



Revista EDUCATECONCIENCIA.
Volumen 25, No.26
E-ISSN: 2683-2836
ISSN: 2007-6347
Periodo: enero- marzo 2020
Tepic, Nayarit. México
Pp. 111-135
Doi: <https://doi.org/10.58299/edu.v25i26.302>

Recibido: 21 de enero del 2020
Aprobado: 18 de marzo del 2020
Publicado: 20 de marzo del 2020

Ecomorfología: Una visión ecológica-adaptativa de la morfología de las especies en su comunidad

Ecomorphology: An ecological -adaptive view of species morphology in their community

Francisco Javier Hernández-Cadena

Universidad Autónoma de Nayarit, México.
Universidad Tecnocientífica del Pacífico S.C.
chescohernandezcadena@gmail.com

Elsa Jazmín Lugo-Gil

Universidad Tecnocientífica del Pacífico S.C.
México.
Jazzlg_8@hotmail.com

Edwin Gibran Batalla-González

Universidad Nacional Autónoma de México,
México.
edwin.batalla@st.ib.unam.mx

Jesus Ernesto Caravantes-Estrada

Universidad Tecnocientífica del Pacífico S.C.
Mexico.
caravan2593@gmail.com

Ecomorfología: Una visión ecológica-adaptativa de la morfología de las especies en su comunidad

Ecomorphology: An ecological -adaptive view of species morphology in their community

Francisco Javier Hernández-Cadena

Universidad Autónoma de Nayarit, México.
Universidad Tecnocientífica del Pacífico S.C.
chescohernandezcadena@gmail.com

Elsa Jazmín Lugo-Gil

Universidad Tecnocientífica del Pacífico S.C. México.
Jazzlg_8@hotmail.com

Edwin Gibran Batalla-González

Universidad Nacional Autónoma de México, México.
edwin.batalla@st.ib.unam.mx

Jesus Ernesto Caravantes-Estrada

Universidad Tecnocientífica del Pacífico S.C. México.
caravan2593@gmail.com

Resumen

Las especies logran coexistir a partir de diferentes estrategias que minimizan la competencia por los recursos, esto se debe a la diversidad de adaptaciones en la morfología de las especies. Las adaptaciones morfológicas están relacionadas al ambiente, por esto, la ecomorfología se encarga de estudiar y analizar estas relaciones, no obstante, es muy poca la literatura científica que aborda ecomorfología, pues en varios casos solo se hace una descripción de la morfología, sin abordar o inferir el papel que tiene esa estructura morfológica con el ambiente, la morfología tiene una relación estrecha con el nicho, interacciones entre especies. Por consiguiente, se optó por exponer la importancia de los estudios que abordan la morfología dentro de la ecología de comunidades.

Palabras clave: coexistencia; desplazamiento de carácter; simpatría; nicho

Abstract

Species are allowed to coexist due to various strategies that minimize competition for resources. This is due to the diversity in morphologic adaptations of species. Morphological adaptations are related to the environment, it is for this reason that ecomorphology has focused on studying and analyzing these relationships. However, there

is few scientific papers that address ecomorphology, since in many cases only a description of the morphology is made without any detail or comment on how certain morphological structures pertain to the environment. Morphology has a direct relationship with the niche, interaction between species. Because of this, it was decided on presenting the importance of studies that mention morphology in community ecology.

Keywords: coexistence; character displacement; sympatry; niche

Introducción

Las especies cuentan con una gran variabilidad de formas en su morfología (De Esteban-Trivigno 2011b; Werdelin y Wesley-Hunt 2014), y cada tipo de morfología muestra una relación con el hábitat de las especies (Karr y James 1975), no obstante, en las poblaciones de una misma especie se observa variación en la morfología (Brown y Wilson 1956; Brown 2003; Gannon y Rácz 2006; Morrone y Escalante 2012), estas variaciones morfológicas se conocen como morfotipos y dentro de las poblaciones son producto de diferentes procesos de adaptación que han sufrido las especies. Sin embargo, la morfología también se ve reflejada en el nicho de las especies debido a que estas se especializan a un hábito o a la obtención de un recurso de acuerdo a la correlación de su estructura morfológica (Duré 1999; Gannon y Rácz 2006; Trujillo y López 2014), las especies al contar con nichos diferentes originan una coexistencia entre ellas dentro de una comunidad (Gannon y Rácz 2006; Trujillo y López 2014). En la presente revisión se expone la importancia de los estudios que abordan la morfología dentro de la ecología de comunidades y como es que las estructuras morfológicas intervienen en diferentes procesos como la relación estructura/ambiente, coexistencia de especies.

