MONOGRÀFIC
MÈTODE SCIENCE STUDIES JOURNAL (2018). Universitat de València.
DOI: 10.7203/metode.9.11417
Article rebut, 26/01/2018, acceptat: 24/05/2018.

ENEMICS NATURALS I BIODIVERSITAT

L'ESPASA DE DOBLE TALL DE LES INTERACCIONS TRÒFIQUES

ALEXANDRE MESTRE I ROBERT D. HOLT

Els enemics naturals, és a dir, les espècies que causen dany a altres per a alimentar-se'n, estan entre els principals impulsors de les dinàmiques de biodiversitat, al mateix temps que representen una part substancial d'aquesta. Al llarg de la història de la Terra, els enemics naturals han estat implicats en el que probablement siga un dels mecanismes més productius de generació de biodiversitat: la radiació adaptativa produïda per processos coevolutius entre enemics i les seues víctimes. A escales de temps ecològiques, els enemics naturals són una part fonamental de les xarxes tròfiques i poden contribuir al manteniment de la biodiversitat perquè faciliten l'estabilitat i la coexistència en els nivells tròfics més baixos mitjançant mecanismes verticals de regulació (de dalt baix). No obstant això, de vegades, els enemics naturals produeixen greus pèrdues de diversitat, en la majoria de les quals els humans estan involucrats.

Paraules clau: competència aparent, coexistència, oportunitat ecològica, interaccions enemic-víctima, regulació de dalt a baix

LA VIDA S'ALIMENTA DE VIDA

Molts organismes vius del nostre planeta serveixen d'aliment a altres. Pensem, per exemple, en un cavall pasturant plàcidament, mosques atrapades en teranyines, el nostre gat domèstic portant el seu últim trofeu aviari a la nostra habitació, les imatges televisives dels ràpids i elegants moviments d'un guepard perseguint una gasela de Thomson o l'impressionant salt d'un tauró blanc caçant una foca en la superfície del mar.

Però fins i tot el magnífic tauró alimenta altres organismes, perquè no sols el gran es menja el petit. Els paràsits són l'excepció radical a aquesta regla de grandària i s'alimenten d'hostes que sovint són molt més grans que ells. El castanyer americà pot créixer fins als 35 metres, però l'espècie està prop de l'extinció per culpa d'un minúscul fong infecciós. Tots aquests consumidors són «enemics naturals», espècies que danyen d'altres (les seues víctimes) llevant-los recursos (energia i nutrients) a la força o furtivament per al seu propi benefici (mesurat en termes de reproducció i supervivència). El terme inclou depredadors, herbívors, paràsits, parasitoides i patògens, i fins i tot algunes plantes.

Els enemics naturals representen una part substancial de la biodiversitat. Què passaria si una persona amb poders màgics decidira eliminar tots els enemics naturals d'aquest món amb la intenció de fer-lo més pacífic? Probablement aquest regne pacífic li semblaria molt avorrit, però tant hi fa el que senta aquesta persona, perquè el seu conjur també l'hauria eliminat a ella! L'ésser humà és un dels depredadors dominants del planeta.

> «ELS ENEMICS NATURALS SÓN ESPÈCIES QUE DANYEN D'ALTRES LLEVANT-LOS RECURSOS A LA FORÇA O FURTIVAMENT PER AL SEU PROPI BENEFICI»

Segons les estimacions més conservadores, només els paràsits representen almenys una tercera part de les espècies d'animals o plantes, i càlculs una mica menys cautelosos suggereixen que poden constituir fins la meitat o més de tots els éssers vius. Perquè no és desgavellat pensar que qualsevol espècie animal o vegetal allotja la seua pròpia comunitat de paràsits. Un cas extrem és el del tinamú petit (*Crypturellus soui*), pertanyent a un dels llinatges d'aus més antics del planeta. El tinamú pot albergar més de

vint espècies de polls diferents i en un mateix espècimen s'han arribat a observar fins a nou espècies. Però els enemics naturals no són només una porció considerable del pastís de la biodiversitat, a més contribueixen a elaborar-lo, a conservar-lo, a donar-li estabilitat i, de vegades, fins i tot se n'alimenten.

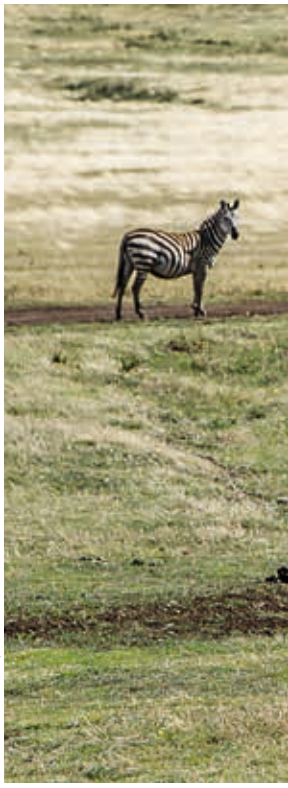
EL JOC DEL RATOLÍ I EL GAT COM A GENERADOR DE BIODIVERSITAT

Un dels mecanismes evolutius de generació de biodiversitat més fascinants i productius és la radiació adaptativa que provoca explosions puntuals –a escala temporal macroevolutiva– d'una varietat de formes de vida a partir d'un únic avantpassat. Aquesta espècie ancestral es diversifica en múltiples espècies diferents a causa en part de la manera com experimenta l'heterogeneïtat ambiental (oportunitat ecològica; Stroud i Losos, 2016).

