

SIMBIOSIS: CONSIDERACIONES TERMINOLÓGICAS Y EVOLUTIVAS

Luko Hilje*

RESUMEN

Se redefinen los tipos de asociaciones simbióticas más conocidas, a partir de consideraciones sobre su significado conceptual y biológico. Se plantea un esquema preliminar de clasificación, con dos categorías de simbiosis: recíproca y antagónica. La primera muestra una sola línea evolutiva, tendiente a mayor especificidad entre los organismos asociados, e incluye al comensalismo, proto-cooperación y mutualismo. La segunda muestra tres líneas evolutivas separadas, con diferentes grados de especificidad, e involucra al amensalismo, depredación y parasitismo.

El propósito de este escrito es presentar un arreglo evolutivo de las diferentes asociaciones ecológicas existentes entre los seres vivos, original del autor, y la redefinición de los términos que describen a tales interrelaciones, obra de las personas citadas en el aparte de agradecimientos.

En la literatura biológica, el término simbiosis tiene dos acepciones. La definición clásica se refiere a cualquier asociación de cualquier tipo dada entre organismos vivos y, por tanto, considera como asociaciones simbióticas a todas las co-

nocidas: amensalismo, comensalismo, depredación, mutualismo, parasitismo y proto-cooperación. Esta es una ampliación del término original, postulado en 1879 por De Bary (en Mc Dougall, 1918), que considera como simbiosis a toda asociación íntima entre organismos diferentes. En cambio, la definición "moderna" se refiere sólo a las relaciones en que los asociados derivan beneficios mutuos. La palabra simbiosis es muy poco funcional, puesto que de acuerdo con la definición clásica abarca un sinnúmero de relaciones tan diversas, que no tiene sentido agruparlas bajo un solo término, y según la "moderna" es sinónimo de mutualismo, y en realidad no se justifica tener dos denominaciones para una asociación tan clara y comprensible conceptualmente. Por esto, algunos autores, basados en la etimología (*syn* = juntos, *bios* = vida), prefieren usar el término para denominar solo a relaciones que implican proximidad anatómica, por así decirlo, de los asociados, y que son el parasitismo y el mutualismo.

Debe clarificarse el nivel de complejidad en el que se expresa el vínculo simbiótico, esto es, si

*Escuela de Ciencias Ambientales. Universidad Nacional. Heredia. Costa Rica.

se da a nivel de individuo, de población o de especie. Si se considera a nivel de individuo, es evidente que hay tanto relaciones beneficiosas como perjudiciales. A nivel de especie todas ellas son beneficiosas, ya que ninguna especie se extingue totalmente como consecuencia de la asociación, aunque es factible que pudiera darse la extinción de poblaciones locales.

Bajo estas consideraciones, se plantea el problema de desechar totalmente el término simbiosis o de dejarlo vigente, y aunque lo más recomendable es lo primero, dada su poca funcionalidad, está tan arraigado que probablemente siempre aparecerá bajo una u otra acepción en la literatura biológica.

Con respecto de la lista de definiciones presentada a continuación, cabe hacer dos advertencias. El término simbiosis está considerado a nivel de *especie* y los restantes a nivel de *individuo*, y en el caso de organismos coloniales o polimórficos debe interpretárseles como un solo individuo. Además, y esta es una modificación a las definiciones que usualmente aparecen en la literatura, se plantea que en cada tipo de asociación están implicados individuos de *dos o más* especies, observación resultante del análisis de los casos aquí estudiados, y que puede inferirse que ocurre en otros casos. Aun en el fenómeno de la polinización, en que aparentemente participan sólo dos asociados, en flores quiopterófilas hay evidencias de un tercer asociado, las levaduras, que interactúan tanto con la flor en que viven, como con el visitador (Salas, 1974).

La lista antes mencionada comprende las siguientes definiciones:

SIMBIOSIS: Relación habitual entre dos o más especies, que redundan en beneficio de todas ellas.

AMENSALISMO: Relación entre individuos de dos o más especies, en la cual uno de los asociados inhibe a los demás.
Ejemplos: *Salvia*, *Artemesia* (Muller, 1966; Muller et al., 1964).

COMENSALISMO: Relación entre individuos de dos o más especies, en la cual al menos uno de los asociados no resulta perjudicado, y los demás derivan beneficios.

Ejemplos: Trichomycetes-artrópodos (Lichtwardt, 1973).

