

Herramientas utilizadas para comprender las interacciones bióticas: El cactus columnar *Pilosocereus leucocephalus* como modelo de estudio

*Tools used for understanding biotic interactions: The columnar cactus *Pilosocereus leucocephalus* as a study model*

Antonio Miranda-Jácome

Instituto de Investigaciones Biológicas, Universidad Veracruzana

✉ anmiranda@uv.mx

🌐 <https://orcid.org/0000-0001-6769-3858>

Luis G. Abarca-Arenas

Instituto de Investigaciones Biológicas, Universidad Veracruzana

✉ gabarca@uv.mx

🌐 <https://orcid.org/0000-0001-6154-7788>

Recibido

13 de noviembre
2024

Aceptado

28 de enero
2025

Publicado

5 de julio
2025

Individuo adulto de *Pilosocereus leucocephalus*.
Fotografía: Antonio Miranda-Jácome.

Resumen

Palabras clave:

Ecología,
frugívoro,
polinizador,
nodriza,
mutualismo.

El estudio de las interacciones bióticas con ayuda de las distintas herramientas para su comprensión son temas imprescindibles en el conocimiento científico, ya que permiten entender las causas próximas (ecológicas) y últimas (evolutivas) de las relaciones entre las especies del planeta. Mediante diversas investigaciones elaboradas en el cactus columnar *Pilosocereus leucocephalus* (modelo de estudio) ilustramos cómo estas relaciones pueden estimarse considerando la escala espacio-temporal (e.g. ambiente y atributo, respectivamente) y las especies implicadas. Esto le servirá de guía al lector para conocer los conceptos, importancia y herramientas básicas utilizadas en el estudio de las cambiantes interacciones entre las especies del planeta.

Abstract

Keywords:

Ecology,
frugivore,
pollinator,
nurse plant,
mutualism.

The study of biotic interactions with help of different tools for their comprehension are essential themes in scientific knowledge since they allow us to understand the proximate (ecological) and ultimate (evolutionary) causes of the relationships between the species on the planet. By several investigations on the columnar cactus *Pilosocereus leucocephalus* (study model), we illustrated how these relations may change according to the spatial-temporal scale (e.g. environment and attribute, respectively) of the species involved. This will guide the reader to understanding the concepts, importance, and basic tools used in the study of the changing species interactions on earth.



Individuo adulto de *Pilosocereus leucocephalus*.
Fotografía: Antonio Miranda-Jácome.

Las interacciones bióticas

Desde la conformación de la vida en nuestro planeta hasta la actualidad las especies han mantenido la constante paradoja del cambio, ya sea por fenómenos abruptos o graduales lo que ha generado procesos de especiación/extinción o bien influyendo marginalmente en la dinámica de interacciones entre las especies espacial y temporalmente.

Episodios sobresalientes, como el cambio en la biogeoquímica de los océanos primitivos por las cianobacterias (e.g. incremento del oxígeno disuelto), la ocurrencia de extinciones masivas naturales, hasta el actual impacto de la especie humana (*Homo sapiens*) por el incremento en la deforestación y emisión de CO₂ a la atmósfera (el primero considerado como periodo formador y los restantes como reductores de la biodiversidad planetaria), han modificado las relaciones de las especies entre sí y con el ambiente, alterando las relaciones ecológicas y evolutivas debido a las pérdidas en la biodiversidad y la variabilidad genética (e.g. esta última provocando escasas diferencias entre individuos y poblaciones de una misma especie) y el desequilibrio de las redes tróficas.

Por ello es importante el estudio de las interacciones bióticas a partir del uso adecuado de sus múltiples herramientas de análisis, lo que permitirá evaluar las relaciones actuales entre las especies en los ecosistemas y predecirlas en escenarios futuros (Martínez-Falcón *et al.*, 2019).

