

NOTA CIENTIFICA

EL PARASITISMO, UN ENFOQUE ECOLOGICO.

Rafael Chávez López, Jonathan Franco López, Jesús Montoya Mendoza y Héctor Barrera Escocia.

Lab. de Ecología y Zoología. U.N.A.M. Campus Iztacala, Apdo. P. 314 Tlalnepantla, 54090 México

En la Naturaleza, la depredación es la forma más común para la adquisición de recursos mediante los cuales las diferentes especies de animales mantienen su subsistencia.

Es posible reconocer que no todas las formas de depredación involucran la muerte de la presa, como ocurre en la Carnivoría y con los insectos parasitoides; ya que en la herbivoría el daño depende de la intensidad del ataque de los herbívoros y las partes de la planta que son consumidas, además ocurren situaciones en las que este tipo de depredadores promueven la germinación, polinización, transporte de semillas e incluso la disminución de la competencia en plántulas que resulta en el aumento de la sobrevivencia de estas. (Begon y cols. 1986).

El parasitismo al igual que la herbivoría, se categorizan como depredaciones de tipo suave, donde el depredador, al que llamaremos parásito, raramente mata a su presa, llamada hospedero; sin embargo ocasionalmente las poblaciones de parásitos alcanzan tamaños a las que el hospedero muere (**Densidad Letal**).

Destaca en esta relación el hecho que el parásito obtiene sus recursos de uno o varios hospederos individuales durante su ciclo de vida, es decir, el ó los hospederos ofrecen el nicho ecológico que ocupa el parásito; se pueden enfatizar otros aspectos de la asociación, como la íntima relación a nivel fisiológico entre los participantes y la

dependencia del parásito sobre el hospedero, de tal forma que comúnmente se ocasiona algún tipo de daño; este término (**daño**) debe entenderse que implica un efecto nocivo en la reducción de la sobrevivencia y la reproducción, medido en la tasa intrínseca de crecimiento poblacional del hospedero.

Las características típicas de los parásitos involucran adaptaciones a esta forma de vida como la reducción de aparatos y órganos como el excretor y digestivo, la modificación de apéndices locomotores en estructuras de fijación y en el caso de parásitos internos la presencia de tegumentos externos resistentes a sustancias y enzimas digestivas; sobresaliendo el desarrollo notable del aparato reproductor que les permite una gran capacidad reproductiva iterópara y explosiva, que como veremos es una garantía para la viabilidad de que algunos individuos alcancen los estadios adultos y la madurez reproductiva (Fig. 1).

A pesar de lo que se cree, esta forma de vida peculiar es común en los ambientes naturales, aunque se visualizan principalmente por su importancia en la salud humana y en las especies de plantas y animales cultivados, en la naturaleza es más bien raro encontrar individuos que no alberguen a una especie de parásito, además las asociaciones son altamente específicas con rangos limitados de hospederos; por lo anterior May (1988) sugiere que si cada especie de vida libre sostiene por lo menos una relación con una

especie de parásito, el número de especies conocidas en la Tierra se duplicaría, huelga añadir que muchas especies de parásitos todavía permanecen desconocidas.

De acuerdo a Begon y Cols. (1986) es más fácil distinguir entre microparásitos, los cuales se reproducen en el interior de su hospedero, y los macroparásitos que más bien crecen en el hospedero (fuera ó dentro de él), multiplicándose en estadios infectivos que se liberan del hospedero para infectar otros nuevos, ya sea en células, cavidades ó estructuras externas.

Con esta perspectiva, la finalidad de esta nota es presentar los elementos básicos que permi-

tan entender la ecología parasitaria, enfocada principalmente a grupos de macroparásitos, ya que los microparásitos agrupan principalmente a organismos patógenos (hongos, bacterias, protozoarios) que poblacionalmente se analizan mejor mediante modelos epidemiológicos.

Entre los grupos principales de macroparásitos animales se encuentran los helmintos, grupo que incluye a los platelmintos como céstodos, tremátodos y monogéneos, y a grupos como los acantocéfalos, nemátodos, también se cuentan a los artrópodos como crustáceos (copépodos, balanos, isópodos), insectos y garrapatas, este modo de vida también se ha encontrado en vertebrados como peces (Love y Shirley 1993).

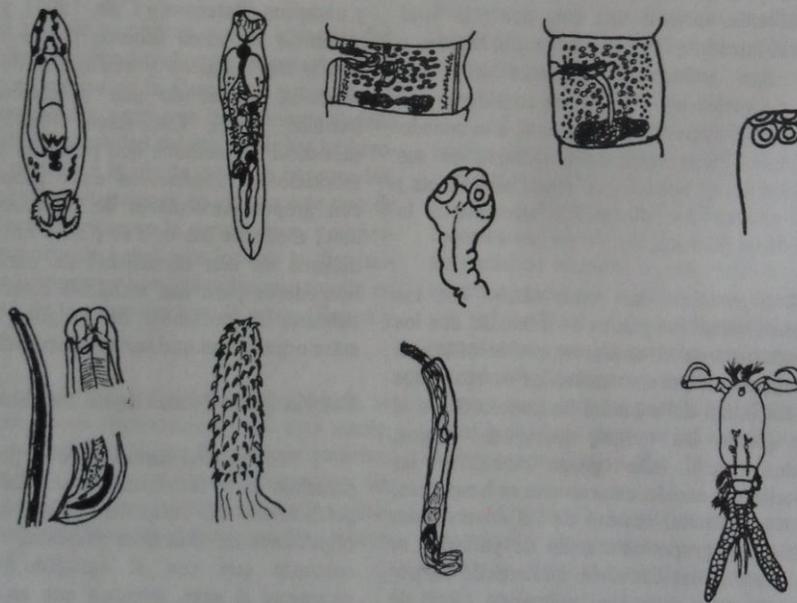


Figura 1. Diferentes morfologías de parásitos. a. Monogeneo *Gyrodactylus*, b. Digeneo *Cryptogonimus*, c. Céstodos c1. Proglótido maduro de *Proteocephalus pearsei*, c2. Escólex de *P. ambloplitis*, c3. Escólex de *P. coregoni*, c4. Proglótido maduro de *P. ambloplitis*, d. Región anterior, cefálica y posterior del nemátodo *Contracaecum* sp., e. Proboscis del acantocéfalo *Acantocephalus jacksoni*, seguido del macho *Leptorhynchus tectatus*, f. *Ergasilus* sp. copépodo parásito

El parasitismo, un enfoque ecológico.