Els ecòlegs i biòlegs evolutius han invocat el vell però poderós concepte d'«oportunitat ecològica» –l'aparició d'un nou recurs a l'ecosistema– per a explicar per què i quan ocorre la radiació adaptativa. La idea ajuda a explicar les explosions evolutives d'enemics naturals al llarg de la història de la Terra. Aquestes inclouen la diversificació d'insectes fitòfags després de l'aparició de les plantes amb flor i la radiació adaptativa dels cavalls a Amèrica del Nord durant el miocè després de l'aparició de les praderies, la qual cosa va donar com a resultat una família diversa d'èquids amb una gran varietat de grandàries i d'adaptacions morfològiques de dentició per a pasturar.

Bàsicament, un grup d'organismes s'aprofita de l'oportunitat ecològica que representa l'exposició a una nova font de víctimes que altres potencials enemics encara no han aprofitat i, per tant, són els primers a rebre l'oferta d'ocupació per a ser enemics de les noves víctimes. D'aquesta manera, la radiació adaptativa d'un tàxon de víctimes desencadena una resposta diversificadora dels seus enemics, la qual cosa produeix un efecte en cascada evolutiu en la xarxa tròfica (Brodersen, Post i Seehausen, 2017).

Però aquest no és necessàriament un procés unilateral. Els enemics també afecten la trajectòria evolutiva de les seues víctimes, perquè, al mateix temps, aquestes evolucionen per a poder escapar dels seus enemics. La pressió de trobar un «espai lliure d'enemics» (formes de viure que reduïsquen o eliminen la vulnerabilitat d'una espècie als seus enemics naturals) pot estimular una radiació complementària de les víctimes, seguida per un contraatac evolutiu dels seus enemics. El model clàssic de «fuga i radiació» proposat per Paul Ehrlich i Peter Raven en 1964, basat en papallones i plantes, proporciona un mecanisme potencial per a la codiversificació d'enemics i les seues víctimes. L'evolució de les plantes genera nous compostos químics dissuasius per a evitar ser depredades per les erugues de papallones. Llavors les erugues adopten evolutivament noves formes de superar les defenses químiques dels seus amfitrions. Això es pot convertir en una cursa armamentística interminable d'evolució constant només per a «mantenir-se en el mateix lloc» (la clàssica hipòtesi de la Reina Roja). Aquest bucle retroalimentat entre la fugida de la víctima i la persecució de l'enemic provoca trajectòries coevolutives divergents, puntuades per l'aparició de diferents novetats químiques i l'acció de processos d'aïllament reproductiu en les plantes. El resultat és un mosaïc de noves associacions enemic-víctima format per noves espècies de planta i eruga, una doble explosió de vida entrellaçada que expandeix la biodiversitat.


Avel Chuklanov/Unsplash

> «ELS ENEMICS NATURALS AFECTEN LA TRAJECTÒRIA EVOLUTIVA DE LES SEUES VÍCTIMES, PERQUÈ AQUESTES EVOLUCIONEN PER A PODER ESCAPAR»

L'ESTABILITAT TAMBÉ VE DES DEL CIM

Un proverbi xinès diu: «Una muntanya no pot contenir dos tigres». De la mateixa manera, el principi d'exclusió competitiva afirma que «dos competidors absoluts no poden coexistir». *Grosso modo*, significa que dues espècies que viuen en el mateix lloc i «fan el mateix» no poden coexistir, perquè una d'elles exclou l'altra, ja que monopolitza el recurs compartit. Aquest principi ha deixat una profunda empremta en el desenvolupament de l'ecologia i ha conduït a idees subjacents a gran part del nostre coneixement sobre el control de la diversitat. Això és degut al fet que la diversitat implica la coexistència de múltiples espècies que interactuen perquè depenen dels mateixos recursos, i el principi indica que compartir recursos imposa límits a la diversitat.

El concepte d'exclusió competitiva va inspirar els mecanismes clàssics de coexistència basats en els recursos, àmpliament invocats per a explicar la regulació de la biodiversitat. D'acord amb aquesta perspectiva, la

Molts organismes del nostre planeta proporcionen aliment a d'altres. En aquest sentit, els enemics naturals representen una part substancial de la biodiversitat. En la imatge, una lleona observa un grup de zebres.