DEPREDACION: Relación entre individuos de dos o más especies, en la cual los individuos de una o más de ellas son devorados total o parcialmente.
Ejemplos: *Thais* y *Acanthina* sobre bivalvos y cirripedios (Murdoch, 1969; Murdoch y Oaten, 1975).

MUTUALISMO: Relación entre individuos de dos o más especies, de la cual temporal o permanentemente todos obtienen beneficios indispensables para su existencia.
Ejemplos: *Acacia-Pseudomyrmex* (Henry, 1967b; Janzen, 1966), líquenes (Ahmadjian, 1965; Henry, 1967b) y *Ficus-Agaonidae* (Henry, 1967b; Ramírez, 1974).

PARASITISMO: Relación entre individuos de dos o más especies, en la cual los individuos de una o más de ellas derivan beneficios, perjudicando al otro, pero sin ocasionarle la muerte usualmente.
Ejemplos: Mallophaga-aves (Askew, 1971).

PROTOCOOPERACION: Relación entre individuos de dos o más especies, en la cual todos obtienen beneficios, sin que la asociación sea indispensable para su existencia.
Ejemplos: Peces limpiadores (Henry, 1967a; Limbaugh, 1961; Losey, 1972).

Las asociaciones así descritas pueden ser ordenadas evolutivamente (figura N^o 1). Hay dos categorías básicas de simbiosis: recíproca y antagónica, que aquí adquieren un significado diferente del que les da Mc Dougall (1918). La primera se refiere a relaciones en que no hay perjuicio para ningún asociado, en tanto que la segunda involucra relaciones en que se causa daño a alguno de los asociados. Cada categoría corresponde a patrones evolutivos diferentes.

En el caso de la simbiosis antagónica, hay una tendencia a alcanzar mayor especificidad en el orden amensalismo-depredación-parasitismo. En el

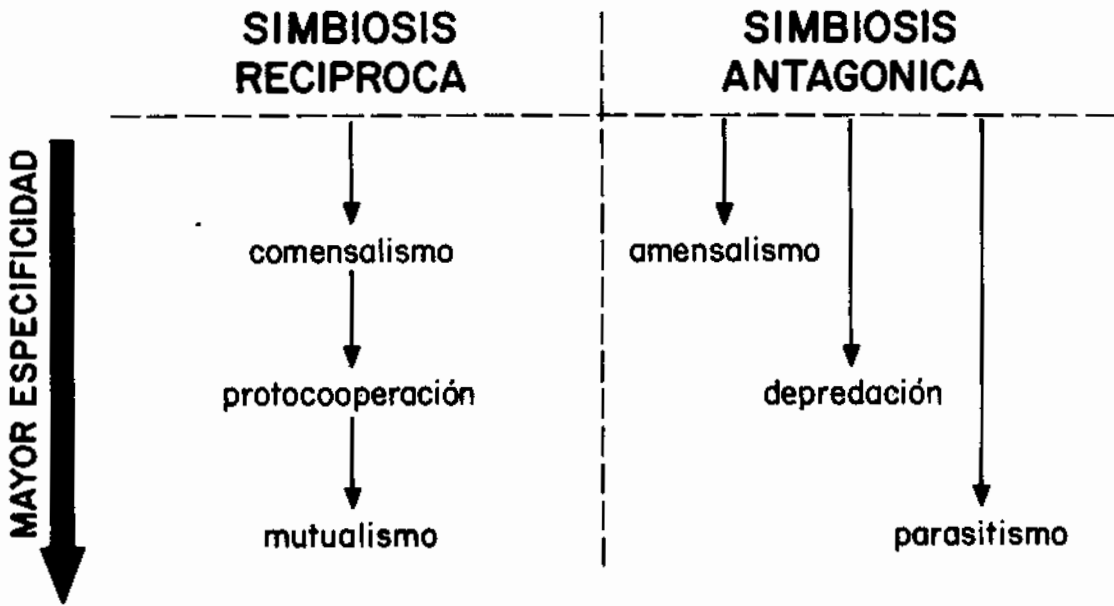


FIGURA N.º 1

Arreglo evolutivo de las asociaciones simbióticas, consideradas a nivel de individuo.

amensalismo, restringido al mundo vegetal, una planta produce compuestos volátiles que inhiben el desarrollo de cualquier planta próxima a ella, en forma realmente inespecífica. En la depredación la especificidad aumenta, ya que usualmente el depredador prefiere una especie de presa, pero recurre a otras cuando la presa favorita escasea. Finalmente, con el parasitismo culmina la especificidad dentro de la categoría de simbiosis antagónica, puesto que la relación parásito-hospedero generalmente implica un enlace próximo y continuo, que involucra adaptaciones de tipo morfológico y fisiológico, que hacen mucho más estrecha y hasta necesaria la asociación. A su vez, cada una de las tres asociaciones mencionadas ha evolucionado como una vía separada.