Caso de estudio: *Pilosocereus leucocephalus*

Los cactus columnares son elementos conspicuos y endémicos de las zonas áridas y semi-áridas del territorio mexicano, los cuales sirven de alimento (e.g. néctar, pulpa y savia) para polinizadores, frugívoros y herbívoros, así como de hogar (e.g. tallos y ramas) de múltiples especies animales. A su vez estos cactus mantienen relaciones con otras especies vegetales para sobrevivir o que requieren de ellos para su establecimiento, como las nodrizas (plantas leñosas vecinas que brindan un efecto benéfico al cactus) y bromelias, respectivamente. Sin embargo, estas relaciones inter-específicas no son constantes, pues están moldeadas por la variación en las condiciones bióticas y abióticas de cada lugar a nivel espacial (e.g. micrositio) y temporal (e.g. durante alguna fase del ciclo de vida), lo que provoca cambios intensos o ligeros de forma positiva o negativa entre las especies interactuantes.

Esta red de múltiples interacciones requiere del uso adecuado de herramientas para su comprensión científica, ya sea desde aproximaciones ecológicas y evolutivas en características del ciclo de vida, morfológicas y fisiológicas, hasta modelos gráficos.

La ecología (entre otras disciplinas científicas) ha pretendido resolver este problema desde aproximaciones simples a complejas (i.e. en las que intervienen un par o múltiples especies de manera simultánea, respectivamente), siendo este el tema central del artículo, utilizando como modelo de estudio al cactus columnar *Pilosocereus leucocephalus* (n.v. Viejito), el cual mantiene una importancia ecológica clave en el ensamblaje de especies de la selva baja caducifolia de los estados de Tamaulipas, Veracruz, Oaxaca y Chiapas (Miranda-Jácome, 2024).

Interacciones simples

Desde una perspectiva simple, las interacciones bióticas se establecen entre dos organismos de igual o diferente especie (i.e. intra - e inter - específica, respectivamente), generando voluntaria o involuntariamente el intercambio de recursos alimenticios (e.g. presa - depredador), reproductivos (e.g. planta - polinizador), de dispersión (e.g. planta - frugívoro) o simbióticos (e.g. hongo - alga).



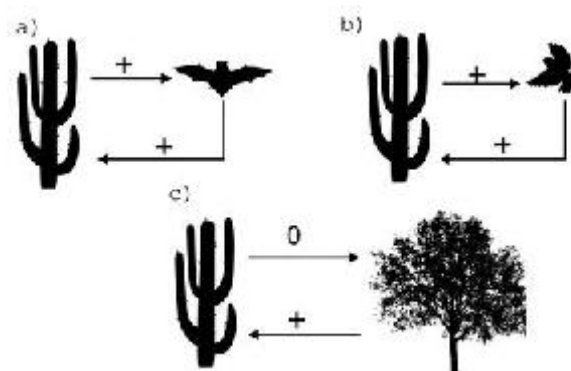
a) Individuo adulto; b) flores en antesis; c) fruto maduro del cactus columnar *Pilosocereus leucocephalus*.
Fotografías: Antonio Miranda-Jácome.

Este modelo simple de interacción genera diferentes resultados representados por la ganancia (+) o pérdida (-) de ambos interactuantes (mutualismo (+,+) y competencia (-,-), respectivamente), la ganancia de un interactuante y pérdida del otro (depredación (+,-), o bien la pérdida o ganancia de un interactuante y la nula afectación del otro (amensalismo (-,0) y comensalismo (+,0), respectivamente) mediados por el intercambio de recursos (e.g. alimento) y servicios (e.g. protección). Por ejemplo, en la etapa reproductiva del cactus *P. leucocephalus* se establece un mutualismo determinado por el intercambio de recursos- servicios con el murciélago *Glossophaga soricina* a partir del consumo del néctar floral (recurso) y el traslado del polen (servicio) a otras flores por parte del murciélago, lo que garantiza la polinización cruzada y el incremento de la diversidad genética de este cactus auto incompatible (i.e. incapaz de producir semilla por la polinización entre flores de un mismo individuo) (Munguía-Rosas y Sosa, 2010; Miranda-Jácome *et al.*, 2020).