Para el desarrollo de la teoría ecológica que explica el Parasitismo se tiene que marcar la diferencia esencial entre la forma de vida parasitaria y los organismos de vida libre, esta radica en los hábitats que ocupan, para los parásitos estos hábitats son organismos y este hábitat puede considerarse repetitivo en el espacio y el tiempo, pues los organismos de una especie determinada de hospedero ofrecen potencialmente las mismas características (p. ej. morfológicas y fisiológicas) que conforman el nicho del depredador y la única variación evidente se relaciona a las diferentes etapas del ciclo de vida del hospedero.

Cada hospedero es un ambiente heterogéneo para los parásitos o sea es una matriz de hábitats potenciales, aún una célula bacteriana es un ambiente variado para una partícula viral infectiva; el intestino, los ojos, la sangre, hígado, y páncreas son ambientes diferentes para los parásitos de vertebrados y se debe considerar que las diferentes especies de hospederos, aún cuando se relacionen filogenéticamente, difieren en sus propiedades (p. ej. morfología, dieta, hábitos, etc.) y estas pueden ser obstáculos que evitan la invasión de un parásito.

Los parásitos, tal como ocurre con los mutualistas, varían los grados de intimidad con los que interactúan en el ambiente que le ofrece el hospedero; en un extremo están, los ectoparásitos que se alimentan del material hospedero desde el exterior (como las pulgas, garrapatas, piojos, copépodos, etc.), este grupo comparte las experiencias del mundo externo con su hospedero, quien los aísla relativamente de las adversidades del medio; un grupo intermedio de parásitos se desarrolla en las cavidades de los hospederos, por ejemplo el tracto digestivo, pulmones, tubos de Eustaquio, etc., si bien no penetran en tejidos ó células del hospedero, están dentro de su ambiente; en el extremo final del espectro están los endoparásitos que ocupan directamente los tejidos y células del hospedero del cual dependen

estrechamente, los microparásitos y los helmintos son el ejemplo típico de este grupo.

Por su parte, el hábitat es ampliamente dinámico, en el se sobrevive si se tiene la capacidad de crecer (ya sea en número ó tamaño), si se es potencialmente reactivo, o sea que se pueda responder activamente a las modificaciones en el hospedero impuestas por la presencia del parásito mismo, resistiendo reacciones de tipo inmune inclusive; los hábitos del hospedero imponen condiciones que afectarán sin duda los patrones de transmisión del parásito en el transcurso de sus hábitats biológicos; todos estos elementos han derivado en patrones coevolutivos que por un lado permiten explicar la especificidad alta de esta asociación, las posibles relaciones de evolución filogenética entre taxones de hospederos y parásitos (Paterson y Cols. 1993), y de como la presencia de estos últimos puede reflejarse en rasgos morfológicos y etológicos de peso en la selección sexual de una población hospedera (Rennie, 1992); Cruz-Reyes (1993) señala la existencia de métodos que permiten distinguir las asociaciones filogenéticas entre grupos parásitos con grupos particulares de organismos de vida libre, mediante los que se puede obtener la edad máxima de una comunidad de parásitos y sus hospederos para una localidad determinada, que indicaría la existencia de antiguas asociaciones entre organismos que han coexistido en el tiempo.

Los Parásitos Como Objeto De Estudio

Un carácter llamativo de las poblaciones de parásitos es la distribución que presentan en las poblaciones de hospederos, en contraste los organismos de vida libre presentan tres patrones comunes que son el agregado, uniforme y raramente al azar, mientras que en el grupo se observa un patrón de sobreagregación ó hacinamiento, es decir muchos hospederos son ocupados por pocos o ningún parásito y son menos los hospederos que presentan una gran cantidad de parásitos (Fig. 2a y b).

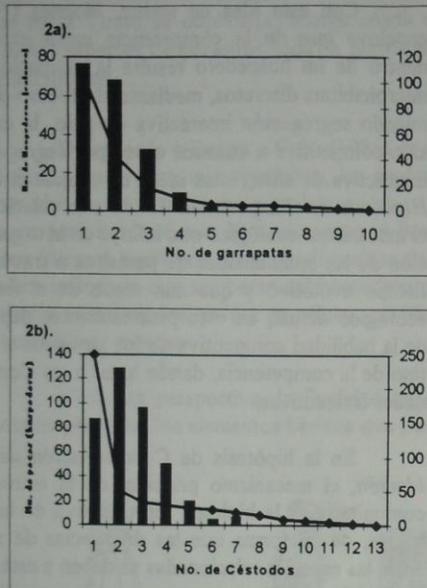


Figura 2. Distribuciones agregadas de parásitos sobre sus hospederos (puntos y curvas), comparados a distribuciones al azar presentadas en el histograma. (a). Las garrapatas *Ixodes trianguliceps* en el ratón silvestre *Apodemus sylvaticus* (de Randolph, 1975); (b) El céstodo *Caryophyllaceus laticeps* en la brema *Abramis abrama*. (Datos de Anderson, 1974).

En este tipo de poblaciones agregadas (ó sobredispersas según Crofton 1973), la densidad media de parásitos no es una medida muy útil para detectar este patrón, para estos casos el parámetro poblacional más usado es la Prevalencia de la infección, esta es la proporción o porcentaje de una población de hospederos infectados de un parásito infectado, es más útil en situaciones donde es difícil cuantificar a los parásitos (p. ej. bacterias, protozoos). Por otro lado, la severidad de la infección también se relaciona claramente al número de parásitos albergados, especialmente en el caso de macroparásitos; esta medida se denomina intensidad de infección e incluye a los hospederos no infectados.

