson & Steiner, 2000 y Armbruster, 2017 para una revisión sobre el tema).

De este modo, se han identificado ya diferentes tipos de especializaciones en el ámbito de las interacciones plantas-polinizadores, tales como la especialización ecológica (interacciones con pocos participantes o recursos), la especialización evolutiva (cambios genéticos asociados con un incremento de la especialización) y la especialización fenotípica (la presencia de caracteres fenotípicos especializadas o derivados) (Armbruster, 2017). En lo que se refiere al número de especies polinizadoras con las cuales las plantas interactúan se ha observado que existe un amplio continuo que va de la especialización a la generalización extremas (van der Niet, 2020).

Recientemente, también se han descrito diversos casos en que una misma planta puede producir flores con formas y colores que varían de acuerdo con la época del año, atrayendo así distintos tipos de potenciales polinizadores. Este fenómeno, conocido como plasticidad fenotípica de las flores, se expresa como la habilidad de un genotipo de producir diferentes fenotipos cuando es expuesto a diferentes condiciones ambientales (véase Gómez et al., 2020). De este modo, determinadas plantas pueden cambiar su nicho de polinización, lo que interfiere en el espectro de interacciones que se pueden producir entre ellas y los insectos potencialmente polinizadores.

Para evaluar la diversidad de los sistemas de polinización por animales es necesario

también evaluar la efectividad y la eficacia de los potenciales polinizadores. De esta forma, el simple hecho de que un animal visite una flor y recolecte su néctar o su polen no es suficiente para poder concluir que sea un polinizador o que sea un polinizador eficaz. La eficacia de un polinizador o de determinados grupos de polinizadores se puede evaluar en función del número de frutos producidos o, aún mejor, del número de semillas viables producidas.

Para tal fin, con frecuencia se diseñan experimentos de campo en los que se impide el acceso de unos u otros polinizadores y se valora el papel de cada uno de ellos por separado (véase García et al., 1995; Groman & Pellmyr, 1999). Por ejemplo, se detecta preliminarmente que las flores de una especie de arbusto o de árbol, en un área dada, son visitadas por insectos y colibríes durante el día e insectos y murciélagos por las noches. En este caso se suelen utilizar redes y telas de forma que solo puedan tener acceso a las flores de algunas ramas los polinizadores diurnos y en otras ramas sólo los polinizadores nocturnos. De esta forma es posible valorar la eficacia de los polinizadores diurnos en relación con la eficacia de los polinizadores nocturnos en un mismo ejemplar-planta. Utilizando redes con agujeros de determinadas dimensiones se puede permitir el acceso de los insectos diurnos y no de los colibríes, y en otras ramas, por la noche, solo de los insectos nocturnos y no de los murciélagos. De esta forma no se puede saber con mayor exactitud qué papel juegan en la eficacia de la polinización los colibríes y los murciélagos, pero, en el caso de las flores que se mantienen abiertas tanto de día como de noche, si es posible valorar qué papel juegan los insectos diurnos (ej.: abejas, mariposas diurnas) respecto a los nocturnos (ej.: mariposas y escarabajos nocturnos).

No obstante, muchas flores tan solo se mantienen abiertas durante el día, mientras que otras únicamente se abren durante la noche. Un caso típico de flor nocturna es el de la cactácea *Selenicereus grandiflorus*, de las Antillas. Esta planta suele florecer tan solo una vez al año durante un corto período y sus flores, que pueden llegar a tener más de 30 cm de diámetro, son polinizadas por murciélagos nectarívoros.

Desde comienzos del siglo XX diversos estudios se han centrado en describir la polinización de plantas por animales que comparten determinadas características morfológicas, o incluso por tan solo una única especie (véase Howe & Westley, 1988; Bertin, 1989; Yoder et

al., 2010). Quizá los casos clásicos mejor documentados sobre especificidad e interdependencia entre plantas y polinizadores se encuentran entre las especies de higueras (género *Ficus*; Moraceae), en que cada especie de árbol de este género es polinizada por una especie determinada de avispa (polinización especie-específica).

Las higueras, constituyen un grupo de plantas ampliamente repartido por las zonas tropicales y subtropicales del planeta y, durante muchos años, ha sido utilizado como ejemplo de especificidad extrema en el sistema de polinización de sus flores. Hasta hace pocos años se creía que las flores de cada una de las más de 750 especies de *Ficus* solo podían ser polinizadas por una sola especie de avispa de la familia Agaonidae (Chalcidoidea) (Dunn, 2020). Estos sistemas de polinización se han utilizado como ejemplos clásicos de mutualismo coevolucionado entre una especie de planta y una especie de animal. Sin embargo, recientemente se han aportado las primeras evidencias de que especies de avispas pertenecientes a otros grupos y que eran consideradas exclusivamente parásitas de los frutos de *Ficus* spp. en realidad también pueden polinizar sus flores. En un estudio realizado con seis especies de *Ficus* de los bosques de la isla de Borneo, que se consideraba que tan solo eran polinizadas por sus respectivas especies mutualistas del género *Waterstoniella* (Agaonidae), se detectaron también otras avispas polinizadoras de sus flores pertenecientes a los géneros *Diaziella* (Sycoecinae) y *Lipothymus* (Otitesellinae) (Jousselin et al., 2001).

Algunos sistemas de polinización han evolucionado sin ser necesariamente mutualistas. Este es el caso de varias especies de orquídeas del género *Ophrys*; cada una de ellas suele ser polinizada por una determinada especie de abeja que la pseudocopula. El *labellum* de las flores de estas orquídeas presenta una morfología externa que se asemeja mucho a la del abdomen de algunas hembras de abejas y expele olores que atraen especialmente a las abejas macho. El macho de abeja al visitar la flor de estas orquídeas empieza a hacer movimientos copulatorios sobre el *labellum* de tal forma que queda con el dorso completamente impregnado de polen. Al visitar otra flor de la misma especie de orquídea, también pseudocopula con ella, por lo que el polen de la flor anterior impregna la segunda y la fertiliza (Bertin, 1989). Aunque estas especies de orquídeas no producen néctar para las abejas, los machos son atraídos hacia ellas por motivaciones sexuales, lo que les hace “olvidar” momentáneamente la búsqueda del alimento. Aunque puede que los machos se

den por satisfechos, no existe una relación de mutuo beneficio entre dos poblaciones implicadas, pues, en este caso, solo las poblaciones de orquídeas de esta especie suelen ser beneficiadas, gracias a la polinización de sus flores. Este sistema tampoco es necesariamente de tipo coevolucionado, puesto que, aunque existe una adaptación de estas orquídeas para atraer un tipo determinado de polinizador, las adaptaciones de los insectos que visitan estas flores no están claras. De hecho, algunos autores sugieren que este tipo de interacción planta-insecto sería más bien una forma de parasitismo (Vereecken, 2009; Vereecken et al., 2011).