Metodología

Se realizó una búsqueda de literatura correspondiente a la ecomorfología para elaborar el artículo de revisión, se tomó en cuenta que el contexto del uso del término de ecomorfología coincidiera con Karr y James (1975), ya que ellos acuñaron el término. Asimismo, se buscaron ejemplos de literatura en los cuales se haya estudiado la relación de alguna estructura morfológica y su función con el ambiente, esto para ayudar a entender el

papel fundamental de las adaptaciones morfológicas con su comunidad. Por ende, quedó de manifestó que la morfología de las especies es importante ya que en ocasiones define en las especies su nicho, competencias interespecíficas, desplazamiento de carácter, entre otros fenómenos los cuales a lo largo del tiempo pueden generar divergencia y procesos evolutivos.

La información recabada se empleó en el manuscrito para explicar que es ecomorfología, nicho, desplazamiento de carácter, desde la perspectiva de la morfología con un enfoque evolutivo con base en procesos ecológicos a nivel comunidad. Se utilizó el concepto ecológico de especie para desarrollar el manuscrito, asimismo, este concepto es afín al evolutivo (Morrone, 2013), una especie ecológica o ecoespecie es un linaje o grupo de linajes relacionados a un nicho ecológico y son mínimamente diferentes a otros linajes con los que se coexiste, esta definición afirma que las poblaciones naturales forman conjuntos discretos que se logran reconocer al nivel de especie debido a los diferentes fenómenos ecológicos y evolutivos que intervienen en la competencia de recursos.

Exponer las bases de estos temas es de utilidad, ya que suelen ser temas muy someros y subjetivos en la literatura, incluso en investigaciones científicas en algunas ocasiones la interpretación suele ser diferente.

Ecomorfología

Conceptos claves en las metodologías para el estudio de la ecomorfología

Existen diferentes términos que son utilizados en las metodologías que abordan a la ecomorfología, sin embargo, la definición de algunos términos puede ser confusa debido a la subjetividad que ha empleado cada investigador. A continuación, se describen algunos términos, Zapata *et al.* (2008), nombran morfogremios a los diferentes grupos observados en el morfoespacio. Werdelin y Wesley-Hunt (2014), llaman diversidad funcional a la variabilidad de formas presentes dentro de un morfoespacio, mientras que De Esteban-Trivigno (2011b), utiliza variabilidad morfológica como sinónimo de diversidad funcional. El término equivalentes ecológicos es empleado por De Esteban-Trivigno (2011b), donde

se refiere a que una especie actual es idéntica a una especie extinta en tamaño y función ecológica.

Ecomorfología y su importancia

Desde hace décadas los ecólogos se han planteado la interrogante si la morfología de las especies tiene alguna relación con el hábitat o microhábitat que usan las especies, así como con su conducta, alimentación y estrategias reproductivas. No fue sino en los años 70's que Karr y James (1975), acuñaron el término ecomorfología, el cual se define como el estudio de la relación entre la morfología de las especies con respecto al ambiente en el que ocurren. Es decir, esta relación pretende comprender el papel que el ambiente tiene sobre la morfología de las especies, a partir de procesos evolutivos que moldean la estructura final de los organismos.

A lo largo de su historia evolutiva las especies pueden sufrir modificaciones en su morfología, estos cambios son causados para adaptarse a diferentes presiones ambientales o interacciones ecológicas con otras especies, en dichas modificaciones existe una relación entre la forma de alguna estructura y el ambiente, no obstante, existen especies que no han sufrido modificaciones en su estructura a lo largo del tiempo, esto se debe a que no han tenido necesidad de cambiar ya que no presentan algún tipo de presión ambiental. Las modificaciones en la estructura morfológica, reflejan una correlación con las interacciones ecológicas (De Esteban-Trivigno 2011b), además esta relación permite describir y entender la estructura de las comunidades (Rodríguez-Flores y Stiles 2005). Las adaptaciones morfológicas explican el tipo de relación de las especies a la comunidad, sin embargo, la morfología no cambia a corto plazo y se encuentra bajo fuerzas de selección (Zapata *et al.*, 2008).

De Esteban-Trivigno (2011b), menciona que la ecomorfología va más allá de la forma, centrándose en el concepto de la biología del organismo, así como su entorno natural, mientras que la morfología funcional se encuentra basada solo en la descripción de la morfología sin inferir o determinar la relación con el medio.