Por el contrario, la línea evolutiva de la simbiosis recíproca es una sola. A lo largo de ella, desde el comensalismo hasta el mutualismo, pasando por la protocooperación, hay un aumento progresivo de adaptaciones morfológicas y fisiológicas especialmente, que conducen a una especificidad tal, que hace imposible la existencia autónoma de cada uno de los asociados. En efecto, en el caso del co-

mensalismo hay un asociado al que no le afecta ni a favor ni en contra la relación con los otros; en la protocooperación la relación es beneficiosa para los asociados pero no obligatoria, como sí lo es en el mutualismo.

Los extremos de ambas categorías, representados por el parasitismo y el mutualismo, son los que evidencian la mayor especificidad entre los asociados, y corresponden precisamente a los términos que algunos autores reúnen bajo la palabra simbiosis. Comparativamente, el mutualismo es más elaborado que el parasitismo, ya que además de brindar beneficios mutuos, implica una mayor especialización de los organismos asociados, en tanto que en el parasitismo siempre hay algún organismo perjudicado y las especializaciones son unilaterales.

Este es solo un intento preliminar de agrupar evolutivamente las relaciones analizadas y está lejos de ser definitivo, dada la complejidad intrínseca de las asociaciones interespecíficas existentes en la naturaleza.

ABSTRACT

The current types of symbiotic associations are redefined, based upon conceptual and biological considerations. A preliminary scheme of classification is presented, comprising two categories of symbiosis: reciprocal and antagonistic. The first one shows a single evolutionary line leading to increasing specificity between the partners and includes commensalism, proto-cooperation, and mutualism. The latter shows three evolutionary lines, representing different degrees of specificity, and involves amensalism, predation and parasitism.

AGRADECIMIENTOS

Gran parte de este escrito es obra de los compañeros del seminario ofrecido en 1974 por la Sección de Ecología de la Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. Ellos son: Claudia Charpantier, Yolanda Matamoros, Sonia Ortega, Dora E. Pérez, Marta E. Santizo, Wilberg G. Sibaja, Ricardo Soto, Marta F. Valdez y José A. Vargas. Además, del coordinador del seminario, doctor Douglas C. Robinson, y del doctor Carlos E. Valerio. A todos ellos agradezco su contribución y su actitud crítica y constructiva.

Agradezco al señor Francisco Hodgson la elaboración de la figura que acompaña el texto.

REFERENCIAS

- Ahmadjian, V. 1965. Lichens. *Ann. Rev. Microb.* 19:1-20.
- Askew, R. R. 1971. *Parasitic insects*. American Elsevier, New York. 316 pp.
- Henry, S. M. 1967a. *Symbiosis*. Vol. I. Academic Press, New York. 478 pp.
- 1967b. *Symbiosis*. Vol. II. Academic Press, New York. 443 pp.
- Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, 20(3):249-275.
- Lichtwardt, R. W. 1973. The Trichomycetes: What are their relationships? *Mycologia*, 65(1):1-20.
- Limbaugh, C. 1961. Cleaning symbiosis. *Sci. Amer.* 205: 42-49.
- Losey, G. 1972. The ecological importance of cleaning symbiosis. *Copeia*, 4:820-833.
- Mc Dougall, W. B. 1918. The classification of symbiotic phenomena. *Plant World*, 21:250-256.
- Muller, C. H. 1966. The role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetational composition. *Bull. Torr. Bot. Club*, 93:332-351.
- Muller, C. H.; Muller, W. H. and Haines, B. L. 1964. Volatile growth inhibitors produced by aromatic shrubs. *Science*, 143:471-473.
- Murdoch, W. W. 1969. Switching in general predators: Experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecol. Monogr.* 39:335-354.
- Murdoch, W. W. and Oaten, A. 1975. Predation and population stability, *Adv. Ecol. Res.* 9:1-131.
- Ramírez, W. 1974. *Coevolution of Ficus and Agaonidae*. Ph. D. Dissertation. University of Kansas. 273 pp.
- Salas, S. 1974. *Análisis del sistema de polinización de Inga vera subespecie spuria*. Tesis. Universidad de Costa Rica. 97 pp.