Para estudiar a los parásitos se han considerado niveles de organización jerárquica que parten desde los individuos hasta las comunidades pasando por las poblaciones, Esch y Cols. (1975) reconocieron esta categorización, partiendo de distinguir que una especie de hospedero representa un hábitat para los parásitos que lo ocupan, y este se replica espacial y temporalmente en todos y cada uno de sus congéneres, por lo que las características estructurales y fisiológicas son equivalentes entre los organismos de la misma especie como un sitio de colonización para los parásitos, de tal forma que estos hábitats replicados serán distintos entre especies del mismo taxón genérico por sus evidentes diferencias morfofisiológicas, genéticas y etológicas.

Desde este punto de vista, es posible hacer una caracterización parasitaria a nivel poblacional para estimar parámetros y tendencias demográficas definiendo dos categorías de trabajo:

La *Infrapoblación* entendida como la población de un parásito encontrada en un hospedero individual, el siguiente nivel corresponde a la *Suprapoblación* que comprende a todos los individuos de una especie de parásito en un ecosistema, incluyendo a los miembros que se alojan en los hospederos definitivos, intermediarios y las fases de vida libre, este enfoque se ha enfrentado desde el principio de la década de los '80 a problemas de tipo metodológico, pues los métodos y técnicas conocidos no han permitido colectar y describir los estadios de vida parasitario en especies con ciclos de vida indirecto, ya que incluso muchos hospederos intermediarios permanecen desconocidos, haciendo poco factible completar la demografía de una especie de parásito.

De mediados de los años 80 a la fecha surgió la corriente que toma como objeto de estudio a las comunidades de parásitos (Holmes, 1973; Hair y Holmes 1975; Kennedy, 1978; Leong y Holmes, 1981; Kennedy, Bush y Aho, 1986), en este enfoque se toma en cuenta la fuerte correlación entre el parásito y su fuente de recursos que

es el hospedero y la característica de hábitat replicado ya comentada (Price, 1990), los niveles jerárquicos para el abordaje del estudio de las comunidades de parásitos son:

Infracomunidad: Es un concepto análogo al referido para infrapoblación, contempla a todas las poblaciones de parásitos dentro de un hospedero individual.

Componente de Comunidad: De acuerdo a Root (1973, citado por Holmes y Price, 1986) se entiende como un ensamblaje de especies asociadas con un microambiente, en el caso de parásitos todas las infracomunidades en una población de hospederos conformarían un componente de comunidad; se propone que este nivel jerárquico está determinado por la significancia de cualquier interacción entre parásitos dependiendo de la frecuencia en que ocurren, se ha recurrido al estudio de esta categoría debido a que es relativamente simple y moderadamente discreta, aquí podemos distinguir especies "núcleo" es decir, que son de ocurrencia frecuente y numerosas y especies satélite que presentan ocurrencia baja y son poco numerosas (Hanski, 1982).

Comunidad Compuesta: También es análoga a la noción de suprapoblación, Root (1973) la definió como una mezcla compleja de componentes de comunidad que interactúan a varios grados, como en una pradera, un bosque, un lago ó una escurrentia; a este nivel los intercambios de parásitos entre especies de hospederos se pueden investigar (Leong y Holmes, 1981).

El paradigma que rige el estudio de las comunidades de parásitos radica en la explicación de la colonización de los hábitats por parte de los parásitos, como un antecedente básico debe tomarse en cuenta el concepto de nicho de acuerdo al concepto clásico de Hutchinson (1957), recordando que en las interacciones parásito-hospedero este último provee los recursos necesarios para la sobrevivencia del parásito.

Con esta idea en mente, Holmes (1973) concluye que de la competencia entre especies dentro de un hospedero resulta la ocupación de microhábitats discretos, mediante el proceso denominado segregación interactiva de sitio, la exclusión competitiva o en otros casos por segregación interactiva de sitio, estas ideas se conjuntan en la *Hipótesis de Competencia* donde esta relación es el mecanismo ecológico que influye en la organización de las comunidades de parásitos a través del tiempo evolutivo y que aún actúa en el tiempo ecológico actual, en este planteamiento, depende de la habilidad competitiva de los parásitos el destino de la competencia, dando lugar a las Comunidades Interactivas.

En la hipótesis de *Concentración de Población*, el mecanismo principal de la estructura comunitaria es la biología reproductiva de las especies, de tal forma que las diferencias de nicho entre las especies relacionadas se deben a esta causa, Rohde (1979) argumenta que la ocupación de nichos estrechos es esencial para propósitos reproductivos, a su vez esto permite explicar la alta especificidad por sitio y por hospedero en varios grupos de parásitos.

Price (1980), observa que la vida parasitaria es mucho más especializada comparada a la vida libre, anota que los parásitos, principalmente por su tamaño y poca movilidad tienden a explotar hábitats de poca extensión, que los orientan hacia la especialización; aquí la colonización del hábitat está en función de procesos coevolutivos que provocan respuestas individuales a las condiciones del nicho e independientes de las otras especies, estas dos últimas hipótesis forman parte del concepto de *Comunidad Aislacionista*.

EL PAPEL ECOLÓGICO DE LOS PARÁSITOS

El papel de estos organismos depende en buena medida del efecto que ejerce en sus hospederos, como ya se dijo, el más obvio pero

menos común es la muerte del hospedero, como ocurre con los insectos parasitoides; los ejemplos que se citan a continuación los refiere Price (1990), empezando por considerar que las muertes de delfines *Stenella attenuata* son ocasionadas por la presencia del nemátodo *Crassicauda* sp. (Perrin y Powers, 1980) ó del hemíptero acuático *Hydrometra myrae* por la garrapata ectoparásita *Hydriphantes tenuabilis* (Lanciani, 1975), ambos son ejemplos claros de un efecto negativo letal.