Gary L. Clark

El tinamú petit (*Crypturellus soui*) alberga fins a vint espècies diferents de polls, i en un mateix espècimen d'aquest petit ocell s'han arribat a observar fins a nou espècies d'aquests paràsits.

limitació de recursos controla les poblacions i obliga les espècies a competir. La productivitat primària de l'ecosistema –la grandària del pastís– determina la quantitat de recursos disponibles per a la comunitat. Aleshores, els mecanismes de coexistència que promouen el manteniment de la biodiversitat –com es divideix el pastís– consisteixen en formes d'evitar l'exclusió competitiva, repartint els recursos mitjançant processos d'especialització (per exemple, espècies d'aus granívores amb diferents morfologies de bec adaptades per a explotar llavors de diferent grandària). Aquesta concepció de regulació ascendent, des de baix (és a dir, des dels recursos) ha calat en l'ecologia. Contrasta amb una visió alternativa, des de dalt (descendent), que dona als enemics naturals tot el protagonisme en la regulació de les poblacions i les comunitats (Terborgh, 2015).

Va ser l'ecòleg nord-americà Robert Paine qui, en 1966, va obrir les portes a la regulació des de dalt amb un missatge clar: la regulació de la diversitat per part d'un depredador pot ser simple, forta i directa. Va eliminar l'estrella de mar *Pisaster* d'una part de la costa rocosa de Makah Bay, a l'estat de Washington (EUA), la qual cosa va provocar una reducció significativa de la diversitat en la comunitat de preses. L'eliminació de l'estrella va afavorir la clòtxina *Mytilus californicus*, la seua presa preferida i un competidor dominant. La clòtxina, alliberada de la seua nèmesi, va augmentar en abundància, va monopolitzar l'espai i va desplaçar quitons, pegellides i percebes mitjançant una forta exclusió competitiva.

Un altre exemple clàssic de regulació des de dalt és el paper clau que representen les llúdries marines de la costa occidental d'Amèrica del Nord en la conservació dels boscos d'algues laminarials molt diversos, que manté els herbívors invertebrats en nivells baixos. L'eliminació de les llúdries marines va provocar la destrucció d'exuberants selves subaquàtiques de laminarials per part de les garotes, voraces herbívores que s'alimenten d'aquestes algues i que al seu torn són el plat principal en la dieta de les llúdries marines. El cas de les llúdries marines i les garotes encaixa amb el concepte de cascada tròfica i de l'«alliberament de mesodepredadors». L'eliminació de depredadors de nivells tròfics superiors allibera els enemics naturals que estan en els nivells intermedis de les xarxes tròfiques. Aquests comencen a prosperar i devoren organismes dels nivells tròfics més baixos, la qual cosa produeix impactes potencialment catastròfics en la diversitat. S'ha vist que l'alliberament d'herbívors per l'absència

Ken Slade

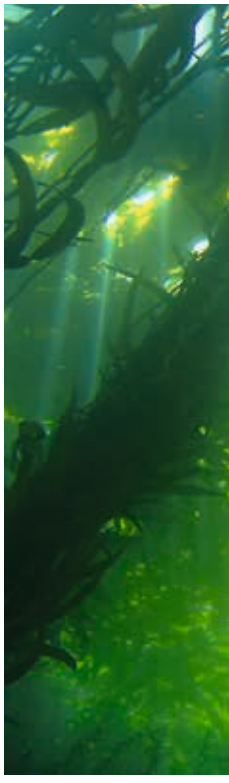
Les erugues de papallona monarca (*Danaus plexippus*) obtenen i acumulen en el seu cos els tòxics generats per les plantes del gènere *Asclepias* per a protegir-se elles mateixes d'ocells i altres depredadors; utilitza així les armes químiques de les plantes en el seu propi benefici. Aquest és un exemple de coevolució mediada per enemics naturals amb intervenció de tres nivells tròfics (planta, papallona i ocells). En la imatge, una eruga de monarca alimentant-se d'una planta *Asclepias*, presa per Ken Slade al Grapevine Botanical Gardens en juliol de 2009.

En 1966, l'ecòleg Robert Paine va eliminar l'estrella de mar *Pisaster* d'una zona de la costa rocosa de Makah Bay (EUA) i amb aquest experiment va obrir les portes a mecanismes de coexistència mediada per enemics naturals. La desaparició de l'estrella va provocar un augment de la seua presa favorita, la clòtxina *Mytilus californicus*, que al seu torn va desplaçar quitons, pegellides i percebes.

de depredadors provoca canvis dràstics en els ecosistemes àrtics, temperats i tropicals, la qual cosa demostra la importància de la regulació de dalt cap avall.

En la dècada de 1970, Daniel Janzen i Joseph Connell van proposar un nou mecanisme regulador des de dalt, en aquest cas mediat per enemics naturals especialitzats (que només ataquen una espècie de víctima). Van utilitzar aquest mecanisme per a explicar l'exorbitant diversitat d'espècies arbòries dels boscos tropicals. Les espècies d'arbre que són abundants estimulen en el seu entorn el desenvolupament dels seus propis patògens fúngics especialistes que s'alimenten de les llavors i plançons que els arbres madurs produeixen als seus peus. En conseqüència, la probabilitat que un arbre adult mort d'una espècie comuna siga reemplaçat per un altre de la seua mateixa espècie és baixa, la qual cosa obre un espai que pot ser ocupat per altres espècies arbòries locals menys comunes. Mitjançant aquest mecanisme, els enemics naturals especialitzats limiten l'abundància de les seues víctimes específiques i alliberen recursos que poden ser utilitzats per altres espècies. En altres paraules, mantenen la diversitat d'espècies dels nivells tròfics més baixos perquè debiliten la competència interespecífica pels recursos de les seues víctimes.