Para dejar de manifiesto el contexto de morfología funcional se encuentra la investigación de Sánchez y Tóffolo (1996), en la cual mencionan la descripción de la estructura presente en diferentes braquiópodos (*Orthidium* sp., *Paralenorthis* sp., *Taphrorthis* sp., *Platystrophia fasciculata*, *Pomatotrema talacastoensis*, *Tritoechia inaequicostata*, *Taffia* sp., *Ahtiella* sp., *Sanjuanella* sp., *Leptella* sp., *Petroria rugosa elevata*, *Camerella* sp. y *Rugostrophia* sp.), es decir, describen un pedúnculo que les permite fijarse al sustrato y nombran los tipos de sustrato, sin embargo para hablar desde un enfoque ecomorfológico hace falta profundizar un análisis de como cada uno de los diferentes tipos de pedúnculos está relacionado a un determinado sustrato, así como el papel de la especie en el ecosistema.

Los estudios ecomorfológicos son de suma importancia, ya que con base en ellos es posible determinar de manera clara la relación de la estructura con el ambiente, así como el vínculo de esta con la comunidad. En especies extintas es difícil determinar su ecología, por lo que la ecomorfología es de gran ayuda dentro de la paleontología (Bargo y Vizcaíno 2008; De Esteban-Trivigno 2011b).

Estos estudios proporcionan el material necesario para conocer la diversidad de los hábitos de las especies y en particular se pueden hacer inferencias sobre las especies que se conoce poco respecto a sus hábitos, a nivel de especie la ecomorfología es útil para deducir información sobre la historia natural (Medellín 1991). En lo que respecta de la ecomorfología a nivel comunidad, estos trabajos ofrecen información sobre cuántos y cuáles grupos se encuentran en ella, aunque este tipo de información no es suficiente para entender todo el ensamblaje de la comunidad resulta útil para determinar las relaciones entre especies, por ejemplo, si la comunidad presenta varias especies en el morfogremio herbivoría/frugívora se relaciona que existe una variedad de especies presa que abastecen al morfogremio mencionado.

Para realizar un estudio ecomorfológico se debe de tener cuidado en la elección de la estructura a analizar, esta debe mostrar alguna relación con el hábitat. Por ejemplo, Medellín (1991) menciona que en los mamíferos los caracteres craneales y dentales revelan

gran información del hábitat y de la dieta, esto debido a la correlación que existe entre los caracteres craneales y dentales con los tipos de hábitat y dieta, por lo que estas estructuras muestran las diferencias de los hábitos y tipo de alimentación de los mamíferos.

Para entender la estructura funcional de la comunidad y el reparto de recursos entre las diferentes especies se ha empleado la estadística multivariada, ya que la ecomorfología comprende la integración de varias variables para poder describir la relación de estos fenómenos, en análisis multivariados los datos se separan en grupos que son visualizados en un morfoespacio. Autores como De Esteban-Trivigno (2011a; 2011b), Werdelin y Wesley-Hunt (2014), llaman morfoespacio a un universo multivariado donde se representan los taxones a partir de las diferencias o similitudes que presentan respecto al total de variables analizadas.

Estas técnicas apoyadas en la creación de un morfoespacio son de gran utilidad para entender la estructura de una comunidad y el reparto de recursos entre las diferentes especies (Zapata *et al.*, 2008) Asimismo, estos análisis ecomorfológicos no se limitan al estudio de especies actuales, ya que se puede explorar datos de especies extintas, por lo tanto, estas metodologías se han convertido en una herramienta útil en paleontología al interpretar la ecología de especies extintas y al realizar comparaciones de especies extintas con especies actuales (De Esteban-Trivigno, 2011a; 2011b); sin embargo, al estudiar especies actuales estos tipos de análisis deben de ser corroborados en campo, debido a que algunas veces se presentan especies que son difíciles de determinar a cual morfogremio pertenecen, esto en relación a su dudosa posición en el universo multivariado.

La variación morfológica juega un papel clave en la adaptación al ambiente, para entender mejor esta relación ambiente/morfología se han realizado estudios de ecomorfología a diferentes niveles, no obstante, desde nuestra visión la morfología se enfoca en tres niveles, el primero de ellos son los estudios en los cuales se evalúa la morfología interna que conserve caracteres diagnósticos del taxon de estudio, por ejemplo a partir de cráneos y con base en ellos suelen agruparse las especies con características similares a su forma y relación con el ambiente (Medellín 1991; Zapata *et al.*, 2008; De

Esteban-Trivigno 2011a, 2011b; Werdelin y Wesley-Hunt 2014), este tipo de estudios permite conocer información sobre el tipo de hábito alimenticio de las especies, así como la diversidad funcional de los taxones (Fig. 1).