Posteriormente, otro mutualismo en la etapa reproductiva del cactus *P. leucocephalus* se establece con el ave frugívora *Psilorhynchus morio* (n.v. *Pepe*) mediado por el aporte nutricional de la pulpa frutal del cactus a cambio de la dispersión y escarificación/desgaste de la testa (i.e. envoltura de la semilla que acelera e incrementa el proceso germinativo) que ofrece esta ave (Vázquez-Castillo *et al.*, 2019).

Una vez que el ave consume los frutos del cactus *P. leucocephalus*, las semillas son dispersadas preferentemente bajo el dosel de *Lysiloma acapulcensis* (n.v. *tepeguaje*) al representar los sitios

más abundantes del ecosistema para la nidificación/percha, y en menor grado, las dispersan en áreas desprovistas de dosel (e.g. áreas abiertas).



Interacciones dobles. a) mutualismo cactus-murciélago polinizador, b) mutualismo cactus-frugívoro, c) comensalismo cactus-nodriza.

Fuente: Luis G. Abarca-Arenas

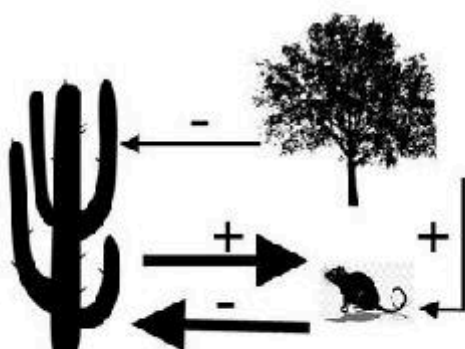
Estos ambientes contrastantes provocan que las semillas queden expuestas a condiciones abióticas (e.g. intensidad lumínica) y bióticas (e.g. granívoros) particulares, experimentando sitios estresantes *vs.* adecuados para iniciar el proceso germinativo. Durante la fase inicial del ciclo de vida, el cactus establece nuevas interacciones con especies vegetales del ecosistema, provocando un comensalismo no trófico con una planta que lo protege, generalmente una especie leñosa llamada nodriza. Si bien esta interacción planta - planta tiene gran importancia ecológica entre las especies vegetales en los ecosistemas xéricos (limitados por el agua), conspicuos en gran parte del territorio nacional, esta cactácea se establece en un ecosistema estacional marcado por la disponibilidad /carencia de humedad durante seis meses al año.

Tabla 1. Modelo de interacciones simples y sus diversos resultados representados por la ganancia (+) pérdida (-) o nula interacción (0) entre dos especies interactuantes dado por el intercambio de recursos (e.g. alimento) y servicios (e.g. protección).

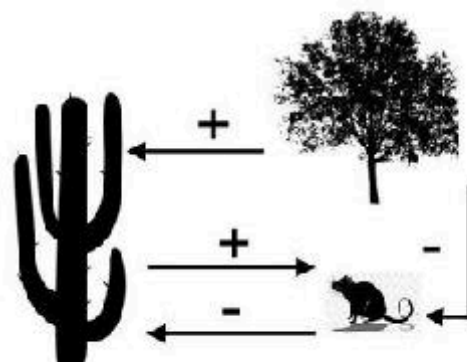
Fuente: Antonio A. Miranda-Jácome y Luis G. Abarca-Arenas.

		SP2		
		+	0	-
SP1	+	(+, +) Mutualismo	(+, 0)	(+, -) Depredación
	0	(0, +) Comensalismo	(0, 0) Neutralismo	(0, -) Amensalismo
	-	(-, +)	(-, 0)	(-, -) Antagonismo

a)



b)



Interacciones triples. a) Susceptibilidad Asociativa, b) Resistencia Asociativa.

Nota: El grosor de flecha denota intensidad en interacción.

Fuente: Antonio Miranda-Jácome y Luis G. Abarca-Arenas.

Por ello, la nodriza no solo influye en el aumento de la humedad del ambiente y del suelo, sino que disminuye la temperatura y la radiación lumínica bajo el dosel, lo que permite que la semilla fotoblástica (i.e. capacidad de la semilla para activar el proceso germinativo de acuerdo a la cantidad de luz que recibe) del cactus active el proceso germinativo por el estímulo lumínico sombreado que le rodea (Miranda-Jácome *et al.*, 2013, 2018).