También se puede hablar de efectos subletales, que implican una disminución de la aptitud ecológica, una muestra de esto es el decremento de la producción en cultivos domésticos (ya sea de plantas ó animales) por la presencia de parásitos; otros efectos ocurren en la disminución de la ingesta de alimento, la eficiencia digestiva y la capacidad de absorción, como ocurre con las larvas del nemátodo *Contraecaeum aduncum* en el hígado del bacalao *Gadus morhua* (Petrushevski y Shullman, 1961); esta pérdida de energía y de condición disminuida tiene efectos poblacionales que provocan una disminución en la habilidad competitiva del pez (Freeland, 1983), un aumento en la depredación y sobrevivencia de individuos jóvenes (Dunsmore, 1981); también ocurren efectos más agresivos sobre los aparatos reproductores de los hospederos, ya que los parásitos los castran ó atacan directamente los órganos de reproducción (p. ej. el nemátodo *Mammanidula asperocutis* destruyen las glándulas mamarias de las musarañas *Sorex* sp.), ya se mencionó que los parásitos que ocupan hospederos intermediarios suelen modificar la conducta de estos, haciéndolos susceptibles a la depredación por los posibles hospederos en los que continuarán el ciclo de vida.

Los parásitos también pueden ser mediadores de competencia, Barbehenn (1969) sugirió que los parásitos son "armas de competencia", basándose en el experimento clásico de Park (1948) donde competían especies de *Tribolium*, en ellos el esporozoario *Adelina* sp. tuvo un efecto inhibitorio en la reproducción y

sobrevivencia del competidor dominante, reduciendo las poblaciones de los competidores potenciales a niveles que permitieron su coexistencia.

Al respecto Cornell (1974) sugiere otros casos en los que la presencia de un parásito representa una ventaja más que un daño; Broekhuizen y Kemmers (1976) proporcionan un buen ejemplo con el conejo europeo *Oryctolagus cuniculus* quien mantiene en el estómago al nemátodo *Graphidium strigosum*, este es altamente patógeno a la liebre *Lepus europeus*, con la ayuda del verme los conejos desplazan a las liebres principalmente en las áreas boscosas donde las larvas del nemátodo encuentran requerimientos indispensables para sobrevivir en las fases de vida libre.

A diferencia de lo descrito en los casos anteriores, los parásitos pueden actuar como un factor de selección importante para el desarrollo de las asociaciones mutuales, Pierce y Mead (1981) describen una relación mutual facultativa en la que la larva de la mariposa *Glaucopsyche lygadamus* proporciona nectarios a la hormiga *Formica fusca*, esta como "pago" protege a la larva contra parasitoides y depredadores, cuando se excluye a las hormigas, las tasas de ataque y mortalidad a las larvas se duplican por parte de parasitoides braconídeos y tachinidos.

Otro caso lo describen Saukurathri y Holmes (1976); bajo condiciones de campo el oligoqueto comensal *Chaetoceros l. limnaei* reduce significativamente la invasión de caracoles competidores al infectarlos con miracidios y cercarias de tremátodos, dependiendo de su densidad estos afectan a los caracoles castrándolos y matándolos, el efecto benéfico se refleja por la mediación del oligoqueto en la competencia de los caracoles.

Aspectos de la regulación de las poblaciones de parásitos.

Los mecanismos de regulación poblacional en las poblaciones de parásitos dependen de los mecanismos de transmisión durante las diferentes etapas del ciclo de vida e implican el éxito de alcanzar a los hospederos indicados para que los diferentes tipos larvarios prosigan su crecimiento hasta alcanzar la madurez sexual en el hospedero definitivo, en este camino se deben superar las llamadas "barreras de invasión" que pueden ser de tipo ecológico (p. ej. las características fisicoquímicas externas e internas), los límites físicos impuestos por las superficies del hospedero, los mecanismos de intromisión hacia el aparato digestivo o hipodérmicamente (puede ser por un vector hematófago); otras consisten de factores fisicoquímicos y bióticos (p. ej. la morfología de órganos, sales biliares, concentraciones de Bióxido de Carbono, enzimas e incluso mecanismos de defensa inmunológica) que el parásito debe ser capaz de tolerar y sobreponerse hasta alcanzar los sitios adecuados en el cuerpo del hospedero.

Los parásitos invasores, normalmente no se establecen en el sitio de entrada, más bien migran a sitios preferidos en el interior o exterior del hospedero (por ejemplo el *larva migrans*), existen especies como *Polystoma integerrimum* quien parasita anfibios y utiliza diversos sitios durante su vida, como la vejiga, intestino y la cloaca; se reconocen tres patrones discernibles de movimientos una vez que el parásito ha invadido el cuerpo del hospedero; la primera actividad migratoria sirve para que el parásito se remueva del sitio de entrada hacia el órgano blanco elegido, donde residirá como una larva o como estadio adulto, durante estas migraciones frecuentemente ocurre el crecimiento y desarrollo del parásito, como sucede con los helmintos, la migración concluye con la maduración sexual del verme, se considera que la elección de las rutas y los órganos esta influida por procesos fisiológicos inherentes al hospedero que disparan el movimiento, cuando no es exitosa la colonización ó el hospedero es

inadecuado las larvas no alcanzan la siguiente etapa del ciclo de vida, ocupando las vísceras o la piel, vagando por estos tejidos ó en su defecto encapsulándose a la espera de un posible hospedero con las cualidades necesarias.

Contrasta este ciclo de vida con el que llevan a cabo los microparásitos, ya que por su especialización, estos solamente se sirven de un hospedero para desarrollar todo su ciclo de vida, al parecer los ciclos se relacionan con las estrategias de dispersión que siguen, pues mientras que el paso de un hospedero a otro significa una disminución de la sobrevivencia de estadios larvales y juveniles, con un retardo para alcanzar la madurez adulta, la dispersión rápida de los microparásitos depende de la disminución fisiológica extrema ó la muerte del hospedero ocasionándole daños severos, mientras que los macroparásitos con esta estrategia "cuidan" de la salud de los hospederos y en cierta medida garantizan un éxito relativo en la dispersión y reclutamiento posterior.