La especialización puede permitir a los organismos desarrollarse bien en ecosistemas muy diversificados y altamente competitivos, como los bosques tropicales húmedos, pero el generalismo (la no especialización) permite colonizar un gran número de ambientes muy diversos entre sí (figura 1). Un ejemplo de colonización y expansión geográfica sorprendentemente rápidas de un polinizador generalista es el de las poblaciones africanas de *Apis mellifera* (en este caso, *Apis mellifera scutellata*) en la región neotropical. Desde el año 1956, cuando fueron introducidas en el sudeste de Brasil, estas abejas fueron hibridándose con las abejas europeas introducidas mucho antes en este país, lo que tuvo como resultado el surgimiento de las llamadas “abejas africanizadas”. Desde entonces las abejas africanizadas han logrado colonizar con éxito un gran número de biomas desde el sur de Brasil hasta el sur y el sudoeste de los Estados Unidos de América (Winston, 1992; Pinto et al., 2005).

Cualquier tipo de especialización es como una apuesta arriesgada hacia el futuro. Cuando una especie de planta solo tiene uno o escasos polinizadores, esta depende exclusivamente de ellos para reproducirse y perpetuarse. Si las condiciones ambientales cambian bruscamente y el o los escasos polinizadores se extinguen localmente o globalmente, la especie de planta en cuestión estará condenada a desaparecer. De hecho, debido a interferencias diversas producidas por los humanos, esto viene ocurriendo con una frecuencia creciente (véase, por ejemplo, Kearns et al., 1998; Robertson et al., 1999; Cox & Elmqvist, 2000; Kremen & Ricketts, 2000; Paton, 2000). En el archipiélago hawaiano, cada año algunos biólogos se ven obligados a escalar algunos de los peñascos más inaccesibles y peligrosos del mundo para polinizar, con la ayuda de pinceles, especies de plantas que ya no pueden contar con los polinizadores naturales de sus flores.



Figura 1. Las rosáceas constituyen una familia de plantas angiospermas que está formada por más de 2.000 especies de árboles, arbustos y hierbas que habitan, en su mayoría, en Eurasia y Norteamérica. Por lo general, sus flores son polinizadas por polinizadores no especializados y sus semillas dispersadas por frugívoros generalistas. En la foto: frutos de endrino (*Prunus spinosa*). (Foto: Juan Carlos Guix.)

Mutualistas que se convierten en parásitos y viceversa

Algunos autores han sugerido que los organismos mutualistas y los parásitos se insieren en un mismo continuo evolutivo (Bronstein, 1994; Pellmyr et al., 1996). De hecho, existen diversos casos descritos de transformaciones de organismos mutualistas en parásitos (véase Jones et al., 2015 y referencias). Algunas especies de mariposas nocturnas del género *Tegeticula* perdieron el comportamiento polinizador de las flores de yuca (género *Yucca*) y se transformaron en parásitas del sistema mutualista de polinización en que participan otras especies de mariposas. *Ceratosolen galili*, una especie de avispa que polinizaba las flores de una especie de higuera, también se convirtió en parásita (Jousselin

et al., 2001). Así como se han descrito ejemplos de evolución hacia el parasitismo, también existen casos que sugieren una evolución de organismos parásitos y comensales a organismos mutualistas (Jones et al., 2015).

Ladrones de néctar

Los ladrones de néctar son animales (ej.: insectos, aves) que consiguen acceder a este nutriente de las flores sin polinizarlas necesariamente (Irwin et al., 2000). Normalmente evitan las estructuras reproductoras de las flores creando atajos.

Un ejemplo bastante ilustrativo es el de la reinita común (*Coereba flaveola*), una pequeña ave sudamericana que poliniza flores de bromeliáceas (Sazima & Sazima, 1999), pero que muchas veces sorbe el néctar de otras plantas introduciendo su pico por la base de la flor, no por la abertura de la corola. Así pues, se asume que al robar reiteradamente el néctar de las flores, incluso antes de que ellas se abran, estas se convierten en poco atractivas para sus legítimos polinizadores. Los polinizadores, al detectar que hay poco néctar para sorber, muchas veces no se acoplan bien a las estructuras florales y no se impregnan suficientemente de su polen.

Al beneficiarse de un recurso sin “dar nada en cambio”, los ladrones de néctar algunas veces rompen la relación mutualista de polinización, pudiendo llegar a reducir de forma significativa (en algunos casos hasta un 50%) el éxito reproductor de determinadas plantas (Irwin & Brody, 2000). Sin embargo, en otros casos se ha podido comprobar que algunos ladrones de néctar, apesar que suelen crear atajos en las flores para acceder a esta solución nutritiva, también las pueden polinizar (Maloof & Inouye, 2000).

Flores tóxicas

Algunas flores pueden resultar altamente tóxicas para insectos que son potenciales polinizadores de una gran variedad de plantas. Un ejemplo es el de las flores de *Spathodea campanulata* (Bignoniaceae), una especie de árbol nativa de África. Tanto el polen como el néctar y una sustancia mucilaginosa que recubre las paredes internas de las flores jóvenes son tóxicos para diversas especies de insectos, incluyendo abejas. De este modo, se han

documentado numerosos casos de mortalidad de insectos potencialmente polinizadores (sobre todo en obreras de abejas de la tribu Meliponini) asociada al consumo o contacto de dichas sustancias de estas flores tanto en el hábitat natural de *S. campanulata* en África como en las zonas donde este árbol ha sido introducido como recurso ornamental (Trigo & Santos, 2000; Queiroz et al., 2014).