Este nodricismo que le provee la leñosa *L. acapulcensis* al cactus *P. leucocephalus*, permite condiciones abióticas favorables (e.g. sombra, nutrientes, humedad) que incrementan la germinación de semillas del cactus (Munguía-Rosas y Sosa, 2008). Sin embargo, este beneficio inicial podría disminuir o causar un efecto adverso si la nodriza atrae a los granívoros, quienes buscan el consumo de la semilla, a diferencia de los frugívoros que buscan consumir la pulpa del fruto (Miranda-Jácome y Flores, 2018).

En este escenario de interacción simultánea entre tres especies (i.e. cactus, nodriza y granívoro), las interacciones simples pierden relevancia y precisión, por ello se requieren de otras herramientas que se describen a continuación.

Interacciones complejas

El estudio de las interacciones por pares es un acercamiento en la comprensión de las inte-

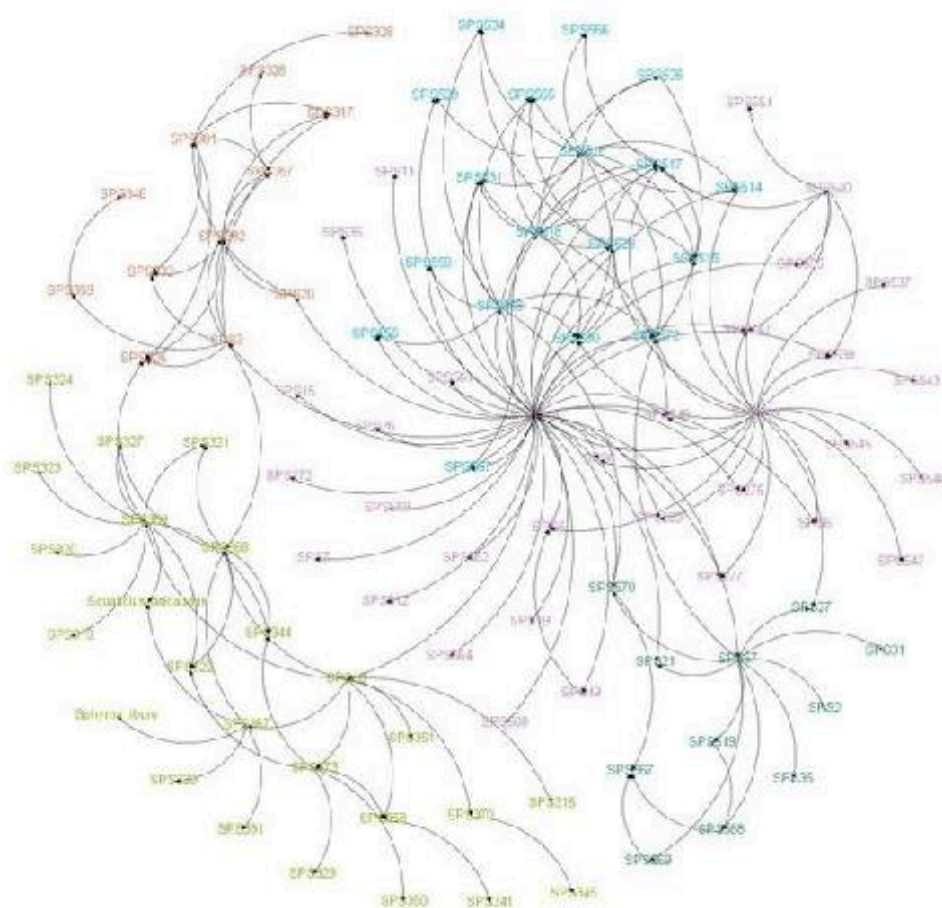
racciones bióticas, desafortunadamente no puede ser utilizado para evaluar simultáneamente interacciones que involucran tres o más especies, provocando evaluaciones incompletas o parciales, por ejemplo, la especie A (*SpA*) vs. especie B (*SpB*); *SpA* vs. especie C (*SpC*); *SpB* vs. *SpC*. Para estos casos, las relaciones de asociación como la Resistencia Asociativa (en adelante RA), Susceptibilidad Asociativa (en adelante SA) y las Redes de Interacción o Análisis de Ciclos, nos permiten evaluar el desempeño conjunto de tres o más organismos /especies interactuantes. La RA permite evidenciar el daño (e.g. exclusión) de una especie (*SpA*) en otra especie (*SpB*) cuando esta última afecta negativamente a una tercera (*SpC*). En el caso de la SA se evidencia el beneficio (e.g. protección) de la especie (*SpA*) en la especie (*SpB*) cuando afecta negativamente a la tercera (*SpC*) (Barbosa *et al.*, 2009). En este escenario, utilizando el ejemplo del nodricismo de *L. acapulcensis* en *P. leucocephalus* (interacción planta - planta) y la granivoría del ratón *Peromyscus mexicanus* en semillas de *P. leucocephalus* (interacción animal - planta), existe una RA por la nodriza (*SpA*) si esta genera una disminución en el consumo del granívoro (*SpB*) de semillas del cactus (*SpC*).

