

Depredadores tope y cascadas tróficas en ambientes terrestres



Mario S Di Bitetti

Asociación Civil Centro de Investigaciones
del Bosque Atlántico (CEIBA), CONICET

Los grandes depredadores son responsables, en gran medida, de la estructura de los ecosistemas donde habitan. Sus efectos no solo se notan en la abundancia y el comportamiento de sus presas, sino que pueden amplificarse a través de las cadenas o tramas tróficas afectando los patrones de biodiversidad. Este efecto indirecto de los depredadores sobre otros niveles tróficos es lo que se conoce como cascadas tróficas.

Los grandes carnívoros se encuentran entre las especies más sensibles a los impactos que la humanidad está produciendo sobre los ecosistemas terrestres. Esto se debe a varias características que presentan. Suelen ser especies peligrosas para el hombre, lo que hizo que sean perseguidas y erradicadas de grandes áreas del planeta, y por su rol de grandes depredadores no solamente comen animales salvajes sino que pueden atacar animales domésticos, por lo cual se han considerado plagas y se ha intentado erradicarlos, generalmente con éxito. Los carnívoros compiten con el hombre por las mismas presas y, aunque no se los persiga directamente, muchas áreas silvestres se encuentran defaunadas por cazadores, por lo que no encuentran en ellas una base de presas adecuada para sobrevivir. Su dieta hace que requieran de grandes territorios para poder subsistir y, por ello, la pérdida y fragmentación del hábitat natural como consecuencia del avance de la frontera agropecuaria y otras actividades humanas los afectan antes que a otros mamíferos de tamaño equivalente.

Como consecuencia de estos factores, los grandes depredadores han sido erradicados de la mayor parte de la superficie terrestre. Los tigres en Asia, los leones, hienas y perros salvajes en África y sudeste de Asia, los jaguares (figura 1) y pumas (figura 2) en la región Neotropical, los lobos en Europa y Norteamérica, el lobo de Tasmania, los dingos en Australia y los osos en todo el planeta han sido o están siendo sistemáticamente eliminados de los ecosistemas naturales y subsisten en pequeñas poblaciones aisladas, generalmente confinados a áreas protegidas de escasas extensiones. Gran número de especies se ha extinguido o se extinguirán inevitablemente en los próximos años, pero la merma de una o pocas especies de carnívoros no implica, en la percepción de la gente, una pérdida sustancial de la biodiversidad. Sin embargo, los grandes carnívoros podrían merecer un tratamiento preferencial ya que, más allá del valor subjetivo que se les pueda asignar (especies carismáticas y con valor cultural), los resultados de investigaciones recientes revelan que juegan un papel fundamental e irremplazable en los ecosistemas naturales y su pérdida puede llevar a la extinción de muchas otras especies por efectos en cadena que se conocen como 'cascadas tróficas'.

Algunos ejemplos bien documentados pueden ilustrar estas ideas y servir de base para llegar a algunas conclusiones generales.

Cascadas tróficas

La palabra *cascada* tiene dos acepciones. Una, la más común, refiere a una corriente de agua que cae desde cierta altura a causa de un brusco desnivel en su cauce, especialmente en un río. Otra se refiere a una sucesión continua y abundante de fenómenos o cosas, generalmente enlazadas o relacionadas entre sí. Es en este segundo sen-



Figura 1. El jaguar o yaguareté es el depredador tope de los bosques del neotrópico. Este ejemplar fue fotografiado con cámaras trampa en el Parque Nacional Iguazú, Misiones. Pocos lugares del norte de la Argentina aún mantienen poblaciones de esta especie. Foto Proyecto Yaguareté



Figura 2. El puma, algo más pequeño que el yaguareté, es un poderoso depredador que ocupa todo tipo de ambientes terrestres, desde Canadá hasta el extremo sur de Chile y Argentina. Este puma fue registrado con cámaras trampa en el Parque Nacional Iguazú, donde probablemente compite con el yaguareté por las mismas presas. Foto Proyecto Yaguareté

tido que se utiliza la palabra *cascada* (asociada a la palabra *trófica*) en ecología. La relación entre las unidades enlazadas es una relación de causa-efecto. El término *trófico* hace referencia a la nutrición o alimento. En la jerga de los ecólogos el nivel (o nicho) trófico de una especie se refiere al tipo de alimento dominante en su dieta. Por ejemplo, el nicho trófico de los herbívoros es ocupado por aquellos animales que se alimentan de vegetación. *Nivel trófico* se