A primera vista este fenómeno podría parecerse contra-productivo, ya que la planta invierte bastante energía y una considerable cantidad de nutrientes para producir flores que después resultan ser tóxicas. Sin embargo, al parecer las flores de esta especie son polinizadas por aves y otros vertebrados y no por abejas y otros insectos (Trigo & Santos, 2000 y referencias). Así pues, una explicación sería que la planta intentara preservar el polen, el néctar y las estructuras reproductoras de sus flores para cuando apareciesen los verdaderos polinizadores.

La dispersión de plantas por animales

La dispersión de semillas por animales, o zoocoria, constituye un conjunto de relaciones ecológicas (algunas posiblemente tienen más de 190 millones de años de antigüedad) de las cuales un gran número de especies de plantas se valen para propagarse en el espacio y colonizar nuevos ambientes (Ridley, 1930; Sporne, 1965; van der Pijl, 1982; Eriksson et al., 2000). En muchos casos, la dispersión de semillas tiene lugar en el ámbito de complejas interacciones mutualistas, que suelen ser más evidentes entre especies de plantas que producen frutos carnosos y animales predominantemente frugívoros.

Los procesos de dispersión de semillas por vertebrados probablemente se iniciaron mucho antes de que surgieran las primeras plantas angiospermas. Así pues, no es de extrañar que muchas de las plantas gimnospermas que conocemos hoy día (ej.: Cycadas, *Ginkgo* spp. y numerosos grupos de coníferas, como las Podocarpaceae) presenten semillas asociadas a algún tipo de tejido carnoso nutritivo (Eriksson, 2016) (figura 2).



Figura 2. El enebro (*Juniperus oxycedrus*; Cupressaceae) es una gimnosperma cuyos gábulos (estróbilos carnosos e indehiscentes) suelen ser ingeridos enteros por currucas (*Sylvia* spp.), tordos y mirlos (*Turdus* spp.), así como por la garduña (*Martes foina*) y el zorro (*Vulpes vulpes*). Estas aves y mamíferos están entre los principales dispersores de semillas de enebro en la península ibérica. (Foto: Juan Carlos Guix).

Una planta que produce semillas recubiertas por una pulpa jugosa y nutritiva (sea esta una pequeña planta herbácea o un gran árbol) invierte parte de los nutrientes y de la energía asimilada en ofrecer un tipo de alimento que sea suficientemente atractivo para que los animales que se mueven activamente las ingieran y las dispersen (figura 3). Como resultado de ello, muchas de las semillas envueltas por este material nutritivo acaban por ser transportadas en el tracto digestivo (endozocoria) y depositadas en sitios donde puedan germinar y desarrollarse en plántulas y plantas jóvenes.

Cuando una semilla de un fruto carnoso es diseminada por un animal, de inmediato son los individuos que participan en la interacción mutualista animal-planta quienes se benefician de ella. Por un lado, el frugívoro diseminador se nutrió de la pulpa carnosa que la planta

produjo. Por otro, la semilla (que no es más que un organismo en la fase embrionaria), al ser transportada lejos de la planta-madre, tiene más posibilidades de germinar y de crecer que aquellas que simplemente caen bajo su copa. De este modo, desde un punto de vista más bien práctico, se considera que una semilla ha sido dispersada cuando esta cae fuera de la proyección de las partes aéreas (ej.: la copa) de su planta-madre.

Las poblaciones a las que estos organismos (la semilla y el frugívoro) pertenecen con frecuencia también son beneficiadas por la relación mutualista, ya que, habiendo más semillas diseminadas, habrá probablemente más plantas de la población colonizando nuevos lugares y ambientes. Al haber más plantas que producen frutos carnosos creciendo en una determinada área, probablemente también habrá más frutos para la misma o para futuras generaciones del frugívoro diseminador. De este modo, ambas especies implicadas en la relación resultan beneficiadas.



Figura 3. Por lo general, las interacciones mutualistas que se establecen entre plantas que producen frutos carnosos y animales frugívoros no son ni específicas, ni especializadas. Las plantas ofrecen paquetes de alimento (frutos, pseudofrutos, arilos, etc.) para cualquier animal que sea capaz de

dispersar sus semillas. De esta forma, cuando una especie vegetal es introducida por los humanos en un área donde antes no existía, con frecuencia sus semillas son dispersadas por aves y mamíferos nativos de esta área. En la foto se contempla a un tucán bicolor (*Ramphastos dicolorus*) del sudeste de Brasil alimentándose de los frutos carnosos de una seafortia (*Archontophoenix cunninghamiana*), una especie de palmera originaria de Australia e introducida en este país (Foto: Renato Paiva).

En algunos casos, puede ocurrir que una especie de planta mantenga dos tipos distintos de relaciones mutualistas con la misma especie animal. Esto puede ocurrir, por ejemplo, en algunas zonas semiáridas de Colombia y de México con especies de cactáceas columnares y murciélagos. En la región colombiana de la Tatacoa, el murciélago *Glossophaga longirostris* actúa tanto como polinizador de las flores del cactus *Stenocereus griseus*, como diseminador de sus semillas por vía gástrica (Ruiz et al., 1997). Este tipo de interacciones se conocen como mutualismo doble.

En otros casos, algunos animales actúan esencialmente como depredadores de semillas, pero pueden dispersarlas también. De este modo, estos animales pueden establecer interacciones de tipo antagonista con determinadas semillas de una especie de planta e interacciones de tipo mutualista con otras de la misma especie vegetal. Esto es lo que ocurre con diversas especies de roedores (ej.: ardillas, ratones de bosque, agutíes) y aves (ej.: diversas especies de córvidos) que tienen por hábito almacenar semillas como provisiones para los períodos en los que estas puedan escasear. En aquellos años en los que el alimento no abunda, la mayoría o casi todas las semillas almacenadas pueden ser recuperadas y consumidas por un roedor o ave, lo que se encuadra en una interacción de tipo antagonista entre las semillas depredadas y el animal. Sin embargo, algunas o varias semillas no son consumidas sino que llegan a germinar y a formar una plántula, lo que se encuadra en una interacción de tipo mutualista entre el animal y las semillas supervivientes.