Por el contrario, existe una SA generada por la nodriza (*SpA*) si esta aumenta el consumo del granívoro (*SpB*) de semillas del cactus (*SpC*). En el primer escenario (RA) la nodriza provoca un doble beneficio, primero al mejorar las condiciones abióticas (e.g. mayor humedad) y el segundo al mejorar las condiciones bióticas (e.g. exclusión del granívoro).

Mientras que en el segundo escenario (SA), la nodriza representa un beneficio / costo, al mejorar únicamente las condiciones abióticas y empeorar las bióticas (e.g. atracción del granívoro) de esta interacción triple (planta – planta – animal). Desafortunadamente para el cactus *P. leucocephalus* la nodriza *L. acapulcensis* provoca un mayor consumo de sus semillas por el ratón *P. mexicanus* generando una SA (Miranda-Jácome y Flores, 2018).

Las especies desempeñan varios papeles simultáneamente de acuerdo con sus necesidades

de alimentación, reproducción y sobrevivencia en los ecosistemas. Este papel en el ecosistema o nicho ecológico está determinado espacial o temporalmente provocando consecuencias próximas (ecológicas) y últimas (evolutivas). Por ejemplo, cuando dos especies ocupan un mismo nicho ecológico se genera competencia entre ellas resultando a corto plazo en el desplazamiento de una de ellas y/o a largo plazo en un proceso de aislamiento poblacional que puede conducir al inicio de la especiación (i.e. divergencia evolutiva) de una de ellas.



Interacciones complejas. Relaciones inter-especies (presa-depredador).

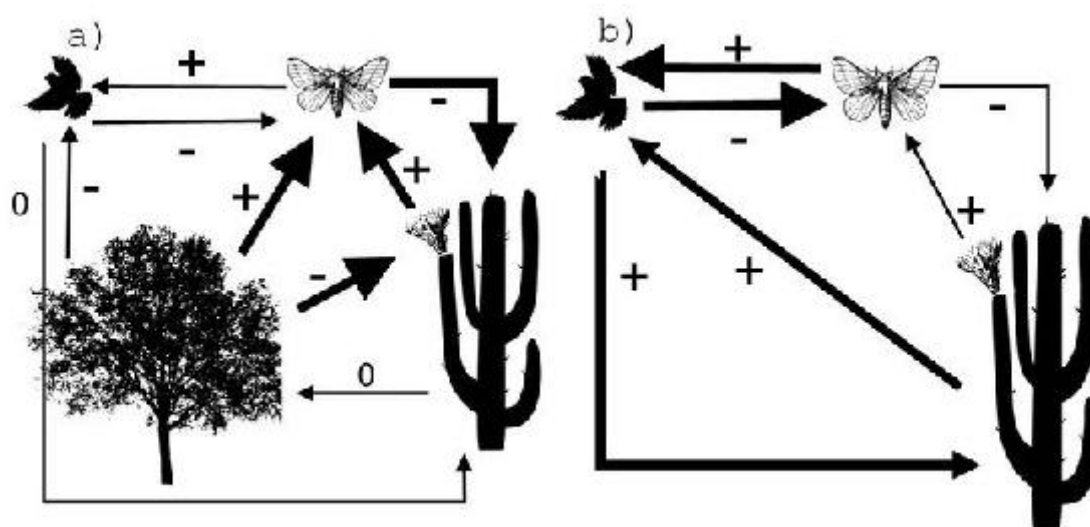
Nota: Colores representan especies compartiendo un gremio en la cadena trófica.