refiere a cómo se relaciona con otras unidades (o niveles) en una cadena de interacciones. Los niveles clásicos en una cadena trófica son el de los productores primarios o autótrofos (por ejemplo, las plantas o algas, que utilizan la energía solar para producir su biomasa), que constituyen el nivel más básico de la cadena, el de los consumidores primarios o herbívoros, el de los depredadores intermedios o mesodepredadores (que se alimentan de herbívoros pequeños) y el de los depredadores tope (que se alimentan de los depredadores intermedios y de grandes herbívoros). Una cadena trófica lineal como la descrita (figura 3a), donde cada eslabón de la cadena esté representado por una o por pocas especies que interactúan solamente con los eslabones de niveles inmediatamente superior o inferior, es una simplificación que pocas veces se halla en la naturaleza. En una comunidad ecológica normalmente existen especies omnívoras, que consumen tanto plantas como animales de distintos niveles tróficos (herbívoros y pequeños carnívoros). Los depredadores tope, a su vez, pueden alimentarse de organismos que están en distintos niveles tróficos por debajo de ellos (por ejemplo, herbívoros, omnívoros o depredadores intermedios). Por ello, las cadenas tróficas son, en la mayoría de los ecosistemas, tramas complejas (figura 3b). Hablamos de *cascadas tróficas* cuando, a lo largo de una cadena trófica dada, cambios en la abundancia o actividad de un nivel trófico cualquiera afectan a otro que se encuentra más allá de su acción directa (por ejemplo, cambios en la abundancia de los carnívoros producen cambios en la vegetación). Las cascadas tróficas se revelan generalmente como alternancias en la

abundancia o biomasa de los distintos niveles tróficos a lo largo de una cadena trófica (figura 4). Un análisis teórico de las cascadas tróficas y algunos ejemplos que veremos sugieren que, cuanto más compleja es una trama, menor es el efecto de cierto nivel trófico (por ejemplo, los depredadores tope) sobre otros que no son objeto de su acción directa (por ejemplo, vegetación).

Durante varias décadas (1960-1980) existió entre los ecólogos un fuerte debate sobre los factores que regulan los patrones de diversidad biológica y la abundancia de las especies en los distintos niveles tróficos de un ecosistema. Algunos sostenían que la productividad de un ecosistema (nutrientes y energía solar) era el factor que regulaba la cantidad de materia (biomasa) disponible para los herbívoros y el flujo de la materia y energía hacia niveles tróficos superiores determinaba los patrones de biodiversidad y la estructura de las comunidades biológicas. Esta es la visión de que los ecosistemas están regulados desde abajo hacia arriba, haciendo referencia al clásico esquema en el que las plantas se ubican en el nicho trófico inferior y los depredadores en la cúspide de una 'pirámide ecológica'. Otros sostenían que los depredadores ejercen un papel ecológico clave en los ecosistemas, pues controlan a las poblaciones de herbívoros y permiten así que el mundo sea verde y no haya una sobreexplotación de los productores primarios. Los depredadores favorecen la coexistencia de una mayor diversidad de herbívoros y afectan la estructura de las comunidades biológicas. Esta dicotomía de puntos de vista, en la jerga de los ecólogos, se conoce como regulación de abajo hacia arriba (*bottom-*

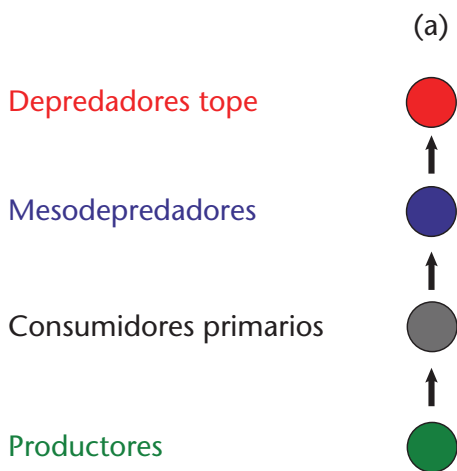


Figura 3a. Cadena trófica simple con un solo productor, un solo consumidor primario, un solo mesodepredador y un depredador tope. Este ejemplo podría representar la cadena trófica descrita por Estes *et al.* (1999) y discutida en el texto, donde el depredador tope es la orca, el mesodepredador es la nutria marina, el consumidor primario es un erizo de mar y el productor primario es un alga marina, el cachiyuyo.