No se debe creer que el hospedero es una víctima propiciatoria de los parásitos, durante el desarrollo del hospedero también han evolucionado sistemas de defensa que ante una invasión parasitaria desencadenan reacciones en cascada locales y sistémicas mediadas por factores humorales en las que participan células especializadas llamadas fagocitos; la primera evidencia de respuestas se observa por la inflamación del sitio y por mecanismos efectores mediados por macrófagos y linfocitos T, además de procesos de respuesta de proteína de fase aguda y cascada del complemento. (Sher y Colley, 1989; Morales, 1995.)

En el sitio de infección ocurren reacciones locales que cumplen tres funciones: primero, limitan la migración del parásitos hacia otros tejidos, luego facilitan la acción de las células inflamatorias a los tejidos afectados, que finalmente desatan reacciones sistémicas que aceleran el metabolismo del hospedero.

El parasitismo, un enfoque ecológico.

El parásito evade estas respuestas en función de su etapa de desarrollo, lo cual representa una adaptación para sobrevivir en un medio inmunológicamente hostil dentro del hospedero; la duración en tiempo de una asociación puede ser un reflejo de las adaptaciones continuas en los sistemas de respuestas entre el parásito y el hospedero; como veremos después esta serie de causas y efectos producen los rasgos coevolutivos de la relación; la variedad de hábitats que ofrece el interior del hospedero es un número similar de escenarios antigénicos; por ejemplo el parásito unicelular *Toxoplasma gondi* induce respuestas de células CD4+TH1 y CD8, los helmintos pluricelulares del tracto digestivo provocan respuestas de células CD4+TH, en contraparte algunos parásitos evaden las respuestas de complemento e incluso utilizan factores derivados de estos para facilitar su entrada en las células del hospedero, se reconoce que varios factores de estos hacen factible la sobrevivencia del parásito una vez que ha invadido el citoplasma. (Sher y Colley, 1989; Mitchell, 1991).

Una de las explicaciones de las migraciones larvales del parásito en diversos órganos del hospedero radica en observarlas como una estrategia para evitar sitios de mayor rechazo a otros mas receptivos donde las características permitan la sobrevivencia e incluso etapas de espera como el enquistamiento.

Se pueden distinguir a nivel molecular 3 categorías de mecanismos evasivos de los parásitos, estos son:

a) *Enmascaramiento Antigénico*: consiste en la adquisición y presentación de antígenos del hospedero por parte del parásito, *Schistosoma mansoni* llega analogar moléculas de superficie del Complejo Principal de Histocompatibilidad (MHC) del hospedero, una variación del enmascaramiento es el mimetismo molecular debido a la presión selectiva del sistema inmune del hospedero, se puede asumir que algunos antígenos superficiales

mutantes del parásito se hayan seleccionado debido a su parecido con los componentes del hospedero. (Sher, 1992).

b) *Variación Antigénica*: este es el mecanismo evasivo mejor estudiado, son notables las diferencias estructurales en los principales epitopos superficiales; primeramente, entre distintas cepas de parásitos, la existencia de estas variedades promueve la supervivencia de otras especies de parásitos al permitir infecciones múltiples o prevenir el desarrollo de una inmunidad específica, como ocurre con *Taenia crassiceps* que presenta variaciones epitópicas de acuerdo a su estadio de desarrollo, a diferencia de *Plasmodium vivax* y *Trypanosoma cruzi* quienes los desarrollan una vez que ha concluido su desarrollo. (Cox y Liew, 1992).

c) *Recambio Antigénico*: se refiere a la capacidad que tienen algunos parásitos para renovar constantemente sus antígenos superficiales, evitando ser un blanco lo suficientemente visible para ser detectado como invasor dentro del hospedero; este mecanismo se ha favorecido en parásitos extracelulares que se enfrentan constantemente con las células del hospedero, los cisticercos de *Taenia solium* y *T. crassiceps* son un ejemplo de ello.

¿TIENE ALGÚN DESTINO EL PARASITISMO?

Aparentemente la respuesta radica en la palabra coexistencia, alrededor de este concepto existen evidencias a favor y en contra de una asociación neutral ó benéfica; en primer término es evidente que los parásitos ocasionan daños en los tejidos que ocupan o bien ocasionan efectos sinérgicos que propician infecciones por otros microorganismos en las zonas lesionadas; y por otro lado, la competencia causada por la utilización de los recursos buscados, consumidos y digeridos por el hospedero y que son factores claves en el desarrollo de los Parásitos.

El parasitismo, un enfoque ecológico.

Si los parásitos explotan severamente a sus hospederos, ellos se pueden autodestruir a través del efecto negativo sobre sus presas; por ello es común la creencia que los parásitos no dañan "tanto como pudieran" a sus hospederos (Roughgarden, 1975). Ishikawa (1988) establece que existe un proceso natural en el que la relación entre especies evoluciona del parasitismo al mutualismo a través del comensalismo, resumiendo el proceso con la frase "un enemigo de hoy es un amigo de mañana".

Ewald (1987) también señala que el parasitismo podría eventualmente evolucionar hacia el comensalismo y las relaciones comensales están vistas como material de primera línea para la evolución del mutualismo.

Yamamura (1993) indica que la primera pregunta a resolver es bajo que condiciones el parasitismo evoluciona hacia el mutualismo; este mismo autor y otros (Roughgarden, 1975; Matsuda y Shimada, 1992) proponen modelos para resolver este problema; en dichos modelos se parte de la suposición de una negociación entre la dureza de la explotación y la sobrevivencia del hospedero, el resultado principal de este modelaje es que el grado de mutualismo y el parasitismo no se pueden separar claramente como una dicotomía. En muchas relaciones simbióticas entre macroorganismos se podría aplicar en el caso que ellos fuesen mutualistas en algunos aspectos y son simultáneamente antagonistas en otros.