En el segundo nivel se evalúa la morfología externa (tamaño y forma) de las especies, ya que se puede medir alguna extremidad o estructura (Gannon y Rácz 2006; Borja *et al.*, 2008). Los estudios de este tipo son importantes para determinar estrategias de forrajeo, formas de vuelo, migración, conducta de las especies.

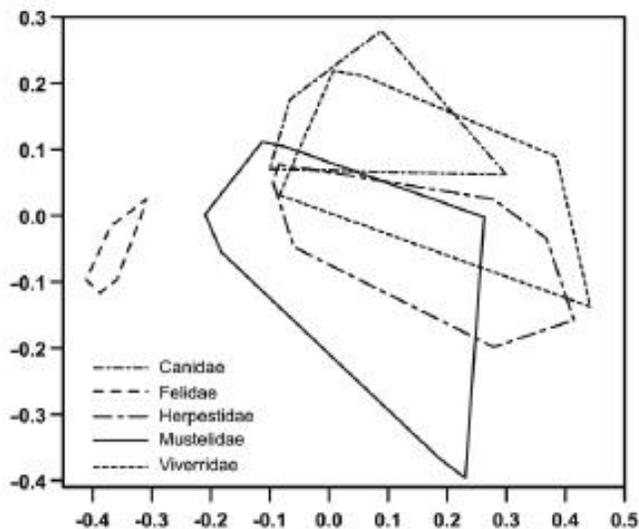


Figura 1. Diversidad funcional de cinco Familias del Orden Carnívora en un morfoespacio, tomado de Werdelin y Wesley-Hunt (2014).

Por último, los estudios del tercer nivel son históricos, ya que se basan en la variación de una o bien de varias especies a lo largo del tiempo. Sin embargo, hace algunos años se mencionó que eran pocos los estudios que realizaban comparaciones de las variaciones morfométricas de una especie a través del tiempo (Lorenzo *et al.*, 2004). Este tipo de estudios ecomorfológicos evalúan las diferencias morfológicas de una especie en un lapso de tiempo lo cual permite saber los cambios en la morfología de la especie en relación

a las presiones ambientales que ha sufrido a lo largo del tiempo, por ejemplo Lorenzo *et al.* (2004), estudiaron la variación craneal de la liebre *Lepus flavigularis* a partir de ejemplares colectados desde 1869 hasta 2001, el análisis morfométrico demostró diferencias en el tamaño craneal a través del tiempo, estas diferencias son el resultado de procesos evolutivos que sufren las poblaciones al adaptarse a los cambios ambientales, las estructuras que mostraron diferencias a lo largo del tiempo están relacionadas a la alimentación y olfato por lo que se infirió que esta especie se ha adaptado a los cambios ambientales, como en este caso lo son la pérdida y fragmentación de su hábitat. Estos cambios craneales son el reflejo de cómo actúa el proceso de la evolución en las poblaciones de *Lepus flavifularis* para adaptarse a los cambios que ha sufrido su hábitat a lo largo del tiempo (Lorenzo *et al.*, 2004).

En los estudios ecomorfológicos se pueden abordar tanto especies actuales como especies extintas, algunas investigaciones como las de Zapata *et al.* (2008), De Esteban-Trivigno (2011a, 2011b), Werdelin y Wesley-Hunt (2014), abordan ambas especies. La finalidad de este tipo de estudios es poder inferir el ambiente de las especies extintas, conocer la función que desarrollaban en la comunidad, además, de realizar una comparación entre especies actuales y sus especies hermanas extintas, esto con el propósito de determinar si existe alguna similitud de morfología/ambiente. Estos estudios también proporcionan información para determinar que taxón es el que contiene una mayor diversidad funcional (Werdelin y Wesley-Hunt 2014).

Las estructuras morfológicas en su forma y tamaño son determinantes para la adaptación de una especie con el ambiente, donde puede llevar a la especialización a hacia un tipo de recurso, un ejemplo es el aparato masticador de los mamíferos. Este aparato se ha convertido en pieza clave para entender, comprender y analizar los hábitos alimenticios de las especies de mamíferos (Medellín 1991), esto se debe a características como la fuerza necesaria que ejercen los músculos masetero y temporal para romper o desgarrar o triturar el alimento; asimismo, la estructura de los dientes, el tamaño de la mandíbula y el desarrollo de los procesos angular y coronoides asumen un papel fundamental en la alimentación de estas especies (Medellín 1991; Zapata *et al.*, 2008; De Esteban-Trivigno

2011a, 2011b; Werdelin y Wesley-Hunt 2014), debido a todas estas variaciones en esta estructura muchas especies se han especializado en un tipo de dieta, ya sea herbívoro, carnívoro, insectívoro, entre otros.