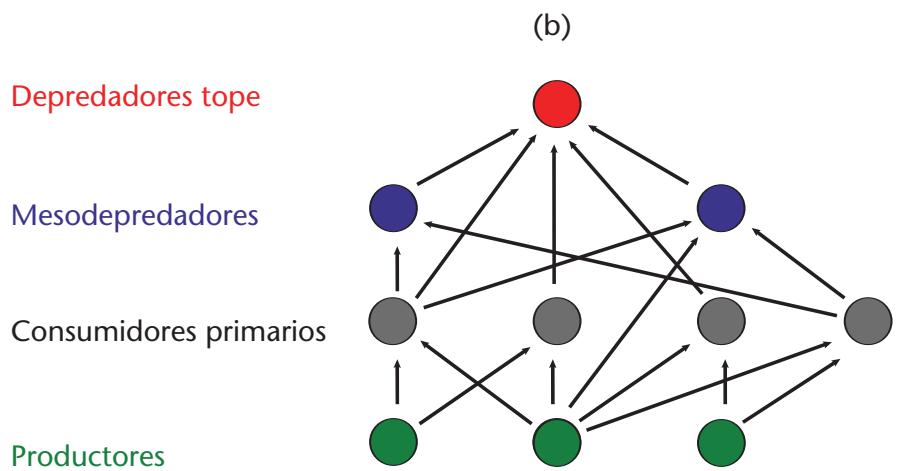


Figura 3b. Red o trama trófica compleja. Los círculos representan distintas especies y las flechas indican las relaciones tróficas que mantienen entre ellas. La altura indica el nivel trófico ocupado por cada especie que interviene en esta trama. Sin embargo, el mesodepredador ubicado a la derecha consume no solo a dos de los consumidores primarios (herbívoros) sino también a un productor (vegetal), siendo por lo tanto una especie omnívora. Muchos carnívoros medianos, por ejemplo los zorros, tienen una marcada tendencia por la omnivoría.

up regulation) o regulación de arriba hacia abajo (*top-down regulation*) de los ecosistemas. Los primeros insistían en que la diversidad de especies y el número de niveles tróficos de un ecosistema dependen básicamente de la cantidad de energía que pasa por el sistema, la disponibilidad de nutrientes que permiten transformar esa energía en biomasa (regulación de abajo hacia arriba) y la cantidad de esa biomasa que queda disponible a los consumidores primarios y por medio de ellos a los niveles tróficos superiores. Sus oponentes sostenían que si bien la productividad o cantidad de energía que entra a un ecosistema es importante, las interacciones biológicas que mantienen los seres vivos (como la competencia, el parasitismo, etcétera) y sobre todo las relaciones depredador-presa (la regulación que ejercen los depredadores sobre niveles tróficos inferiores) son las que determinan los patrones de biodiversidad y abundancia observados en la naturaleza. Los defensores de la hipótesis de la regulación de arriba hacia abajo sostenían que los depredadores son en gran medida responsables de los patrones de diversidad que observamos, al regular las poblaciones de herbívoros y, por efecto en cadena, la abundancia de las plantas. De este modo, los grandes depredadores estarían afectando, por medio de cascadas tróficas, la abundancia de especies con las cuales no interactúan directamente. El tiempo y la evidencia científica dieron la razón a ambos bandos: la estructura y la diversidad de los ecosistemas están reguladas tanto de abajo hacia arriba como de arriba hacia abajo, pero la importancia relativa de ambas fuerzas varía de un ecosistema a otro. Buena parte de esta discusión se

originó porque la mayoría de los ecosistemas que observamos hoy en día (dominados por el hombre) están principalmente regulados de abajo hacia arriba como consecuencia de la eliminación sistemática de los grandes depredadores de los ecosistemas naturales y artificiales.

Cuando los carnívoros son eliminados de un ecosistema suele ponerse de manifiesto una cascada trófica. También puede ocurrir esto cuando un depredador tope es reintegrado a un sistema que carecía de él (o lo había perdido). Un ejemplo ya clásico de cascada trófica que se manifestó de esta forma es el sistema que dominan las nutrias marinas (*Enhydra lutris*) en la costa pacífica norte de Norteamérica. La nutria marina es un carnívoro que se alimenta de invertebrados marinos, sobre todo de erizos de mar. Los erizos son herbívoros que se alimentan principalmente, en este ecosistema, de un alga arraigada en el fondo de la costa marina de esta región. Esta alga, muy voluminosa, conocida como kelp (nuestro cachiyuyo), puede formar los llamados 'bosques', formaciones verdes densas y de gran volumen que dominan el fondo de este ecosistema. Hasta hace unos cincuenta años las nutrias marinas fueron muy perseguidas y sus poblaciones, diezmadas, por el valor económico de su piel, y así, ante la desaparición del principal depredador de los erizos de mar, el ecosistema marino costero estuvo dominado por estos invertebrados. En estas circunstancias, el fondo costero era una superficie casi limpia de algas, mantenidas a raya por los erizos. Luego de la prohibición de la caza de nutrias sus poblaciones comenzaron a recuperarse rápidamente y, a mediados de los 70, gran-