Hay algunos casos, en los que macro y microorganismos (ó incluso cuando ambos socios son microorganismos) se ayudan de una manera íntima y sorprendente. Law y Lewis (1983) revisaron varios casos de estos (por ejemplo termitas y protozoarios de tracto digestivo, o algas y hongos en líquenes), Margulis (1981) propuso que las células eucariontes evolucionaron de diferentes linajes de células procariontes, mediante relaciones simbióticas y considera que algunas partes de la célula eucarionte (mitocondria y cloroplastos) son restos transformados de células procariontes

independientes. Esto se puede observar como la última perfección del mutualismo. Los casos que se citan en el párrafo anterior, en los cuales ocurre un contacto íntimo prolongado pueden considerarse como un tipo de mutualismo facultativo. (Dickman, 1992).

Ewald (1987) y Yamamura (1993) sugieren que la transmisión vertical, definida como la transferencia directa de la infección a partir de un organismo parental a su progenie, es un factor clave para la evolución de un mutualismo benéfico para ambos socios; porque de entre los modos de transmisión, este es un proceso típico en las relaciones donde ocurre un mayor contacto entre especies mutualistas; Buchner (1965) describe relaciones de este tipo entre insectos y bacterias simbiotes, encontrando que en ellas ocurría una transmisión vertical de tipo transovárico principalmente; otro caso conocido sucede con protozoarios mutuales del tracto digestivo de termitas, donde los microorganismos son transferidos entre los individuos a través de la alimentación directa con heces. (Breznak, 1975).

Posiblemente lo que ocurrió en la historia evolutiva fue un conflicto alrededor de la tasa de transmisión vertical entre hospederos y parásitos; en el sentido evolutivo, un hospedero "no quiere" que sus parásitos infecten a su progenie, mientras que el parásito necesita del éxito de infectar a la progenie del hospedero.

Si el hospedero prosigue este conflicto para dominar la carrera evolutiva, las relaciones antagonistas entre el hospedero y el parásito continuarán. Por otro lado, si el parásito gana la carrera hasta alcanzar una tasa alta de transmisión vertical, no podría seguir explotando el hospedero tan severamente porque entonces su progenie vería limitadas sus expectativas de vida ya que la progenie del hospedero disminuiría en abundancia y capacidad de sobrevivencia.

Es necesario tomar en cuenta que los modeladores evolucionistas utilizan criterios

diferentes a los utilizados por los parasitólogos, y ya que no hay colaboraciones conjuntas, se pueden observar apreciaciones erróneas que no harían los parasitólogos.

Una crítica fuerte al respecto entre los ecólogos evolucionistas y los modeladores teóricos la expone Margulis: "ellos (los modeladores) están matematizando superficialmente, sin un entendimiento del proceso biológico, remueven la genética, física y bioquímica de los organismos y sin esto no tienen una base sólida para sus discusiones", añade que la virulencia de los parásitos se puede modificar con la alteración de variables ambientales como la luz, temperatura, etc.

Otros elementos que deben considerarse es que estas relaciones ocurren en parásitos con ciclos de vida directo, es decir, involucran una relación de un solo hospedero para todo el ciclo de vida del parásito; cabe preguntarse ¿qué ocurre con la tasa de transmisión vertical en ciclos de vida indirecto? y ¿cómo afectan las barreras ambientales, físico-químicas y morfológicas del hospedero al parásito y aún las respuestas de este hacia el hospedero?, consideramos que estas son parte de las hipótesis de trabajo que guiarán la investigación futura en este campo.

A partir de lo anterior, se proponen nuevas apreciaciones acerca del papel de los parásitos como agentes de cambio evolutivo en las poblaciones de hospederos; como se ha mencionado, se parte de considerar que la coevolución entre ambas poblaciones disminuye el antagonismo mutuo al paso del tiempo; entonces, si ocurre que el parásito asesina a su hospedero, la selección natural favorecerá la sobrevivencia de parásitos con virulencia moderada y de hospederos con capacidad para resistirlos, hasta el punto en que los parásitos lleguen a ser comensales, como ocurre con las bacterias de la flora intestinal humana; Anderson y May (en Rennie, 1992), precisan que si los parásitos no han desencadenado toda su agresividad es porque la dinámica de sus interacciones es considerablemente variable, añadiendo que de ello

surgen asociaciones parásito-hospedero con características particulares; ya sea que el parásito sea dañino, se vuelva comensal o aún mutualista, estos autores concluyen que si los parásitos atenúan su virulencia, esto no significa una predisposición hacia el mutualismo.

Considerando aspectos coevolutivos muchos biólogos tienden a observar las asociaciones depredador-presa como una "carrera armamentista" evolutiva, donde como ya se dijo, los parásitos luchan por sobrevivir y genera nueva progenie bajo la "vigilancia" adaptativa del hospedero con el fin de detenerlo; en esta carrera parecería que el parásito lleva todas las de ganar, ya que tiene tiempos generacionales más cortos, que implican adaptaciones rápidas ante un ambiente cambiante; pero los hospederos de ciclo de vida largo también tienen defensas inmunológicas que se modifican acordes a las nuevas variantes de los invasores.

Los parásitos pueden contraatacar haciendo enfermar a los hospederos e inclusive "apropiándose" de sus mecanismos de reproducción como ocurre con hongos ustilaginales y gramíneas y crustáceos saculínidos y jaibas; esta manipulación incluye la modificación de los hábitos del hospedero; estas conductas llamadas "erráticas" influyen en el éxito del parásito para alcanzar al siguiente hospedero de su ciclo de vida, como ocurre con la duela *Dicrocoelium dendriticum*, quien prácticamente provoca que su hormiga hospedera parezca una hoja de pasto que es consumida por la oveja en la que prosigue su desarrollo; Moore (1984) demostró que los anfípodos infestados con acantocéfalos modificaban sus hábitos haciéndolos presa fácil para peces y aves donde los vermes alcanzan la madurez sexual.