Fuente: Luis G. Abarca-Arenas.

Este evento se conoce como principio de exclusión competitiva donde la interacción entre dos especies con el mismo papel en el ecosistema origina competencia (e.g. por las especies que depredan) entre ambas y por tanto la exclusión de una de ellas. El estudio de estas interacciones múltiples ha permitido el desarrollo de otras herramientas como las Redes Tróficas y el Análisis de Ciclos (Abarca-Arenas *et al.*, 2022). Las redes tróficas representan un panorama global de las interacciones inter - específicas que permiten analizar el papel de las especies clave en la estructura de las relaciones; mientras que el análisis de ciclos permite el estudio de las interacciones desde un punto de vista cuantitativo y permite desarrollar un modelo matemático para determinar el estado de equilibrio del ecosistema (Viangre y Gastón, 2024; Justus, 2005).

En el caso de las redes tróficas, como ejemplo en el que intervienen cuatro especies durante la fase inicial del ciclo de vida de *P. leucocephalus*, su nicho trófico se beneficia de la provisión de nutrientes en el suelo por la nodriza *L. acapulcensis*, esto representa un beneficio solo del cactus (+) y neutralidad en la nodriza (o) por la nula afectación del cactus en ella.

Sin embargo, cuando el cactus se encuentra en su fase reproductiva requiere mayor cantidad de nutrientes para la producción de estructuras florales - frutales, lo que provoca una relación negativa (-) en ambos sentidos de la relación al competir ambas especies por los recursos del suelo (e.g. humedad). Además, en la etapa reproductiva de *P. leucocephalus*, *L. acapulcensis* sirve de refugio de la mariposa nocturna *O. immorella* que se alimenta del néctar floral y oviposita huevos en la corola de *P. leucocephalus*, de los que eclosionan larvas que consumen una parte significativa de semillas y pulpa o pueden interrumpir el desarrollo del fruto del cactus (Mora-Díaz, 2023; Ceballos-Dorantes, 2024). Esto origina dos redes de interacción, una positiva del *L. acapulcensis* a la polilla, negativa de *L. acapulcensis* a *P. leucocephalus*, neutra del cactus a la nodriza, negativa de la nodriza al depredador de la polilla y neutra de este último al cactus durante la fase reproductiva del cactus. O bien, aquel caso en el que la planta nodriza *L. acapulcensis* no está presente y el cactus *P. leucocephalus* se encuentra en etapa reproductiva, de tal forma que la polilla afecta negativa pero escasamente al cactus al no contar con el resguardo provisto por la nodriza, lo que a su vez provoca que el depredador de la polilla (el mucíe-



Redes complejas. a) Escenarios con, b) sin nodriza.

Nota: El grosor de flecha indica intensidad en interacción.

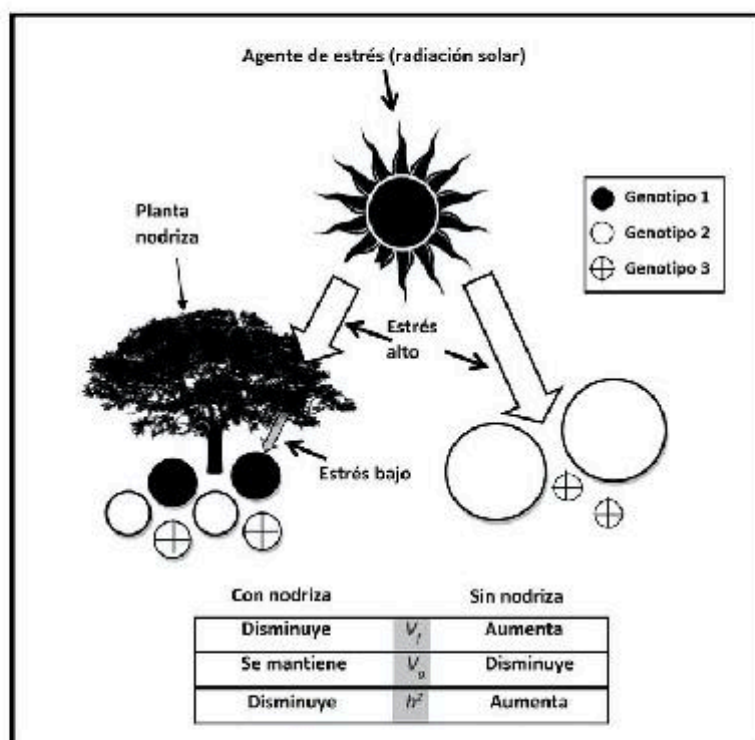
Fuente: Antonio Miranda-Jácome y Luis G. Abarca-Arenas.