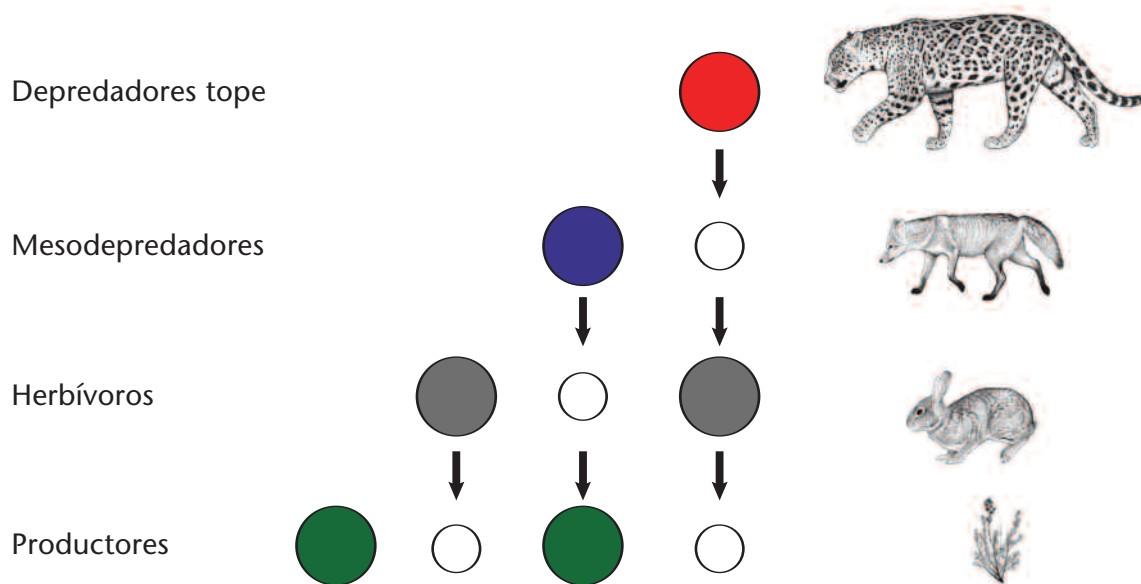


Figura 4. Un ejemplo de cascada trófica que ilustra el fenómeno de liberación de mesodepredadores. En este caso el depredador tope (yaguararé) no solo depreda sobre los grandes ungulados terrestres de los bosques tropicales (tapires, pecaríes y venados), sino que controla a depredadores más pequeños (en este caso el zorro de monte *Cerdocyon thous*), los cuales depredan sobre pequeños herbívoros (en este caso el conejo silvestre o tapetí *Silvilagus brasiliensis*), los cuales consumen plantas. Al ir de izquierda a derecha en este gráfico se suman niveles tróficos que 'regulan' a los niveles inferiores. Los círculos grandes denotan un aumento poblacional en ese nivel trófico respecto de las situaciones con círculos pequeños y las flechas gruesas denotan un mayor efecto de esa relación depredador-presa. (Los dibujos de los mamíferos son gentileza de Aldo Chiappe.)

des áreas costeras habían sido recolonizadas por este mamífero marino. Esta situación constituyó un experimento para poner a prueba la hipótesis de las cascadas tróficas y la regulación de arriba hacia abajo. Tal como predice esta hipótesis, en las áreas recolonizadas por las nutrias los erizos se hicieron mucho más escasos y los bosques de cachiyuyo volvieron a dominar el fondo marino costero. De este modo, una sola especie, la nutria marina, regula la dinámica de este ecosistema.

Esta historia podría haber terminado aquí. Pero no fue así. A fines de los 80 muchas de las poblaciones de nutrias empezaron a declinar de modo muy marcado. Cuando se detectó esta declinación poblacional se comenzó a investigar cuál era la causa de este fenómeno. Luego de evaluar la evidencia a favor y en contra de varias posibles causas (entre ellas enfermedades, contaminación y falta de alimento) llegaron a la conclusión (con abundante evidencia científica) de que las nutrias marinas estaban declinando por la aparición de un depredador tope que hasta entonces había estado ausente en este ecosistema, la orca (*Orcinus orca*). Hizo su aparición en este ecosistema cuando las poblaciones de focas y lobos marinos, que constituían su principal fuente de alimento, decayeron por una sumatoria de factores que incluyeron el incremento de la pesca comercial y los cambios climáticos. Se estimó que una orca, si se alimentara exclusivamente de nutrias marinas, requeriría unas 1825 por año, concluyendo que la declinación poblacional observada podría ser causada por solamente entre tres y cuatro orcas. Un verdadero depredador tope. Luego de la aparición de las orcas en escena, las áreas que sufrieron una gran mortalidad de nutrias recuperaron la dominancia de los erizos en los fondos marinos costeros y con ello una marcada retracción de los bosques de cachiyuyo. Este experimento natural (aunque ayudado por la mano del hombre) permite concluir que este ecosistema está regulado de arriba hacia abajo y representa un ejemplo muy claro de cascada trófica.