En termes més generals, la teoria tròfica suggereix que les interrelacions dèbils poden estabilitzar les dinàmiques tròfiques. Les interaccions enemic-víctima dèbils són comunes, especialment les que es basen en el parasitisme, que sovint són subletals per als hostes; aquestes solen enfortir-se quan l'abundància de les víctimes augmenta, la qual cosa manté les poblacions sota control. La presència de moltes d'aquestes interaccions enemic-víctima podria estabilitzar una comunitat i protegir-la dels efectes desestabilitzadors de les interaccions fortes. Les tendències modernes en l'ecologia reconeixen que comprendre la coexistència de múltiples espècies en comunitats requereix una perspectiva multitròfica, capaç d'integrar mecanismes ascendents i descendents, en la qual tant la competència per recursos com les interaccions enemic-víctima interactuen de manera simètrica en la regulació de la diversitat d'espècies (Chesson, 2012).



Ed Grimley

L'AMIC DEL MEU ENEMIC ÉS EL MEU ENEMIC

Imaginem un món distòpic en el qual els humans es veuen amenaçats per un exèrcit de vampirs que ataquen la gent durant la nit i s'oculten durant el dia en el sistema de clavegueram. Suposem que els vampirs necessiten recursos alimentaris addicionals per a sobreviure durant la llarga estada diürna en la foscor subterrània.

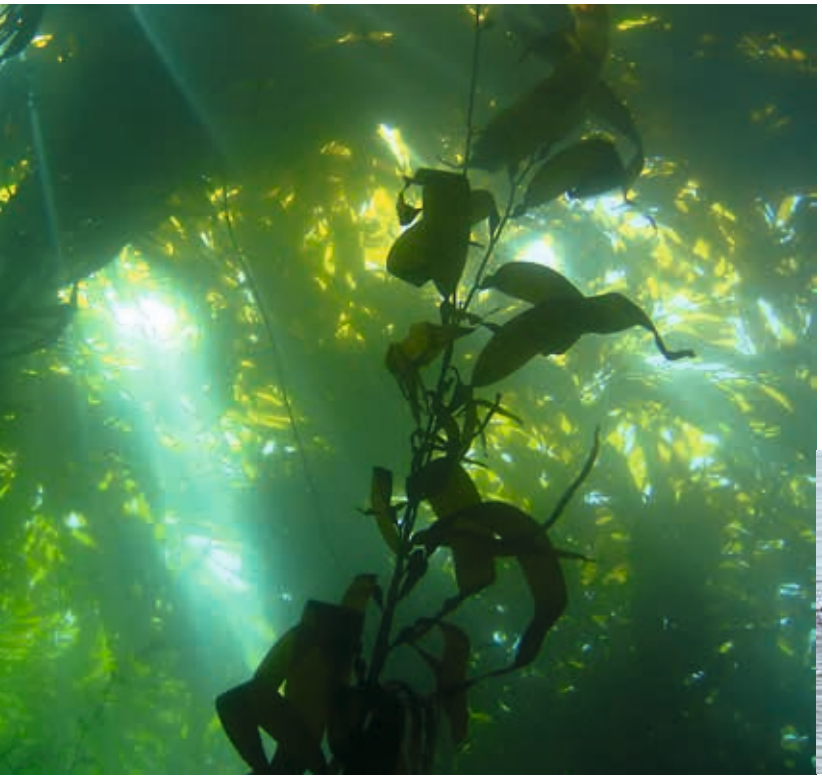
Cortesia de *Hakai Magazine*

Però, per sort per a ells, han trobat una font alternativa de sang en les pròsperes poblacions de rates dels albellons. Podríem considerar les rates com una espècie d'enemic indirecte dels humans, perquè ajuden els vampirs a superar les hores diürnes de limitació d'aliment. La presència de rates d'albelló durant el dia augmenta els atacs dels vampirs contra les persones que descansen indefenses a la nit.

Aquest exemple tan sinistre ajuda a il·lustrar el concepte de «competència aparent» (Holt i Bonsall, 2017). El terme va ser encunyat per Robert D. Holt en 1977 per a definir una interacció indirecta negativa entre espècies reforçada per l'acció d'un enemic natural comú, per exemple, un depredador generalista. La idea bàsica és que el dany produït per un enemic natural polífag (els vampirs) a una víctima primària (els humans) depèn de la disponibilitat i productivitat de víctimes alternatives (les rates). Amb el temps, la víctima primària es pot veure seriosament reduïda en nombre, i inclús extingir-se localment, com a conseqüència d'una competència aparent. El resultat podria semblar a primera vista un cas d'exclusió competitiva a l'ús, en què les víctimes competeixen per un recurs compartit, símil que dona nom al concepte. Però en realitat pot ser que no compartisquen cap recurs (com en el nostre exemple) i només interactuen entre elles perquè són perjudicades pel mateix enemic i magnifiquen els efectes d'aquest dany. El resultat de la competència aparent és molt sensible al context, i pot comprendre tant l'exclusió d'algunes espècies de víctimes com la seua coexistència.