Por su parte, los hospederos compiten en esta carrera armamentista coevolutiva desarrollando armas secretas, algunos biólogos evolucionistas sospechan que una de estas armas puede ser un proceso natural cuya existencia se ha polemizado ampliamente: El Sexo.

Mucho se ha discutido acerca de las ventajas y desventajas del sexo (Gouyon y Cols. 1993), ya sea por ser un proceso de un alto costo energético y de baja eficiencia a corto plazo ante variaciones ambientales extremas; a su favor tiene que la recombinación genómica parental produce variantes que permiten una mayor posibilidad de adaptación ante dichas variaciones ambientales pero a largo plazo.

Hamilton y Col. (1990) argumentan que el sexo como mecanismo de reproducción sobrevive porque ofrece ventajas únicas a los hospederos en su lucha contra los parásitos, de acuerdo a esto, la recombinación de grandes bloques de información genética ayuda a diversificar las características de la progenie hospedera mas rápida y eficientemente que la mutación. Dicha progenie puede ser resistente a los parásitos que alojan sus padres, mientras que la progenie genéticamente idéntica a sus padres asexuales no puede tener la misma seguridad.

Estos autores también creen que el sexo ayuda a la población a de hospederos a retener la resistencia que temporalmente ha perdido su efectividad y que posteriormente puede ser útil nuevamente. En esta perspectiva, una población de parásitos generalmente se adaptará al tipo más común de hospederos presentes en la población, así los tipos de mayor y menor resistencia aumentarán y disminuirán hasta un punto de equilibrio con el tipo común, entonces la relación parásito-hospedero es ligeramente diferente a los mecanismos causa-efecto típicos de la "carrera armamentista" ecológica debido a que la resistencia del hospedero no necesita aumentar continuamente.

En experimentos con peces de la misma especie pero con reproducción sexual y asexual (parthenogenética), Vrijenhoek y Cols. (en Rennie, 1992) demuestran las ventajas antiparasitarias del sexo; los clones de los peces asexuales fueron parasitados con mayor frecuencia e intensidad por tremátodos, en los peces de reproducción sexual también ocurrió cuando la diversidad genética del

grupo disminuyó por causa del entrecruzamiento, pero cuando entraron al grupo otros peces reproductores el nivel de parasitismo declinó rápidamente.

Otra aportación la realizan Hamilton y Zuk (en Hamilton y cols. 1990), quienes observan que en gallináceas silvestres de Asia, las hembras eligen a los machos de mayor colorido y brillantez de plumaje, esto individuos no presentaron enfermedades ni infecciones parasitarias, por lo que los autores concluyen "si tu aparentas estar enfermo, tendrás problemas para conseguir pareja"

El enanismo de los machos de crustáceos parásitos puede ser una adaptación al modo de vida parasitario y se han detallado casos en los que copépodos parásitos denotan una fuerte adaptación a esta forma de vida; por su tamaño pequeño los machos no ejercen ninguna acción nefasta sobre el animal que los alberga y algunos de ellos quedan reducidos a una simple función de fecundación de las hembras; esta característica también se ha observado en isópodos y nemátodos, otro caso en vertebrados lo son los peces ceratiformes *Caulophryne* y *Edriolychnus*.

La disminución del tamaño en machos parásitos también presenta variaciones que van desde un dimorfismo sexual acusado donde la hembra es mucho mayor como *Philycthis xiphie* parásito de los canales mucosos del pez espada *Xiphias*, la hembra se ancla en el epitelio y el macho es móvil y puede fecundar a otras hembras; otro caso lo constituyen machos que viven fijados en los segmentos genitales de las hembras como *Acanthochondria triglae*, la hembra es unas trece veces mayor que el macho, en algunas especies emparentadas el macho carece de tracto digestivo y se alimenta de las excrecencias que la hembra produce en los sitios de fijación; los machos de *Pectenophilus ornatus* parásito de bivalvos del género *Pecten*, viven incrustados en una vesícula conectada a la bolsa incubadora de la hembra; en el extremo del enanismo masculino se encuentra en el parásito de las ascidias *Gonophysema gullmarensis* que

parásita ascidias, sorprende que el macho se inserta en las vías genitales de las hembras y el soma no es más que un testículo, este caso se denomina **criptogonocorismo**, en los parásitos esta es una tendencia hacia el hermafroditismo, ya que esta es una forma de reproducción requiere de poca inversión de energía y asegura una procreación importante, en los crustáceos parásitos (Bourguet y Cols. 1993); en peces, Parker (1992) encuentra que el enanismo de los machos como una característica dimórfica sexual obedece a la disminución de la competencia por parejas, en el caso de los parásitos, la reducción del tamaño permite minimizar el impacto trófico y patógeno ejercido sobre el huésped manteniendo una ventaja a largo plazo que no se alcanza en parásitos de reproducción asexual, garantizando la sobrevivencia del hospedero y la progenie del parásito.

Podemos concluir que el parasitismo es una relación donde el antagonismo entre el parásito y su presa se observa en los diferentes niveles de daño inferidos al hospedero, que existen mecanismos de neutralización que implican diferentes tipos de respuestas entre los participantes, que en muchas ocasiones enmascaran y dificultan la evidencia del daño, y finalmente, de la coevolución entre ambas poblaciones depende la permanencia de los efectos negativos del parásito ó bien un transcurso orientado hacia una relación de tipo comensal.

LITERATURA CITADA

ANDERSON R. M. 1974. Population Dynamics of the Cestode *Caryophyllaceus laticeps* (Pallas, 1781) in the bream (*Abramis brama* L.). *J. of Animal Ecology* 43:305-321.

BEGON, M. J.; HARPER L. & TOWNSEND. 1986. "Ecology: An Integrated Study of Plants and Animals". Blackwell Sci. Pubs. Oxford U. K.

BOURGUET D., LAMBERT A. y RENAUD F. 1993. El Insólito Enanismo de algunos Crustáceos Parásitos. *Mundo Científico* 13(136):560 - 562.