Los primeros ejemplos de cascadas tróficas fueron documentados en ecosistemas marinos o de agua dulce y generalmente en ecosistemas relativamente simples, donde cada nivel trófico estaba representado por una o unas pocas especies. Por ello es válida la pregunta: ¿qué tan comunes son las cascadas tróficas en los ecosistemas terrestres? Algunos investigadores han comparado la evidencia científica en favor de la existencia de cascadas tróficas y regulación de arriba hacia abajo en diversos ecosistemas. Para ello compilaron los estudios disponibles y los clasificaron por ecosistema. Concluyeron que las cascadas tróficas han sido documentadas en todo tipo de ecosistema. Sin embargo, en los terrestres hay poca evidencia de que involucren a vertebrados grandes. La mayoría de los ejemplos involucran artrópodos, mayormente hormigas. En la mayoría de los casos conocidos en ecosistemas terrestres, las cascadas tróficas han sido documentadas en un grupo reducido de especies interactuantes, pero no afectan a toda la comunidad biológica,

constituyendo ejemplos de cascadas tróficas a nivel de especies. Por el contrario, en ecosistemas acuáticos existen muchos ejemplos de cascadas tróficas a nivel ecosistémico, como en el caso de las nutrias marinas, donde la cascada trófica afecta a toda la comunidad costera.

Estudios teóricos sugieren que la diversidad biológica y la complejidad de las tramas alimentarias deberían amortiguar el efecto de las cascadas tróficas. Por ello, es esperable que se manifiesten más claramente cuando existen cadenas simples, donde las unidades conectadas están representadas por una o pocas especies (como en el caso de las nutrias marinas), en lugar de tramas complejas. Un ejemplo de cómo un aumento en la complejidad de la red trófica reduce el efecto cascada fue documentado en una comunidad de artrópodos de un ambiente de espartillares o pajonales de suelos pantanosos del este de Norteamérica. Esta comunidad tiene en la base de su red trófica un pasto, la espartina (género *Spartina*, el mismo que constituye el ambiente de los cangrejales de la costa de la provincia de Buenos Aires) y como principal consumidor primario a insectos chupadores del género *Prokelisia*, que se alimentan de los tejidos de esta planta. Este herbívoro es a su vez consumido por una diversidad de depredadores que incluyen a varias especies de arañas y a la chinche depredadora (hemíptero) *Tytthus vagus*. Se realizaron experimentos de campo y de laboratorio en los cuales se midieron la respuesta (crecimiento vegetativo) de la espartina a tratamientos en los que variaron la abundancia del herbívoro y la diversidad de sus consumidores (uno solo, la chinche, o esta y las arañas). Ante la presencia de *Prokelisia*, la espartilla tuvo un menor crecimiento que cuando crece libre de este herbívoro, pero cuando se agrega al sistema un depredador, la chinche, la abundancia de herbívoros disminuye y aumenta el crecimiento de la espartina. Sin embargo, cuando en el sistema hay varios depredadores, la población de herbívoros es mayor que ante la presencia de uno solo de ellos y la espartina tiene un crecimiento similar al que alcanza cuando ningún depredador está presente. Estos científicos sugieren que esto es debido a que las arañas no solo consumen a los herbívoros, sino también a individuos de su gremio (otros depredadores), controlando tanto a los herbívoros como a otros depredadores. En definitiva, un aumento en la diversidad de depredadores reduce la presión de estos sobre los consumidores primarios y amortigua la cascada trófica. Este ejemplo muestra que los depredadores pueden controlar a las poblaciones de herbívoros pero también a las de otros depredadores. ¿Hace esto impredecible su efecto en otros niveles tróficos?

Liberación de mesodepredadores

Es una observación común que los perros son intolerantes con los gatos, lo que ha llevado a que el hom-

bre acuñara frases como ‘se llevan como perro y gato’ para describir relaciones de intolerancia absoluta entre dos personas. Entre los carnívoros es muy común que dos especies se lleven como perro y gato, y que una de ellas, la más fuerte y dominante, elimine sistemáticamente a la otra, más pequeña y subordinada. En un estudio comparativo de este fenómeno, denominado *muerte interespecífica intragremio*, Emiliano Donadio y Steven Buskirk llegan a la conclusión de que estos eventos son generalizados entre los carnívoros y tienden a reducir la competencia interespecífica por el alimento: eliminar a un competidor implica una mayor disponibilidad de recursos. Estos autores muestran que el fenómeno ocurre más frecuentemente entre pares de especies de carnívoros en las cuales la especie dominante tiene entre dos y cinco veces el tamaño corporal de la especie subordinada. Cuando las especies son

parecidas en tamaño (una relación menor a dos veces la masa corporal), la mayor corre el riesgo de ser lastimada en el intento de matar a la menor y por ello evita una confrontación de riesgo. Cuando las diferencias de masa corporal entre dos especies de carnívoros son muy importantes (una relación mayor a cinco veces), la competencia por el alimento entre ambas no es grande, ya que al ser disímiles en tamaño generalmente utilizan presas distintas. En ese caso la especie mayor no resulta necesariamente beneficiada al eliminar a individuos de una especie con la cual no compite. En muchos casos el depredador mayor no consume al menor luego de matarlo, lo cual sugiere que es eliminado en la competencia por el alimento y no porque lo considere una presa más. Los perros salvajes africanos son víctimas frecuentes de leones y hienas. Los pumas y los lobos eliminan sistemáticamente a los coyotes y a