lago) la afecte significativamente, disminuyendo la influencia negativa de la polilla en el cactus.

Este conjunto de interacciones entre las especies sirve de base para un análisis detallado utilizando el análisis de ciclos a partir del arreglo del tipo de interacción de los símbolos positivos “+”, negativos “-” y neutros “o” para su análisis de estabilidad. La importancia de este análisis permite conocer la estabilidad del sistema, la cual ocurre cuando las fluctuaciones en el número de individuos de las poblaciones no varían o lo hacen de una forma periódica o constante, provocando estabilidad en las interacciones y por tanto una coexistencia entre las especies (Abarca-Arenas *et al.*, 2022).

Por último, gracias a los estudios realizados por Lamarck, Humboldt y Darwin durante el siglo XIX y desarrollados a profundidad a mediados del XX por Mayr, Hutchinson, MacArthur y Pianka, la

ecología y en particular la ecología evolutiva cuenta con herramientas que permiten conocer las implicaciones de estas interacciones bióticas a partir de escenarios pasados - presentes y con ellos generar modelos que pronostican escenarios futuros. Este acervo de información ha permitido conocer cómo han sido y podrán ser las relaciones entre las especies. Un ejemplo de ello fue estudiado a partir del uso de la genética cuantitativa (estudio de la herencia de características físicas continuas generadas por múltiples genes) donde se realizaron cruza controladas entre individuos de dos poblaciones de *P. leucocephalus* que habitaban dos ambientes contrastantes provistos por la abundancia y la escasez del dosel de la nodriza, respectivamente. En este estudio se determinó que en la población con mayor cantidad de nodrizas se mantuvieron las diferencias genéticas (V_g), pero disminuyeron las diferencias físicas (V_f) y la capacidad de heredarlas a los descendientes (h^2).



Nodriza influyendo en diferencias físicas (V_f), genéticas (V_g) y heredabilidades (h^2) de una característica.

Fuente: Antonio Miranda-Jácome

Contrario al efecto provocado por las condiciones que experimentó la población con menor cantidad de nodrizas, donde disminuyeron las V_g , pero aumentaron las V_f y h^2 . Esto significa que por un lado la nodriza puede mantener la diversidad genética del cactus, pero a su vez disminuye el potencial evolutivo o evolvabilidad (diversidad genética adaptativa que puede evolucionar por selección natural) de las poblaciones. Por ello, en escenarios futuros esta interacción planta - planta puede impedir la adaptación local (i.e. mayor desempeño de las poblaciones en sus sitios nativos) y el potencial evolutivo, pero mantener la diversidad genética de las poblaciones del cactus *P. leucocephalus* (Miranda-Jácome *et al.*, 2013, 2014).

El corolario

Como se mencionó a lo largo de este artículo, es fundamental el estudio de las interacciones bióticas con ayuda de las distintas herramientas para su correcta comprensión. Además, es importante considerar la escala espacio-temporal (e.g. micrositio *vs.* ecosistema; día *vs.* estación, respectivamente) y el atributo (e.g. componente fisiológico, del ciclo de vida o morfológico) de las especies, ya que estas relaciones no pueden ser concebidas inamovibles a lo largo del ciclo de vida de las especies interactuantes. Por ello, la ecología a través del estudio de las interacciones actuales entre las especies y con su medio, así como la ecología evolutiva a través del estudio de la historia evolutiva de las especies interactuantes (esta última con ayuda de la genética cuantitativa), son disciplinas imprescindibles con herramientas propias que pueden ayudar a entender estas relaciones a escalas temporales cortas y largas, respectivamente.