Otros ejemplos de interacciones contrapuestas entre animales y plantas los encontramos entre diversas especies de aves psitácidas (Familia Psittacidae) en la región neotropical. Estas aves suelen depredar un gran número de semillas de diversas especies de plantas, desde pequeñas a grandes. Así pues, por lo general dichas aves tradicionalmente han sido

categorizadas tan solo como “depredadoras de semillas”. Sin embargo, en los últimos años, se han descrito diversos ejemplos de dispersión de diásporas por psitácidos (véase la figura 4), incluso a veces de las mismas especies vegetales de las que depredaban masivamente sus semillas (Sazima, 2008 ; Tella et al., 2015; Baños-Villalba et al., 2017; Tella et al., 2020).



Figura 4. Las interacciones entre los psitácidos (ej.: guacamayos, loros, cotorras) y las plantas suelen ser muy complejas. Cada vez va ganando más peso la idea de que diversas especies de este grupo de aves pueden actuar como depredadoras (interacciones antagonistas) y/o dispersoras (interacciones mutualistas) de semillas. En la foto, un cuiú-cuiú (*Pionopsitta pileata*) alimentándose de los frutos de *Solanum mauritianum* (Solanaceae) en el Parque Estadual Intervalas. Nótese que semillas adheridas en el pico del ave luego pueden ser transportadas a otras áreas. Al limpiarse el pico en las ramas de los árboles y arbustos, algunas de estas semillas a veces caen en lugares propicios para su germinación. Por otra parte, estas aves pueden ingerir también semillas enteras y dispersarlas junto con sus heces (Foto: Renato Paiva).

El conocimiento sobre las redes de interacciones entre plantas y animales aún es fragmentario e incompleto. Aparte de los psitácidos, no se conoce en detalle qué papel juegan muchas de las especies de determinados grupos de aves, como es el caso de los

colúmbidos (palomas, tórtolas) y los fringílidos (pinzones), en la depredación y dispersión de semillas. Gran parte de las especies de estos y otros grupos de aves son depredadoras de semillas por vía digestiva, es decir, la acción mecánica y química del trato digestivo de estas aves destruye o daña gravemente las semillas. Sin embargo, se sabe que determinadas semillas duras pueden pasar enteras por el tracto digestivo de diversas especies clasificadas como granívoras, siendo capaces de germinar. De este modo, lo más probable es que estas aves sean capaces de dispersar unos tipos de semillas, mientras que otros no.

No todos los procesos de dispersión de plantas por animales son de ámbito mutualista. En diversos casos el transporte de unidades de propagación de las plantas (diásporas) puede ocurrir en el ámbito de una interacción de tipo comensal, o sea, con ventaja para la población de una de las especies implicadas (en este caso la especie vegetal) y un efecto neutro para los individuos o poblaciones de la(s) otra(s) especie(s) implicada(s). Este es el caso de las especies de plantas que desarrollaron semillas o propágulos provistos de estructuras adhesivas (ej.: emulsiones viscosas tipo pegamento, pilosidades con ganchos, etc.) en el pelo de algunos mamíferos, tales como zorros, chacales, coyotes, antílopes, canguros, o incluso también en las plumas de aves (véase Marchand, 2000). Estas semillas y propágulos suelen crecer en campos de hierbas y sabanas secas de la mayoría de continentes e islas de grandes dimensiones. Un propágulo es una estructura o unidad de propagación de la cual puede originarse un nuevo individuo. Algunos autores consideran que pueden ser tanto producto de reproducción asexual como sexual, mientras que otros solo los consideran como resultantes de reproducción asexual.

Muchos de los cánidos y félicos que habitan las formaciones de sabanas secas suelen limpiarse con la lengua y algunos incluso retiran activamente semillas o cápsulas de semillas enganchadas y las descartan, lo que aumenta las posibilidades de que estas diásporas caigan intactas en el suelo y germinen después de una lluvia.

En regiones donde los grandes mamíferos autóctonos se han extinguido recientemente, muchas veces los animales domésticos, como los perros y los gatos, acaban por actuar como sustitutos de la fauna extinta en la dispersión de semillas adherentes. Incluso las personas, aunque estemos desprovistas de pelajes, utilizamos ropas donde

frecuentemente se enganchan semillas de este tipo. De hecho, existe un gran número de especies de hierbas que crecen en campos de cultivo abandonados que han ampliado mucho su distribución geográfica gracias a la diseminación involuntaria por parte de los humanos y de sus animales domésticos (ej.: perros, ovejas). Actualmente, con medios de locomoción tan rápidos y eficaces como el coche o el avión, una semilla de la sabana africana atrapada en el dobladillo del pantalón de un turista puede llegar a caer en un campo de cultivo, situado a centenares o miles de kilómetros, en menos de 48 horas.

Por otra parte, tal y como se ha mencionado ya, no todos los procesos involuntarios de dispersión de plantas se desarrollan por medio de semillas. Existe un considerable número de especies de plantas que producen estructuras similares a las semillas pero que en realidad son propágulos vegetativos, o sea, solo son partes de una planta y, por lo tanto, solo contienen material genético del individuo del que se originaron.

La mayoría de las especies de plantas que producen propágulos vegetativos son diseminadas por el agua o por el viento. Sin embargo, los propágulos de algunas especies de cactáceas son diseminados por animales. Estas cactáceas producen frutos espinosos de colores vivos que, cuando están maduros, suelen ser perforados por aves, siendo sus diminutas semillas ingeridas y diseminadas por ellas. Sobre estos cactus a veces también crecen rebrotes en forma de estructuras diferenciadas del resto de la planta. Estas estructuras están recubiertas por una densa capa de espinas muy finas y largas que apenas pueden verse durante el día. Un examen detenido de estas estructuras diferenciadas revela que no contienen ningún tipo de semillas, funcionando como propágulos vegetativos.