Figura 5. El zorro pampa (*Lycalopex gymnocercus*) es un típico carnívoro mediano (mesodepredador) que ocupa diversos ecosistemas terrestres del centro y norte de la Argentina. Su dieta es amplia y variada, e incluye una gran cantidad de vertebrados pequeños y medianos, así como frutos. Sus principales depredadores son el puma y el yaguareté, que han desaparecido de buena parte de su distribución. El hombre también lo persigue porque puede depredar corderos pequeños y aves de corral. Esta foto fue obtenida en la reserva natural del Iberá, Corrientes, donde el zorro pampa y el zorro de monte (*Cerdocyon thous*) son relativamente abundantes debido a la extinción local del yaguareté y la ausencia de pumas. Foto M Di Bitetti



los zorros (figura 5); los coyotes, a los zorros y a los gatos. En algunos casos, sin embargo, los grandes depredadores consumen a depredadores más pequeños. Una de las consecuencias de este fenómeno de muerte intragremio (o de depredación lisa y llana) es que los carnívoros tope pueden mantener reducidas las poblaciones de los depredadores más pequeños (mesodepredadores) y de manera indirecta protegen a las poblaciones de las presas de los últimos.

Debido a que los grandes carnívoros son las primeras especies en sufrir la persecución sistemática del hombre y la pérdida de hábitat, gran parte de los ecosistemas 'naturales' carecen de sus depredadores tope originales y sufren lo que se conoce como *liberación de mesodepredadores*. Sin sus controles naturales, las poblaciones de mesodepredadores crecen desmesuradamente (salvo cuando el hombre también los elimina sistemáticamente porque, si bien no comen su ganado, pueden meterse en su gallinero). Cuando los mesodepredadores alcanzan elevados niveles poblacionales, algunas especies de aves o de mamíferos pequeños que constituyen su alimento pueden extinguirse localmente o alcanzar niveles poblacionales muy bajos. Esto preocupa a los conservacionistas.

En los arbustales costeros de California, en los Estados Unidos de América, ha ocurrido un proceso de urbanización creciente durante el siglo pasado (y que aún sigue su curso) que ha fragmentado el hábitat natural. Los fragmentos de hábitat natural remanentes aún mantienen la mayor parte de la fauna y la flora nativa. Los fragmentos más grandes mantienen también la presencia de coyotes, el depredador más grande presente en la región luego de la desaparición de los

lobos, los osos y los pumas. Este depredador no está presente, sin embargo, en las superficies menos extensas. Un grupo de científicos pusieron a prueba una serie de predicciones derivadas de la hipótesis de la liberación de mesodepredadores. Primero, esperaban encontrar una mayor abundancia de mesodepredadores (zorros, mapaches, zorrinos, gatos y zarigüeyas) en los fragmentos sin coyotes o raramente visitados por éstos. Segundo, esperaban encontrar una relación negativa entre la abundancia de especies mesodepredadoras y la riqueza de aves típicas de este ecosistema de chaparral costero. Tercero, predijeron una relación positiva entre la abundancia de coyotes y la riqueza de aves. Se muestrearon numerosos fragmentos de hábitat natural, cuantificando la presencia y abundancia de coyotes, de mesodepredadores y de aves. Los resultados fueron los predichos, y dieron apoyo a la hipótesis de la liberación de mesodepredadores. Los autores concluyeron que la desaparición de un depredador nativo, como el coyote, produce un aumento de mesodepredadores que pone en peligro a muchas poblaciones de aves nativas, algunas con problemas de conservación. Otros estudios similares han demostrado en forma más directa aún que la presencia y abundancia de coyotes reduce la depredación de nidos de aves por suprimir a las poblaciones de mesodepredadores.