Lo que en conjunto nos permitirá contar con una visión pasada, presente y futura más precisa de la permanentemente cambiante (contraposición intencional) vida en el planeta.

Referencias

- Abarca-Arenas, L. G., Valero-Pacheco, E., Delfín-Alonso, C. A., Morteo-Ortiz, E y Franco-López, J. (2022). Redes tróficas como herramienta para el estudio de la diversidad y complejidad de ecosistemas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 93, e934126.
- Barbosa, P., Hines, J., Kaplan, I., Mertison, H., Szczepaniec, A., y Szendrei, Z. (2009). Associational resistance and associational susceptibility: having right or wrong neighbors. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 40, 1-20.
- Ceballos-Dorantes, K. (2024). Influencia de la planta vecina asociada en la frecuencia de infestación de *Ozamia immorella* (Pyralidae) en frutos de *Pilosocereus leucocephalus*. [Tesis de Licenciatura]. Universidad Veracruzana.
- Justus, J. (2005). Qualitative Scientific Modeling and loop Analysis. *Philosophy of Science*, 72, 1272-1286.
- Martínez-Falcón, A. P, Martínez-Adriano, C. A., y Dáttilo, W. (2019) Redes complejas como herramientas para estudiar la diversidad de las interacciones ecológicas. En C. E. Moreno (Ed.), *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio* (pp. 265-283). Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

Miranda-Jácome, A. (2024). La vida útil de un viejito. *Ecofronteras*, 28 (82), 27-30.

Miranda-Jácome, A., Montaña, C., y Fornoni, J. (2013). Sun/shade conditions affect recruitment and local adaptation of a columnar cactus in dry forest. *Annals of Botany*, 111, 293-303.

Miranda-Jácome, A., Montaña, C., y Fornoni, J. (2014). Environmentally dependent expression of heritable variation on early recruitment traits induced by light conditions and provenance in the columnar cactus *Pilosocereus leucocephalus*. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6, 322-330.

Miranda-Jácome, A., y Flores, J. (2018). Effects of nurse plants and the granivore guild in the associational susceptibility of seeds from the columnar cactus *Pilosocereus leucocephalus*. *Journal of Arid Environments*, 151, 9-14.

Miranda-Jácome, A., Rodríguez-García, R., y Munguía-Rosas, M. A. (2020). Bats and moths contribute to the reproductive success of the columnar cactus *Pilosocereus leucocephalus*. *Journal of Arid Environments*, 174, 103990.

Munguía-Rosas, M. A., y Sosa, V. J. (2008). Nurse plants vs. nurse objects: effects of woody plants and rocky cavities on the recruitment of the *Pilosocereus leucocephalus* columnar cactus. *Annals of Botany*, 101, 175-185.

Munguía-Rosas, M. A., y Sosa, V. J. (2010). Phenology of *Pilosocereus leucocephalus* (Cactaceae, tribe Cereeae): A columnar cactus with asynchronous pulsed flowering. *Plant Ecology*, 211, 191-201.

Mora-Díaz, L. (2023). Identidad y ciclo de vida de un pirálido parásito del cacto columnar *Pilosocereus leucocephalus*. [Tesis de Licenciatura]. Universidad Veracruzana.

Vázquez-Castillo, S., Miranda-Jácome, A., y Ruelas Inzunza, E. (2019). Patterns of frugivory in the columnar cactus *Pilosocereus leucocephalus*. *Ecology and Evolution*, 9, 1268-1277.

Viangre, C., y Gastón, C. L. (2024). Short food chains, highly diverse and complex food networks in coastal lagoons. *Food Webs*, 38, e00341.



Editora responsable:
María del Consuelo Cuevas Cardona