BREZNAK, J. A. 1975. Symbiotic relationships between termites and their intestinal microbiota. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 29:559-580.

BUCHNER, P. 1965. "Endosymbiosis of animals with Plant Microorganisms." Wiley Interscience, New York.

BUSH, A. O. y HOLMES, J. C. 1986. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: an interactive community. *Can. J. Zool.* 64: 142-152.

BUSH, A. O. 1986. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: patterns of association. *Can. J. Zool.* 64: 142-152.

CRUZ-REYES A. 1993. Parasitismo y Biodiversidad en el Reino Animal. *Rev. Mex. Soc. Mex. Hist. Nat. Vol. XLIV* Cap. I pp. 59-68.

DICKMAN, C. R. 1992. Commensal and Mutualistic interactions among terrestrial vertebrates. *Trend Ecol. Evol.* 7:194-197.

ESCH, G. W.; BUSH, A. O. y AHO, J. 1990. "Parasite Communities: Patterns and Processes". Chapman and Hall. London.

ESCH, G. W.; KENNEDY C. R.; BUSH, A. O. y AHO, J. H. 1988. Patterns in helminth communities in freshwater fish in Great Britain: Alternative strategies for colonization. *Parasitology* 96: 519-532.

EWALD, P. W. 1987. Transmission Modes and evolution of the parasite-mutualism continuum. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 503: 295-305.

GOUYON, P. H.; MAURICE, S.; REBOUD, X. y TILL-BOTRAUD I. 1993. El Sexo: ¿Para Qué? *Mundo Científico* 13(133):256-263.

HANSKI, I. 1982. Dynamics of regional distributions: The core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38:210-221.

HOLMES, J. C. 1973. Site selection by parasitic helminths: interspecific interactions, site segregation, and their importance to the development of helminth communities. *Can. J. Zool.* 51: 333-347.

HOLMES, J. C. y PRICE, P. W. 1986. Communities of Parasites. in D. J. Anderson y J. Kikkawa (eds.): "Community Ecology: Pattern and Processes." Blackwell Sci. Pub. London. 187 - 213.

ISHIKAWA, H. 1988. "Symbiosis and Evolution." Baihukan. Tokyo.

El parasitismo, un enfoque ecológico.

- KENNEDY, C. R. 1978. An analysis of the metazoan parasitocoenoses of the brown trout *Salmo trutta* from British Lakes. *J. Fish Biol.* 13: 255-263.
- KENNEDY, C. R.; BUSH, A. O. y AHO, A. M. 1986. Pattern in helminths communities: Why are birds and fish different? *Parasitology* 93: 205-215.
- LAW, R. y LEWIS, D. H. 1983. Biotic Environments and the maintenance of sex - Some evidence from mutualistic symbioses. *Biol. J. Linnean Soc.* 20:249-276.
- LEONG, T. S. y HOLMES, T. C. 1981. Communities of metazoan parasites in open water fishes of Cold Lake, Alberta. *J. Fish. Biol.* 18: 693-713.
- MARGOLIS L.; ESCH G. W.; HOLMES J. C.; KURIS A. M. y SCHAD G. A. 1982. The Use of Ecological Terms in Parasitology. *J. of Parasitology* 68(1):131-133.
- MARGULIS, L. 1981. "Symbiosis and Cell Evolution." Freeman Pub., San Francisco.
- MATSUDA, H. y SHIMADA, M. 1992. Cost-Benefit model for the evolution of Symbiosis. in: Kawanabe H., Cohen J. E. e Iwasaki K. (eds.): "Mutualism and Community Organization: Behavioral, Theoretical and Food Web Approaches." Oxford Univ. Press.
- MAY, R. M. 1988. How Many Species are there on Earth?. *Science* 214:1441-1449.
- MITCHELL G. F. (1991). Co-evolution of Parasites and adaptative immune responses. En: Ash C. y Gallagher R. B. (eds.): "Immunoparasitology Today." Elsevier Press, Cambridge. pp. A2-A6.
- MORALES M. J. (1995). Mecanismo de Evasión de la Respuesta Inmune por Parásitos. *Boletín de Educación Bioquímica BEB* 95 14(1):5-11.
- PARKER G. A. 1992. The Evolution of Sexual Size Dimorphism in Fish. *J. of Fish Biology* 41 (Suppl. B) :1-20.
- PATERSON, A. M., GRAY, R. D. and WALLIS G. P. 1993. Parasites, Petrels and Penguins: Does Louse Presence Reflect Seabird Phylogeny?. *Int. J. of Parasitology* 23(4): 515-526.
- PRICE, P. W. (1990): Host Populations as resources defining parasite community organization. in: Esch, G. W., BUSH, A. O. y AHO, J. (eds). "Parasite Communities: Patterns and Processes." Chapman and Hall. London. Cap. 2
- RANDOLPH S. E. 1975. Patterns of Distributions of the tick *Ixodes trianguliceps* Birula, on its host. *J. of Animal Ecology* 44:451-474.
- RENNIE J. 1992. Trends in Parasitology . *Living Together*. Scientific American. January p. 104-113.
- ROHDE, K. 1979. A critical evaluation of intrinsic factors responsible for niche restrictions in parasites. *Amer. Natural.*, 114:648-671.
- ROUGHGARDEN, J. 1975. Evolution of Marine Symbiosis - A simple cost-benefit model. *Ecology* 56:1201-1208.
- SHER A. y COLLEY C. (1989). *Immunoparasitology*. En: Paul W. E. (ed.): "Fundamental Immunology ". Raven Press, New York. pp. 957-983.
- SHER, A. (1992). Regulation of Immunity to parasites by T-cells and T-cell derived cytokines. *Ann. Rev. Immunol.* 10:385-409.
- YAMAMURA, N. 1993. Vertical Transmission and Evolution of Mutualism from Parasitism. *Theor. Pop. Biol.* 44(1):95-109.

Aceptado para su revisión: 6 de diciembre de 1995
Aceptado para su publicación: 6 de mayo de 1996