Un segundo ejemplo de liberación de mesodepredadores proviene de un continente que ha sufrido un desbalance impresionante en sus comunidades naturales por la llegada de muchas especies exóticas introducidas: Australia. Este país-continente-isla ha sufrido extinciones de especies provocadas por el hombre como pocos lugares en la tierra. Hace aproximadamen-

Coyote. Fuente www.sxc.hu



Dingo. Fuente Wikipedia



te entre 3500 y 4000 años, y probablemente asociado a la llegada de los primeros hombres a Australia, arribó el dingo (*Canis lupus dingo*), un perro salvaje que fue la causa de la desaparición del lobo de Tasmania (*Thylacinus cynocephalus*) y del diablo de Tasmania (*Sacophilus sarricii*), probablemente sus competidores más directos. Desde la llegada de los europeos, dieciocho especies de mamíferos australianos se han extinguido. Con el comienzo de la cría de ovejas a fines del siglo XIX, los estancieros comenzaron a erradicar al dingo de grandes extensiones del territorio, ya que causaba estragos en las manadas de lanares. Investigadores australianos pusieron a prueba la hipótesis de que la desaparición de los dingos fue lo que desencadenó una liberación de mesodepredadores introducidos (gatos y zorros), los cuales llevaron a la extinción de los marsupiales nativos. Para ello analizaron la correlación espacial entre la presencia de poblaciones de dingos y de otras posibles variables, con la extinción de los mamíferos nativos. La ausencia del dingo fue la variable que mejor explicó la extinción de los marsupiales. El efecto fue incluso subsidiado por la presencia de una presa exótica, el conejo europeo, que llevó a las poblaciones de zorros a niveles astronómicos. Nuevamente fallaron los controles.

Un tercer ejemplo, también insular, y también de una región donde las invasiones biológicas han llevado a muchas especies a la extinción, muestra que la liberación de mesodepredadores puede manifestarse o no según la heterogeneidad del paisaje y la existencia de alimentos alternativos para los depredadores. En un estudio reciente se muestra cómo, en una pequeña isla del archipiélago de Nueva Zelanda, los gatos introducidos ejercían el control de las poblaciones de ratas (*Rattus exulans*), también introducidas por el hombre y que, a su vez, depredaban las nidadas del petrel de Cook (*Pterodroma cookii*), un ave marina que cría en esas costas. Los gatos y las ratas fueron erradicados de esta pequeña isla en forma secuencial (primero los gatos y luego las ratas) y los investigadores pudieron evaluar si la depredación de las nidadas de petreles varió con la erradicación del depredador mayor y, luego, del mesodepredador. Las colonias de petreles que nidificaban en los sitios más elevados de la isla respondieron como predijeron los autores según la hipótesis de la liberación de mesodepredadores: luego de la erradicación de los gatos, la depredación de las nidadas aumentó, pero disminuyó muy marcadamente con la erradicación de las ratas.

¿Qué hemos aprendido con estos ejemplos? Primero, los depredadores ejercen control indirecto sobre las poblaciones de niveles tróficos que no consumen, por el efecto que ejercen sobre carnívoros más pequeños. Ello es un ejemplo de cascada trófica. Segundo, las cascadas tróficas ocurren no solo en una



PEPE ELIASHEV

**SIGNIFICADOS, RAZONES,
COMPROMISOS**



Sábado 22.30 hrs.

CableVisión 2 Multicanal 2 TeleCentro 3 DirectTV 728

Columnas, entrevistas y artículos en www.pepeeliashev.com.
Editoriales en los podcasts de www.perfil.com.

Oficina comercial: 011-4815-8621

cadena sencilla relación depredador-herbívoro-planta sino también en relaciones más complejas, como depredador tope-mesodepredador-insectívoro-herbívoro-planta. Tercero, los roles de depredador tope y de mesodepredador son relativos. Los gatos y zorros en los primeros dos ejemplos son mesodepredadores, pero en el ejemplo de la pequeña isla de Nueva Zelanda el gato actúa como depredador tope. En nuestro primer ejemplo, el coyote es el superdepredador tope, pero este rol le devino luego de la desaparición de los pumas y los lobos. Ante la presencia de estos, las poblaciones de coyotes disminuyen y las presas de estos últimos pueden mejorar su situación poblacional.

‘Paisaje del miedo’

En el sur del Parque Nacional de Yellowstone en los Estados Unidos la reintroducción de lobos ha tenido como consecuencia una disminución de la densidad de coyotes y esto a su vez ha significado un aumento en la supervivencia de las crías de una especie de ungulado nativo y amenazado de extinción, el berrendo

(*Antilocapra americana*). La reintroducción de los lobos en el ecosistema de Yellowstone es un claro ejemplo de cómo los depredadores tope pueden generar cascadas tróficas a través de distintas vías: su efecto directo sobre mesodepredadores (coyote) y a través de su efecto sobre sus principales presas herbívoras, en este caso el wapiti. El wapiti (*Cervus elaphus*, la misma especie que en Europa y en la Argentina es conocida como ciervo Colorado) se alimenta de la corteza y de los renovales del aspen (*Populus tremuloides*), una especie de árbol nativo de Norteamérica cuyas poblaciones han declinado drásticamente en los últimos años. Luego del retorno de los lobos a este ecosistema se observó que algunas poblaciones de aspen comenzaron a recuperarse, pero solamente en áreas habitadas por lobos. Era lógico pensar que los lobos controlaban a las poblaciones de wapiti y, debido a la reducción de las poblaciones de este ciervo, el aspen lograba recuperarse. Se realizó un estudio detallado del movimiento de los wapiti con relación a diversas variables del paisaje (por ejemplo, tipo de vegetación, topografía, etcétera), incluyendo la presencia de lobos. En áreas frecuentadas por lobos, los wapiti evitan los bosques de aspen, probablemente porque este tipo