Algunos mamíferos carnívoros (orden Carnivora) que se alimentan regularmente de frutos por la noche, como los zorros, suelen ser atraídos por el olor de los frutos de estas cactáceas. Al intentar olerlos, las espinas de uno o más propágulos vegetativos se clavan en la parte desprovista de vello del hocico del animal, haciendo que algunos de ellos se desprendan fácilmente de la superficie de la planta. El animal inmediatamente retrocede e intenta retirarlos con las patas delanteras, pero a veces solo consigue trasladar el propágulo del hocico a la planta de las patas delanteras u otra parte del cuerpo. A medida que el animal intenta deshacerse de tan incómoda estructura, se va desplazando hasta que, cuando finalmente logra librarse de ella, lo hace a varios metros de la planta-madre.

Una vez en el suelo, dicho propágulo enraíza y se convierte en un nuevo cactus, eso sí, genéticamente idéntico a su planta-madre. De esta forma, algunas especies de cactáceas producen frutos carnosos con semillas viables, dispersables por aves, y, además, propágulos espinosos que pueden ser diseminados por mamíferos.

Por último, cabe destacar también que la zoocoria no solo se restringe a la dispersión de plantas y hongos por animales. Los animales también pueden dispersar a otros animales, tales como ecto y endoparásitos, zooplancton, copépodos e insectos (Guix & Ruiz, 1995, 1997; Hessen et al., 2019; van Leeuwen et al., 2020).

Las interacciones mutualistas pueden incrementar la diversidad y la estabilidad de los ecosistemas (Hale et al., 2020). La dispersión de semillas y de esporas de hongos por animales con frecuencia es buen ejemplo de ello. Incluso determinadas interacciones que se suelen clasificar como “antagonistas” de tipo contramensalismo (- +), como la depredación de un mamífero carnívoro sobre un herbívoro, pueden tener repercusiones benéficas para otros organismos y para el ecosistema. Un ejemplo de ello es el de la reintroducción del lobo (*Canis lupus*) en determinadas áreas de los Estados Unidos de América. Desde que el lobo fue reintroducido en estas áreas, gracias a su papel regulador de las poblaciones de herbívoros como *Cervus elaphus* y *Odocoileus virginianus*, la intensa herbivoría sobre un gran número de plantas de sotobosques se redujo drásticamente, lo que aumentó la diversidad poblacional de plantas en estos ambientes (véase Ripple & Beschta, 2012; Callan et al., 2013 y referencias). De este modo, los efectos de las interacciones ecológicas en la naturaleza con frecuencia van mucho más lejos que las clasificaciones simplificadas presentadas al inicio de este capítulo.

Agradecimientos

Contemplemos por un momento la tabla esquemática de las interacciones ecológicas que consta en la primera página del texto de esta publicación. Al hacerlo, podríamos preguntarnos qué tipo de interacciones queremos establecer con otros organismos vivientes y con la naturaleza que nos envuelve. Y, si nos aventuramos a hacer una analogía basada en este esquema, en la que las especies serían sustituidas por personas, podemos reflexionar también sobre qué tipo de interacciones queremos priorizar en nuestras vidas.

A lo largo de este trabajo he intentado establecer “interacciones mutualistas” con diversas personas que me han ayudado sin pedir nada a cambio, y a las que luego he intentado retribuir esta ayuda de algún modo, sea por medio del intercambio de ideas, publicaciones, datos, cervezas o abrazos. Estoy sinceramente agradecido a todas ellas. En este capítulo en especial a Isabel Alves, Renato Paiva, Antoni Serra Sorribes, Helena Basas Satorras, Núria López Mercader y Ricardo Carneiro da Cunha Reis. A todos los trabajadores de las áreas naturales protegidas citadas en esta publicación. A Diana Mota por la revisión del castellano de este texto.

Referencias bibliográficas

Abbott, S.P. 2002. Insects and other arthropods as agents of vector-dispersal in fungi. Internet database: http://www.precisionenv.com/insects_arthropods.shtml

Aanen, D.K.; Eggleton, P.; Rouland-Lefèvre, C.; Guldberg-Frøsløv, T.; Rosendahl, S. & Boomsma, J.J. 2002. The evolution of fungus-growing termites and their mutualistic fungal symbionts. *PNAS* 99(23): 14887-14892. <https://doi.org/10.1073/pnas.222313099>

Aigner, P.A. 2001. Optimality modeling and fitness trade-offs: when should plants become pollinator specialists. *Oikos* 95: 177-183.

Altmann, R. 1890. *Die Elementarorganismen und ihre Beziehung zu den Zellen*. Veit und Comp.. Leipzig.

Armbruster, W.S. 2017. The specialization continuum in pollination systems: diversity of concepts and implications for ecology, evolution and conservation. *Functional Ecology* 31: 88-100. DOI: 10.1111/1365-2435.12783

Baños-Villalba, A.; Blanco, G.; Díaz-Luque, J.A.; Dénes, F.V.; Hiraldo, F. & Tella, J.L. 2017. Seed dispersal by macaws shapes the landscape of an Amazonian ecosystem. *Sci. Rep.* 7: 7373.

Bertin, R.I. 1989. Pollination biology. Pp. 23-86. In: *Plant-animal interactions* (Abrahamson, W.G., ed.). McGraw-Hill. New York.

Biedermann, P.H.W. & Vega, F.E. 2020. Ecology and evolution of insect-fungus mutualisms. *Annu. Rev. Entomol.* 65: 22.1-22.25. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-024910>

Bischof, S.; Umhang, M.; Eicke, S.; Streb, S.; Qi, W. & Zeeman, S.C. 2013. *Cecropia peltata* accumulates starch or soluble glycogen by differentially regulating starch biosynthetic genes. *Plant Cell* 25: 1400-1415. DOI: 10.1105/tpc.113.109793

Bronstein, J.L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends Ecol. Evol.* 9: 213-217.

Bronstein, J.L. 1998. The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica* 30: 150-161.

Bueno, C.G. & Moora, M. 2019. How do arbuscular mycorrhizal fungi travel? *New Phytologist* 222: 645-647. DOI: 10.1111/nph.15722

Callan, R.; Nibbelink, N.P.; Rooney, T.P.; Wiedenhoef, J. & Wydeven, A.P. 2013. Recolonizing wolves trigger a trophic cascade in Wisconsin (USA). *Journal of Ecology* 101: 837-845. DOI: 10.1111/1365-2745.12095

Carmargo-Ricalde, S.L.; Montaña, N.M.; De la Rosa-Mera, C.J. & Arias, S.A.M. 2012. Micorrizas: una gran unión debajo del suelo. *Revista Digital Universitaria* 13(7): 1-18.