L'efecte de compartir un enemic natural depèn de la interacció de molts detalls crucials. Entre aquests: la fisiologia i la història vital de les víctimes (taxes de creixement intrínseques, fenologia i vulnerabilitat), els atributs comportamentals de totes les espècies i les circumstàncies ambientals de la interacció enemic-víctima, tots els factors que controlen el nombre d'enemics i, en general, el context espacial, temporal i comunitari. El complex conjunt d'interaccions indirectes entre víctimes mediades per un mateix depredador sovint porta a l'exclusió d'una de les víctimes, i la coexistència és menys comuna quan els efectes de l'enemic sobre les seues víctimes són forts, encara que també pot ocórrer. Per exemple, en algunes circumstàncies, l'abundància de la víctima atrau el depredador i d'aquesta manera s'afavoreix la víctima menys comuna, en un tipus d'interacció indirecta positiva anomenada mutualisme aparent.

En les últimes dècades s'ha desenvolupat un extens corpus teòric sobre interaccions indirectes mediades per enemics comuns, que estén profundes arrels en camps de l'ecologia tan diversos com l'ecologia de metacomunitats, la teoria de l'aprovisionament, la biologia de les invasions, la dinàmica de les malalties, la gestió dels ecosistemes i el control de plagues. La competència aparent, en particular, és un concepte ecològic fonamental que



Lillian Carswell, USFWS

La foto de l'esquerra mostra un bosc d'algues laminarials a la Reserva Natural Estatal de Point Lobos, a Carmel-by-the-Sea (Monterey, Califòrnia). A les ribes de Point Lobos habita la llúdria marina (*Enhydra lutris*) que s'alimenta de garotes, voraces devoradores d'algues que, si no són controlades per les llúdries, acaben eliminant els boscos de laminarials i destruint l'ecosistema. La foto de la dreta mostra un grup de llúdries marines descansant.

ha ajudat a formar una teoria dels mecanismes de coexistència més sòlida i, de forma més general, l'estudi de les xarxes tròfiques ha ampliat considerablement el nostre coneixement sobre les dinàmiques i la regulació de la diversitat.

QUAN L'ENEMIC COMÚ AFAVOREIX LA BIODIVERSITAT

Els models teòrics més simples sobre la competència aparent prediuen que quan les taxes d'atac d'un enemic natural comú són constants i l'enemic natural és l'únic factor regulador que limita cada víctima, una de les víctimes serà exclosa i el guanyador serà el que tinga més èxit en presència de l'enemic compartit. Però els models més simples contenen molts supòsits, com ara que el creixement de l'enemic només depèn de la disponibilitat de la víctima; que les víctimes no competeixen entre elles pels recursos (ni participen en interaccions mutualistes); i que les xarxes tròfiques contenen molt poques espècies que interactuen.

La realitat sol ser més complexa que els models abstractes, i relaxar els supòsits dels models més simples afegint pinzellades de realisme obre la porta a una rica varietat de mecanismes de coexistència mediada per la depredació comuna. Oferim ací una breu mostra de circumstàncies en què les víctimes poden coexistir a pesar de compartir un enemic comú, o fins i tot casos en què la presència de l'enemic media la coexistència i impedeix l'exclusió competitiva pels recursos (vegeu Holt i Bonsall, 2017).

En primer lloc, la competència aparent s'origina per una resposta funcional o numèrica d'un enemic davant d'un augment en l'abundància d'una víctima alternativa. Al seu torn, això repercuteix sobre la víctima primària. Per tant, si les víctimes estan limitades per diferents recursos –és a dir, no competeixen entre elles gràcies al repartiment de recursos– i aquests recursos, al seu torn, mantenen les abundàncies de víctimes bastant baixes com per a evitar que la població d'enemics cresca fins nivells alts, les víctimes poden coexistir fàcilment. De la mateixa manera, les poblacions d'enemics naturals poden estar regulades per altres factors a part de la disponibilitat de víctimes, com la territorialitat, la disponibilitat de llocs d'implantació o la interferència d'altres enemics (per exemple, els atacs de llops a raboses). Aquests factors realistes poden debilitar les respostes numèriques dels enemics i evitar així l'exclusió competitiva aparent d'una víctima per una altra.