Manada de lobos. Fuente www.sxc.hu



de bosque aumenta su vulnerabilidad frente a sus depredadores. Mediante un cambio en el comportamiento del wapiti ante la presencia de los lobos, el aspen puede recuperar sus poblaciones. La cascada trófica lobo-wapiti-aspen está regulada, no tanto por la disminución de la población de wapiti por la depredación ejercida sobre esta especie por los lobos, sino por los cambios en el comportamiento de este ciervo ante la presencia del depredador tope. Muchas veces, cambios muy marcados en los hábitos de las presas ante la presencia de sus depredadores desencadenan cambios en la estructura de las comunidades y ecosistemas. Existen numerosos ejemplos de esto y algunos investigadores incluso hablan de un 'paisaje del miedo'.

Dificultades en el estudio de las tramas tróficas

Las relaciones de los depredadores tope con otros niveles tróficos y los efectos de estas relaciones en los patrones de diversidad y productividad de los ecosistemas a veces (pocas) pueden ser simples, pero generalmente son complejas cascadas tróficas difíciles de describir. Esta complejidad se vería exacerbada en ecosistemas terrestres como los bosques tropicales o subtropicales (aunque en ellos también se ha demostrado el dramático impacto del exterminio de depredadores. Muchas veces los investigadores no detectan un efecto de liberación de mesodepredadores en algunos ecosistemas terrestres, a pesar de estudios bien diseñados a tal fin. Solo investigaciones muy acabadas, que generalmente requieren muchos años y el esfuerzo de equipos de científicos, permiten entender las complejas relaciones existentes entre los depredadores tope y su ambiente.

Lamentablemente la mayoría de los ecosistemas silvestres han perdido, o lo están haciendo, a sus grandes depredadores. El yaguaré constituye un ejemplo cercano. En la Argentina, este felino ocupaba, en el momento de la llegada de los españoles, más de dos tercios de la superficie nacional. Actualmente se encuentra confinado a tres pequeños sectores del norte del país, los cuales están siendo amenazados por el avance de la frontera agropecuaria. No ha existido un ordenamiento territorial que contemplara las necesidades de este depredador. Si bien existen leyes que protegen a la especie y a su hábitat, el margen de maniobra para conservarlos se ha reducido. Las pocas y relativamente pequeñas áreas protegidas destinadas a conservar la biodiversidad que aún contienen poblaciones de este felino, como el Parque Nacional Copo, el Parque Nacional Calilegua o el Parque Nacional Iguazú, pero con poco éxito. En Misiones, la población de yaguaré no solo ha retraído su distribución, sino que la densidad poblacional ha disminuido drásticamente en los últimos diez años. La población que sobrevive se estima en menos de

cincuenta individuos. ¿Cuáles serán las consecuencias de su pérdida? A pesar de no existir un conocimiento científico específico para el yaguaré, hemos visto que los grandes depredadores juegan un papel ecológico importante. Por ello, deberíamos hacer uso del principio de precaución y esforzarnos para asegurar la supervivencia de sus poblaciones, y, por qué no, su reintroducción en áreas que han perdido a esta especie. Esto requiere no solo de la existencia e implementación efectiva de grandes áreas protegidas, sino también de una adecuada planificación territorial que contemple el conflicto entre los pobladores (especialmente los productores ganaderos) y los grandes carnívoros. **CH**

Agradecimientos: A Daniela Rode, por su lectura crítica del manuscrito.

LECTURAS SUGERIDAS

BERGER KM, GESE EM & BERGER J, 2008, 'Indirect effects and traditional trophic cascades: a test involving wolves, coyotes and proghorn', *Ecology*, 89: 818-828.

CROOKS KR & SOULÉ ME, 1999, 'Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system', *Nature*, 400: 563-566.

FORTIN D et al., 2005, 'Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park', *Ecology*, 86: 1320-1330.

JOHNSON CN, ISAAC JL & FISCHER DO, 2007, 'Rarity of a top predator triggers continent-wide collapse of mammal prey: dingoes and marsupials in Australia', *Proceedings of the Royal Society*, B 274: 341-346.



Mario S Di Bitetti

Doctor en ecología y evolución, Universidad Estatal de Nueva York en Stony Brook.

Investigador adjunto, CONICET.

Miembro de la Asociación Civil Centro de Investigaciones del Bosque Atlántico (CEIBA).

dibitetti@yahoo.com.ar