<http://www.revista.unam.mx/vol.13/num7/art72/index.html>

Carrión, J.S. & Cabezudo, B. 2003. Perspectivas recientes en evolución vegetal. *Anales de Biología* 25: 163-198.

Correia, M.; Heleno, R.; Silva, L.P. da; Costa, J.M. & Rodríguez-Echeverría, S. 2019. First evidence for the joint dispersal of mycorrhizal fungi and plant spores by birds. *New Phytol.* 222: 1054-1060. DOI: 10.1111/nph.15571

Cox, P.A. & Elmqvist, T. 2000. Pollinator extinction in the Pacific islands. *Conservation Biology* 14: 1237-1239.

Currie, C.R.; Scott, J.A.; Summerbell, R.C. & Malloch, D. 1999. Fungus-growing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites. *Nature* 398: 701-704.

CBD (Convention on Biological Diversity) 2018. *Review of pollinators and pollination relevant to the conservation and sustainable use of biodiversity in all ecosystems, beyond their role in agriculture and food production*. Subsidiary Body on Scientific, Technical and Technological Advice. Twenty-second meeting. Montreal, 2-7 July 2018. 72 p.

De Fine Licht, H.H.; Boomsma, J.J. & Tunlid, A. 2014. Symbiotic adaptations in the fungal cultivar of leaf-cutting ants. *Nat. Commun.* 5: 5675. DOI: 10.1038/ncomms6675. PMID: 25435021.

Dilley, J.D.; Wilson, P. & Mesler, M.R. 2000. The radiation of *Calochortus*: generalist flowers moving through a mosaic of potential pollinators. *Oikos* 89: 209-222.

Duvigneaud, P. 1996. *A síntese ecológica*. Instituto Piaget. Lisboa.

Dunn, D.W. 2020. Stability in fig tree-fig wasp mutualisms: how to be a cooperative fig wasp. *Biological Journal of the Linnean Society* 130: 1-17.

Eriksson, O.; Friis, E.M.; Pedersen, K.R. & Crane, P.R. 2000. Seed size and dispersal systems of early Cretaceous Angiosperms from Famalicão, Portugal. *Int. J. Plant Sci.* 161: 319-329.

Eriksson, O. 2016. Evolution of the angiosperm seed disperser mutualisms: the timing of the origins and their consequences for coevolutionary interactions between angiosperms and frugivores. *Biol. Rev.* 91: 168-186. DOI: 10.1111/brv.12164

Friis, E.M.; Pedersen, K.R. & Crane, P.R. 2006. Cretaceous angiosperm flowers: innovation and evolution in plant reproduction. *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol.* 232: 251-293.

García, M.B.; Antor, R.J. & Espadaler, X. 1995. Ant pollination of the palaeoendemic dioecious *Borderea pyrenaica* (Dioscoreaceae). *Pl. Syst. Evol.* 198: 17-27.

Gehring, C.A.; Wolf, J.E. & Theimer, T.C. 2002. Terrestrial vertebrates promote arbuscular mycorrhizal fungal diversity and inoculum potential in a rain forest soil. *Ecology Letters* 5: 540-548.

Gómez, J.M.; Perfectti, F.; Armas, C.; Narbona, E.; González-Megías, A.; Navarro, L.; DeSoto,

L. & Torices, R. 2020. Within-individual phenotypic plastic in flowers fosters pollination niche shift. *Nature Communications* 11: 4019. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17875-1>

Gorzela, M.A.; Asay, A.K.; Pickles, B.J. & Simard, S.W. 2015. Inter-plant communication through mycorrhizal networks mediates complex adaptive behaviour in plant communities. *AoB PLANTS* 7, plv050. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv050>

Groman, J.D. & Pellmyr, O. 1999. The pollination biology of *Manfreda virginica* (Agavaceae): relative contribution of diurnal and nocturnal visitors. *Oikos* 87: 373-381.

Guix, J.C. 1983. *Aspectos ecológicos e hábito alimentar de Bufo paracnemis Lutz, 1925 en região de caatinga típica – Ouricuri (PE). Notas sobre Bufo granulosus lutzii Gallardo, 1965 – (Amphibia – Anura)*. Monografía de graduación para la obtención del título de Bacharel en Ciências Biológicas. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto. Universidade de São Paulo. Ribeirão Preto.

Guix, J.C. 1993. Hábitat y alimentación de *Bufo paracnemis* en una región semiárida del nordeste de Brasil, durante el período de reproducción. *Rev. Esp. Herp.* 7: 65-77.

Guix, J.C. & Ruiz, X. 1995. Toucans and thrushes as potential dispersers of seed-predatory weevil larvae in southeastern Brazil. *Can. J. Zool.* 73: 745-748.

Guix, J.C. & Ruiz, X. 1997. Weevil larvae dispersal by guans in southeastern Brazil. *Biotropica* 29: 522-525.

Hale, K.R.S.; Valdovinos, F.S. & Martinez, N.D. 2020. Mutualisms increases diversity, stability, and function of multiplex networks that integrate pollinators into food webs. *Nature Communications* 11: 2182. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15688-w>

Hřibová, E.; Neumann, P.; Mtsumoto, T.; Roux, N.; Macas, J. & Doležal, J. 2010. Repetitive part of the banana (*Musa acuminata*) genome investigated by low-depth 454 sequencing. *BMC Plant Biology* 10: 204. <http://www.biomedcentral.com/1471-2229/10/2014>

Hessen, D.O.; Jensen, T.C. & Walseng, B. 2019. Zooplankton diversity and dispersal by birds; Insights from different geographical scales. *Front. Ecol. Evol.* 7: 74. DOI: 10.3389/fevo.2019.00074

Herrera, C.M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. Pp. 65-87. In: *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants* (Lloyd, D.G. & Barrett, S.C.H., eds.). Chapman & Hall.

Hodge, S. & Arthur, W. 1996. Contramensal interactions between species. *Oikos* 77: 371-375.

Howe, H.F. & Westley, L.C. 1988. *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press. New York.