James St. John

Emergència massiva sincronitzada de la generació V de dues espècies de cigala periòdica amb cicle de disset anys (*Magicicada septendecim* i *M. cassini*) a Flint Ridge State Park (Comtat de Licking, Ohio), en maig de 2016. La generació V és la que es reprodueix els anys 1965, 1982, 1999, 2016, 2033... Cada generació de cigales periòdiques difereix tant en els seus anys de reproducció com en la seua distribució geogràfica, de manera que, en un lloc concret, només emergeixen cigales adultes cada disset primaveres, una estratègia que les protegeix davant d'enemics naturals.

Caleb Slemmons

Eruga de l'arna de cactus (*Cactoblastis cactorum*) sobre un espècimen de cactus (*Opuntia* sp.), en una imatge presa per Caleb Slemmons a Cockburn Town a San Salvador, Las Bahamas, al juny del 2004. L'arna de cactus fou introduïda al Carib el 1956 per controlar els cactus. En 1989 va arribar accidentalment a Florida (EUA), des d'on es va estendre per Amèrica del Nord, i des de llavors amenaça espècies natives poc abundants d'*Opuntia* per competició aparent.

La coexistència a curt termini pot donar-se quan l'enemic té comportaments d'aprovisionament canviants, i ataca preferentment la víctima més abundant, amb la qual cosa es redueix la mortalitat de l'espècie menys comuna. De la mateixa manera, quan la segona espècie es fa més abundant, l'enemic pot canviar la seua preferència de nou i passar a mantenir a ratlla també aquella espècie. Amb aquesta labilitat conductual del depredador, l'espècie més vulnerable en cada moment està sempre protegida per la gran abundància de l'altra, fet que dona com a resultat mutualisme aparent.

Florida Fish and Wildlife Conservation Commission

Pitó de l'Índia (*Python molurus*) capturada a Florida (EUA) en gener de 2013. Aquesta serp de gran mida i origen asiàtic va ser observada per primera vegada en aquest estat al Parc Nacional dels Everglades en 1980. L'any 2000 es va reconèixer com a espècie reproductora a Florida i actualment la seua població s'estima en almenys 30.000 pitons. És un enemic natural generalista molt voraç que està delmant les poblacions de mamífers i aus de la regió.

«DE MANERA OCASIONAL, ELS ENEMICS NATURALS INTRODUÏTS PRODUEIXEN EFECTES REALMENT DEVASTADORS SOBRE LA BIODIVERSITAT»

Els compromisos representen un paper molt important (essencial, de fet) en la coexistència entre espècies. Un enemic natural pot promoure la coexistència de dues espècies de víctimes que competeixen per un recurs comú i forçar un compromís, de manera que el millor competidor també és el més vulnerable a l'enemic. Un exemple d'aquest compromís és el fet que, en l'experiment de Paine, l'estrella *Pisaster* s'alimentava preferentment de l'espècie dominant *Mytilus californicus*. Els refugis contra els enemics són un element clau en la competència aparent, i poden estar implicats en la coexistència (i a vegades també en l'exclusió!). Per exemple, el compromís mencionat entre competició i resistència pot donar-se perquè la víctima, més vulnerable en termes competitius, té accés a un refugi que no està disponible per al seu millor competidor.

La coexistència mediada per refugi també pot ocórrer quan dues víctimes utilitzen refugis diferents (sense competir per ells) que els protegeixen de l'exclusió quan els seus nombres són baixos. La teoria de la coexistència mostra que ser diferents en molts sentits pot proporcionar avantatges que permeten la coexistència. Un depredador comú pot impulsar la diferenciació evolutiva entre les víctimes. Per exemple, l'evolució d'algunes espècies d'aus de bosc ha produït diferències de lloc de nidificació quan coexisteixen. Això provoca que els depredadors tinguen menys èxit perquè han de buscar diferents tipus de nius al mateix temps, i fa que concentren els seus esforços només en els d'un tipus. Amb aquesta diferenciació, les víctimes que coexisteixen mitiguen l'efecte negatiu de compartir un enemic.

El context espacial i temporal també importa. Els efectes de la competència aparent poden diferir entre hàbitats i afavorir així la coexistència a escala regional mitjançant segregació d'hàbitat de les víctimes. Dues espècies de llebre habiten l'illa de Terranova, en la costa oriental de Canadà. Però utilitzen hàbitats molt diferents. La llebre americana es va introduir en els boscos boreals i va eliminar la llebre àrtica per competència aparent, ja que en aquest hàbitat la llebre àrtica és més susceptible a la depredació per rabosa comuna. Però les llebres àrtiques van sobreviure en refugis rocosos en la tundra, on, al mateix temps, la llebre americana és més vulnerable a les rapaces.

Les dinàmiques temporals també són impulsores fonamentals de competència i mutualisme aparents, com demostra el cas extrem de les cigales periòdiques. Un exemple extraordinari del fenomen de mutualisme aparent són les set espècies de cigales del gènere *Magicicada* que habiten als Estats Units. Tenen cicles

vitals extremadament llargs amb períodes de latència de tretze o disset anys de durada (depenent de l'espècie), durant els quals romanen baix terra i s'alimenten d'arrels subterrànies. Els adults de les espècies que coexisteixen localment emergeixen massivament quasi en perfecta sincronia en un breu període de temps d'unes poques setmanes en primavera per a reproduir-se i tancar el cicle, per la qual cosa la resposta d'alimentació dels seus depredadors comuns (ocells insectívors) se satura. D'aquesta manera, es beneficien mútuament de la seua aparició conjunta, efímera i sincronitzada.