Irwin, R.E. & Brody, A.K. 2000. Consequences of nectar robbing for realized male function in a hummingbird-pollinated plant. *Ecology* 81: 2637-2643.

Irwin, R.E.; Bronstein, J.L.; Manson, J.S. & Richardson, L. 2000. Nectar robbing: Ecological and evolutionary perspectives. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 41: 271-292.

Janzen, D.H. 1966. Co-evolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20: 249-275.

Johnson, S.D. & Steiner, K.E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *TREE* 15: 140-143.

Jones; E.I.; Afkhami, M.E.; Akçay, E.; Bronstein, J.L.; Bshary, R.; Frederickson, M.E.; Heath, K.D.; Hoeksema, J.D.; Ness, J.H.; Pankey, M.S.; Porter, S.S.; Sachs, J.L.; Scharnagl, K. & Friesen, M.L. 2015. Cheaters must prosper: reconciling theoretical and empirical perspectives on cheating in mutualism. *Ecology Letters* 18: 1270-1284.

Jousselin, E.; Rasplus, J. & Kjellberg, F. 2001. Shift to mutualism in parasitic lineages of the fig/fig wasp interaction. *Oikos* 94: 287-294.

Kearns, C.A.; Inouye, D.W. & Waser, N.M. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 83-112.

Kremen, C. & Ricketts, T. 2000. Global perspectives on pollination disruptions. *Conservation Biology* 14: 1226-1228.

Law, B.S. & Lean, M. 1999. Common blossom bats (*Syconycteris australis*) as pollinators in fragmented Australian tropical rainforest. *Biological Conservation* 91: 201-212.

Luo, Z. 1999. A refugium for relicts. *Nature* 400: 23-25.

Maloof, J.E. & Inouye, D.W. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology* 81: 2651-2661.

Marchand, P.J. 2000. Seeds of fortune. *Natural History* 109 (8): 28-29.

Margalef, R. 1982. *Ecología*. Ed. Omega. Barcelona.

Margulis, L. 2004. Serial endosymbiotic theory (SET) and composite individuality. Transition from bacterial to eukaryotic genomes. *Microbiology Today* 31: 172-174.

Marting, P.R.; Kallman, N.M.; Wcislo, W.T. & Pratt, S.C. 2018. Ant-plant sociometry in the *Azteca-Cecropia* mutualism. *Scientific Reports* 8: 17968. DOI: 10.1038/s41598-018-36399-9

Moffett, M.W. 2000. Hormigas y plantas: fortalezas arbóreas. *National Geographic* (España) 6: 58-71.

Nogales, M.; Padilla, D.P.; Nieves, C.; Illera, J.C. & Traveset, A. 2007. Secondary seed dispersal systems, frugivorous lizards and predatory birds in insular volcanic badlands. *Journal of Ecology* 95: 1394-1403.

Olarinmoye, A.O.; Olugasa, B.O.; Niphuis, H.; Herwijnen, R.V.; Verschoor, E.; Boug, A.;

Ishola, O.O.; Buitendijk, H.; Fagrouch, Z. & Al-Hezaimi, K. 2017. Serological evidence of coronavirus infections in native hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*) of the Kingdom of Saudi Arabia. *Epidemiol. Infect.* 145: 2030-2037. DOI: 10.1017/S0950268817000905

Ollerton, J. 1996. Reconciling ecological processes with phylogenetic patterns: the apparent paradox of plant-pollination systems. *J. Ecol.* 84: 767-769.

Ollerton, J.; Winfree, R. & Tarrant, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals. *Oikos* 120: 321-326.

Paton, D.C. 2000. Disruption of bird-plant pollination systems in southern Australia. *Conservation Biology* 14: 1232-1234.

Pellmyr, O.; Leebens-Mack, J. & Huth, C. 1996. Non-mutualistic yucca moths and their evolutionary consequences. *Nature* 380: 155-156.

Peris, D.; Pérez-de la Fuente, R.; Peñalver, E.; Delclòs, X.; Barrón, E. & Labandeira, C.C. 2017. False blíster beetles and the expansion of Gymnosperm-Insect Pollination Modes before Angiosperm Dominance. *Current Biology* 27: 897-904.

Pinto, M.A.; Rubink, W. L.; Patton, J.C.; Coulson, R.N. & Johnston, J.S. 2005. Africanization in the United States: Replacement of feral European honeybees (*Apis mellifera* L.) by African hybrid swarm. *Genetics* 170: 1653-1665. DOI: 10.1534/genetics.104.035030

Queiroz, A.C.M.; Contrera, F.A.L. & Venturieri, G.C. 2014. The effect of toxic nectar and pollen from *Spathodea campanulata* on the worker survival of *Melipona fasciata* Smith and *Melipona seminigra* Friese, two Amazonia stingless bees (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Sociobiology* 61: 536-540. DOI: 10.13102/sociobiology.v61i4.536-540

Reddell, P.; Spain, A.V. & Hopkins, M. 1997. Dispersal of spores of mycorrhizal fungi in scats of native mammals in tropical forests of northeastern Australia. *Biotropica* 29: 184-192.

Ridley, H.N. 1930. The dispersal of plants throughout the world. Reeve, Ashford, Kent.

Ripple, W.J. & Beschta, R.L. 2012. Trophic cascades in Yellowstone: The first 15 years after wolf reintroduction. *Biological Conservation* 145: 205-213. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.11.005>

Robertson, A.W.; Kelly, D.; Ladley, J.J. & Sparrow, A.D. 1999. Effects of pollinator loss on endemic New Zealand mistletoes (Loranthaceae). *Conservation Biology* 13: 499-508.

Roger, A.J.; Muñoz-Gómez, S.A. & Kamikawa, R. 2017. The origin and diversification of mitochondria. *Current Biology* 27: R1177-R1192. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.09.015>

Ruiz, A.; Santos, M.; Soriano, P.J.; Cavellier, J.; Cadena, A. 1997. Relaciones mutualísticas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en la zona árida de La Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 469-479.

Sanders, I.R. 1999. No sex please, we're fungi. *Nature* 399: 737-739.

- Sagan, L. 1967. On the origin of mitosing cells. *J. Theor. Biol.* 14: 225-274.
- Sazima, I. 2008. The parakeet *Brotogeris tirica* feeds on and disperses the fruits of the palm *Syagrus romanzoffiana* in Southeastern Brazil. *Biota Neotrop.* 8: 231-234.
- Sazima, M.; Sazima, I. & Buzato, S. 1994. Nectar by day and night: *Siphocampylus sulfureus* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbird and bats. *Pl. Syst. Evol.* 191: 237-246.
- Sazima, M. & Sazima, I. 1999. The perching bird *Coereba flaveola* as a co-pollinator of bromeliad flowers in southeastern Brazil. *Can. J. Zool.* 77: 47-51.
- Schimper, A.F.W. 1883. Über die Entwicklung der Chloroplasten und Farbkörper. *Bot. Ztg.* 41: 105-111, 121-131, 137-146.
- Scutt, C.P. 2018. The origin of Angiosperms (Pp. 1-20). In: *Evolutionary Developmental Biology* (Nuño de la Rosa, L. & Müller, G.B., eds.). Springer. http://doi.org/10.1007/978-3-319-33038-9_60-1
- Schultz, T.R. 1999. Ants, plants and antibiotics. *Nature* 398: 747-749.
- Sick, H. 1993. *Birds in Brazil; a natural history*. Princeton University Press, New Jersey. 703 p.
- Silknetter, S.; Creed, R.P.; Brown, B.L.; Frimpong, E.A.; Skelton, J. & Peoples, B.K. 2020. Positive biotic interactions in freshwaters: A review and research directive. *Freshwater Biology* 65: 811-822. DOI: 10.1111/fwb.13476
- Speijer, D.; Hammond, M. & Lukes, J. 2020. Comparing early eukaryotic integration of mitochondria and chloroplasts in the light of internal ROS challenges: timing is of the essence. *mBio* 11: e00955-20. <https://doi.org/10.1128/mBio.00955-20>
- Sporne, K.R. 1965. *The morphology of Gymnosperms: the structure and evolution of primitive seed-plants*. Hutchinson University Library. London
- Sritongchuay, T.; Hughes, A.C. & Bumrungsri, S. 2019. The role of bats in pollination networks is influenced by landscape structure. *Global Ecology and Conservation* 20. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00702>
- Swisher III, C.C.; Wang, Y.-Q.; Wang, X.-L.; Xu X. & Wang, Y. 1999. Cretaceous age for the feathered dinosaurs of Liaoning, China. *Nature* 400: 58-61.
- Sun, G.; Ji, Q.; Dilcher, D.L.; Zheng, S.; Nixon, K.C. & Wang, X. 2002. Archaeofractaceae, a new basal angiosperm family. *Science* 296 (5569): 899-904. DOI: 10.1126/science.1069439
- Tella, J.L.; Baños-Villalba, A.; Hernández-Brito, D.; Rojas, A.; Pacífico, E.; Díaz-Luque, J.A.; Carrete, M.; Blanco, G. & Hiraldo, F. 2015. Parrots as overlooked seed dispersers. *Front. Ecol. Environ.* 13: 338-339.
- Tella, J.L.; Hiraldo, F.; Pacífico, E.; Díaz-Luque, J.A.; Dénes, F.V.; Fontoura, F.M.; Guedes, N.

& Blanco, G. 2020. Conserving the diversity of ecological interactions: The role of two threatened macaw species as legitimate dispersers of “Megafaunal” fruits. *Diversity* 12: 45. DOI: 10.3390/d12020045

Trigo, J.R. & Santos, W.F. dos 2000. Insect mortality in *Spathodea campanulata* Beauv. (Bignoniaceae) flowers. *Rev. Brasil. Biol.* 60: 537-538.

Tuberville, T.D.; Dudley, P.G. & Pollard, A.J. 1996. Responses of invertebrate herbivores to stinging trichomes of *Urtica dioica* and *Laportea canadensis*. *Oikos* 75: 83-88.

Van der Niet, T. 2020. Paucity of natural history data impedes phylogenetic analyses of pollination-driven evolution. *New Phytologist* (2020): 1-5. <https://doi.org/10.1111/NPH.16813>

Van Leeuwen, C.H.A.; Tella, J.L. & Green, A.J. 2020. Editorial: Animal-mediated dispersal in understudied systems. *Front. Ecol. Evol.* 7: 508. DOI: 10.3389/fevo.2019.00508

Van der Pijl, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer-Verlag, Berlin.

Vašutová, M.; Mleczko, P.; López-García, A.; Maček, I.; Boros, G.; Ševčík, J.; Fujii, S.; Hackenberger, D.; Tuf, I.H.; Hornung, E.; Páll-Gergely, B. & Kjølner, R. 2019. Taxi drivers: the role of animals in transporting mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*. DOI: 10.1007/s00572-019-00906-1

Vereecken, N.J. 2009. Deceptive behaviour in plants. I. Pollination by sexual deception in orchids: a host-parasite perspective (Pp. 203-222). In: *Plant-environment interactions – from sensory plant biology to active behaviour* (Baluska, F., ed.), Springer Verlag, Berlin.

Vereecken, N.J.; Streinzer, M.; Ayasse, M.; Spaethe, J.; Paulus, H.F.; Stöckl, J.; Cortis, P. & Schiestl, F.P. 2011. Integrating past and present studies on *Ophrys* pollination . a comment on Bradshaw et al. *Botanical Journal of the Linnean Society* 165: 329-335. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2011.01112.x>

Waser, N.M.; Chittka, L.; Price, M.V.; Williams, N.M. & Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060.

Wilkinson, D.M. 1997. The role of seed dispersal in the evolution of mycorrhizae. *Oikos* 78: 394-396.

Wilson, P. & Thomson, J.D. 1996. How do flowers diverge? Pp. 88-111. In: *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants* (Lloyd, D.G. & Barrett, S.C.H., eds.). Chapman & Hall.

Winston, M.L. 1992. *Killer bees; the africanized honey bee in the Americas*. Harvard University Press. Cambridge.

Yoder, J.B.; Smith, C.I. & Pellmyr, O. 2010. How to become a yucca moth: Minimal trait evolution needed to establish the obligate pollination mutualisms. *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* 100: 847-855. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2010.01478.x