Finalment, les contingències de la comunitat poden alterar la competència aparent. Per exemple, les víctimes afectades per enemics polífags que experimenten l'alliberament de mesodepredadors són víctimes de la competència aparent. Per tant, els depredadors d'ordre superior poden estabilitzar les xarxes tròfiques i reduir la competència aparent patida per nivells tròfics baixos, perquè exerceixen control sobre la resposta numèrica dels mesodepredadors de nivells intermedis.

Julian Mason

Els caçadors furtius han causat l'extinció del rinoceront negre (*Diceros bicornis*) a Zàmbia, tot i que el seu objectiu principal eren els elefants. És un exemple de l'impacte que té l'explotació oportunista sobre la biodiversitat. En la imatge, un rinoceront negre amb la seua cria en una sabana de la Reserva Nacional Masai Mara, a Kènia. La fotografia va ser presa per Julian Mason en agost de 2008.

ENEMICS DE LA BIODIVERSITAT: L'ALTRE TALL DE L'ESPASA

En els epígrafs anteriors, hem mostrat que els enemics naturals generen o mantenen la diversitat tant a escala evolutiva com a escala ecològica. Però, com hem dit, també poden alimentar-se del pastís. La història no acaba ni molt menys amb la generalització del concepte de Paine segons el qual els enemics naturals normalment ajuden a mantenir la biodiversitat promovent la coexistència de les seues víctimes. Això pot ocórrer, per descomptat, però no està gens clar que siga la norma general. L'ecologia bàsica de les interaccions enemic-víctima demostra que l'exclusió de víctimes reforçada pels depredadors generalistes és un desenllaç habitual de la competència aparent. Per tant, els enemics naturals sovint poden reduir la diversitat, especialment en dinàmiques transitòries associades amb alteracions de l'ecosistema o amb invasions, en les quals els humans exerceixen un paper important. Un estudi recent revela el dany provocat per mamífers depredadors invasors (felins, rosegadors, cànids i porcs), implicats en el 58 % de les extincions modernes d'ocells, mamífers i rèptils, i que també són una amenaça per a 596 espècies més que en l'actualitat es troben en perill d'extinció (sobretot espècies insulars; Doherty, Glen, Nimmo, Ritchie i Dickman, 2016).

«EL RISC D'EXTINCIÓ D'UNA ESPÈCIE POT DEPENDRE DE CADENES COMPLEXES D'INTERACCIONS AMB MÉS D'UN ENEMIC NATURAL, QUE REQUEREIXEN SOLUCIONS MULTIDISCIPLINÀRIES»

L'aportació alimentària a l'enemic generalista és un impulsor potencial de la competència aparent. L'aliment addicional representa el paper de la sang de rata de la nostra història de vampirs. Quan alimentes els gats salvatges en un parc públic, has de ser conscient que podries estar danyant les comunitats locals de petits mamífers, ocells i rèptils! El control biològic mitjançant l'ús d'enemics naturals per a erradicar espècies invasores comporta de vegades efectes inesperats i indesitjats en la biota nativa, a causa de la competència aparent. Després d'una història d'èxit de control biològic a Austràlia, l'arna de cactus argentina *Cactoblastis cactorum* es va introduir també al Carib, amb la intenció de controlar el cactus invasor *Opuntia stricta*. L'arna de cactus es va estendre accidentalment als

Cayos de Florida en 1989, on, amb l'ajuda d'*O. stricta*, va portar el cactus endèmic *O. spinosissima* quasi fins a l'extinció, i es va convertir en una greu amenaça per a la diversitat dels cactus *Opuntia* a Amèrica del Nord.

El risc d'extinció pot dependre de cadenes complexes d'interaccions amb més d'un enemic natural, que requereixen solucions multidisciplinàries. Una singular interacció notable entre malalties de cànids i VIH humà està amenaçant tant el llop etíop com el gos salvatge africà. Aquestes espècies tan carismàtiques es veuen amenaçades per la ràbia i el borm, contagiades pels gossos salvatges, que actuen com a reservoris d'aquests patògens tan virulents. La mortalitat per VIH ha tingut efectes devastadors en les poblacions humanes d'Àfrica, on ha desintegrat unitats familiars i ha provocat l'abandó dels gossos domèstics, la qual cosa al seu torn augmenta els reservoris salvatges que sustenten les malalties canines, una tràgica cadena que uneix un virus humà amb els carnívors salvatges.

De manera ocasional, els enemics naturals introduïts produeixen efectes realment devastadors sobre la biodiversitat. La serp marró d'arbre (*Boiga regularis*) introduïda a Guam, que ha delmat la majoria de vertebrats natius de l'illa, n'és un. La pitó de l'Índia (*Python molurus*), una serp asiàtica de fins a set metres de longitud, es va establir al Parc Nacional dels Everglades a Florida l'any 2000 i ha causat dràstics descensos (>85 %) en el nombre de mamífers comuns com ara ossos rentadors, sarigues i linxs. La síndrome del nas blanc és una nova malaltia que afecta les rates penades en hivernació. Va aparèixer a Nova York en l'hivern de 2006-2007 i ha matat ja més de cinc milions de rates penades a Amèrica del Nord oriental, afectant múltiples espècies. Tots aquests exemples són protagonitzats per enemics generalistes. Però, sens dubte, un hipotètic «Premi al Devorador de la Diversitat» per a l'enemic generalista implicat en el nombre més gran d'extincions el guanyarien els humans.

> «LA CAÇA HUMANA TÉ ELS MATEIXOS EFECTES QUE UN DEPREDADOR GENERALISTA POTENCIAT PERMANENTMENT PER PRESES COMUNES»

La caça humana té els mateixos efectes que un depredador generalista potenciat permanentment per preses comunes. La nostra espècie és omnívora i no s'alimenta únicament d'animals, sinó també de plantes riques en calories. Probablement les extincions massives dels grans mamífers nord-americans durant el quaternari, com a conseqüència de la caça humana, són un exemple de competència aparent. Avui dia s'arriba a sobreexplotar espècies en perill d'extinció mitjançant caça no selectiva fins que se les elimina per complet, perquè espècies alternatives comunes fan possible mantenir la viabilitat econòmica de la captura oportunista d'espècies cada vegada més escasses que, en cas contrari, estarien protegides per la seua pròpia raresa. Com indiquen Branch, Lobo i Purcell (2013), l'explotació oportunista és «un camí ignorat cap a l'extinció». El «Premi DD» no hauria d'enorgullir-nos, i el coneixement que hem adquirit sobre els efectes de les interaccions indirectes com la competència aparent pot –esperem– ajudar-nos a mitigar l'impacte que el nostre paper com a enemic generalista té en la biodiversitat del nostre planeta.

REFERÈNCIES

Branch, T. A., Lobo, A. S., & Purcell, S. W. (2013). Opportunistic exploitation: An overlooked pathway to extinction. *Trends in Ecology & Evolution, 28*, 409–413. doi: 10.1016/j.tree.2013.03.003

Brodersen, J., Post, D. M., & Seehausen, D. (2018). Upward adaptive radiation cascades: Predator diversification induced by prey diversification. *Trends in Ecology & Evolution*, *33*, 59–70. doi: 10.1016/j.tree.2017.09.016

Chesson, P. (2012). Species competition and predation. En R. Lemans (Ed.), *Ecological systems* (pp. 223–256). Nova York: Springer. doi: 10.1007/978-1-4614-5755-8

Doherty, T. S., Glen, A. S., Nimmo, D. G., Ritchie, E. G., & Dickman, C. R. (2016). Invasive predators and global biodiversity loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 113*, 11261–11265. doi: 10.1073/pnas.1602480113

Holt, R. D., & Bonsall, M. B. (2017). Apparent competition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 48*, 447–71. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110316-022628

Stroud, J. T., & Losos, J. B. (2016). Ecological opportunity and adaptive radiation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 47*, 507–32. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-121415-032254

Terborgh, J. T. (2015). Toward a trophic theory of species diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 112*, 11415–11422. doi: 10.1073/pnas.1501070112

Alexandre Mestre. És investigador de l'Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva de la Universitat de València (Espanya) i del Departament de Biologia de la Concordia University de Mont-real (Canadà). La seua investigació se centra en l'ecologia i l'evolució d'espècies simbionts. Durant el seu postgrau i doctorat en la Universitat de València, va investigar la segregació espacial com a mecanisme de coexistència en els àcars de les plomes i els patrons poblacionals d'associacions simbiont-hoste coinvasores. En l'actualitat s'ocupa de l'aplicació de la teoria de metapoblacions i metacomunitats per a entendre les dinàmiques ecoevolutives dels simbionts i, en termes generals, d'espècies que viuen en hàbitats discrets i efímers.
✉ alexandre.mestre@uv.es

Robert D. Holt. Catedràtic d'Ecologia de la Universitat de Florida (EUA). La base de la seua investigació personal se centra en una extensa varietat de qüestions teòriques i conceptuals relatives a nivells d'organització ecològica de poblacions i comunitats, així com en la connexió entre ecologia i biologia evolutiva. Apart de la investigació bàsica, també està interessat a acostar la teoria ecològica moderna a problemes aplicats, en especial a la biologia de la conservació. També ha realitzat experiments de fragmentació d'hàbitats a gran escala. Entre els seus estudiants hi ha tant teòrics de l'ecologia com ecòlegs empírics i experimentals. Històricament ha col·laborat amb molts acadèmics d'una gran varietat d'institucions, dins i fora dels Estats Units.