¿Pero qué relación tienen las características del aparato mandibular de los mamíferos con el tipo de dieta? Supongamos que tenemos un gradiente de mamíferos con los nichos tróficos de herbívora-frugívora-insectívora-omnívora-carnívora, en un extremo se encuentra el nicho trófico de herbívora en el cual se encuentran especies que no presentan incisivos desarrollados ni el músculo temporal fuerte ya que no necesitan jalar o desgarrar, sus molares están desarrollados los cuales cumplen la función de triturar o moler el alimento (hojas) y el músculo masetero presenta una gran fuerza debido a que la actividad de triturar el alimento se encuentra en la parte inferior de la mandíbula, no obstante, en el extremo opuesto de este gradiente los carnívoros no presentan molares y el músculo masetero desarrollados, este nicho trófico tiene incisivos desarrollados y una gran fuerza en el músculo temporal los cuales le permiten a la especie desgarrar o cortar la carne y la fuerza necesaria para jalar hacia atrás el alimento respectivamente (Fig. 2), dentro de todo este gradiente los nichos frugívoros, omnívoros e insectívoros están de forma intermedia. Estas diferencias y gradiente se pueden apreciar claramente en un morfoespacio (Fig. 3).

A partir de las diferencias morfológicas, no solo se puede saber que adaptaciones tuvieron para cada tipo de dieta, sino que a partir del tipo de alimento que consume cada especie se pueden hacer inferencias sobre su distribución en un tipo de hábitat, tal es el caso de la investigación de De Esteban-Trivigno (2011a), la cual menciona que en el morfoespacio de varias especies basado en su dieta existe una correlación con la forma del hábitat (abierto, praderas; mixto; y cerrado, bosques) (Fig. 4).

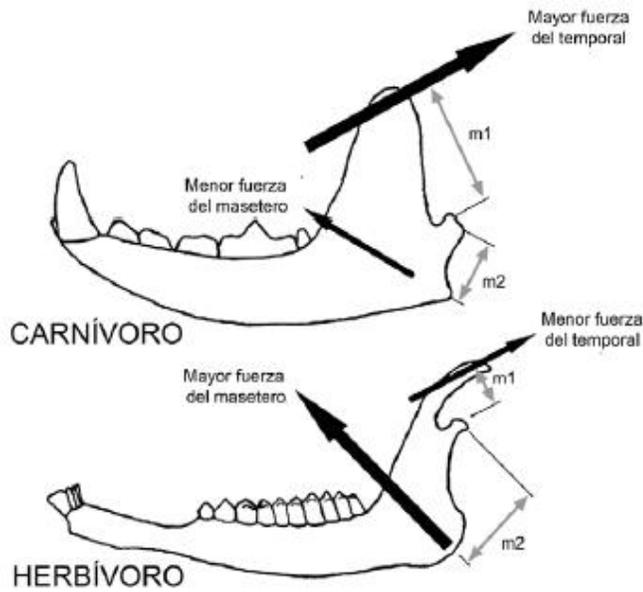


Figura 2. Forma de la mandíbula de xenartros herbívoros y carnívoros, tomado de De Esteban-Trivigno (2011b). En ella se muestran las modificaciones de cada estructura de los maseteros con relación al tipo de dieta.

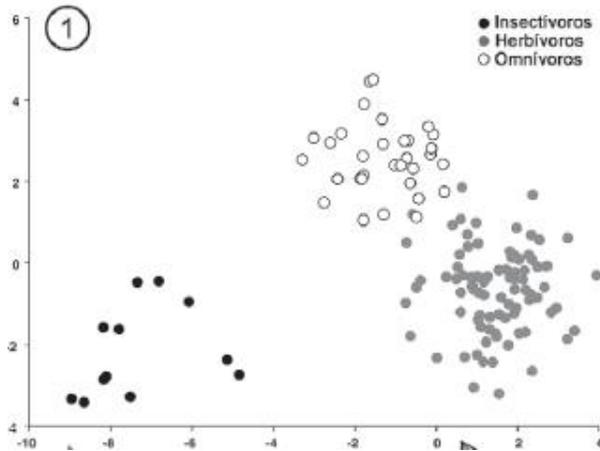


Figura 3. Morfoespacio de diferentes especies de mamíferos basado en características del aparato masticador, se observa la separación de las especies con respecto a los tres tipos de dieta, insectívora, herbívora, omnívora, tomado de De Esteban-Trivigno (2011b).

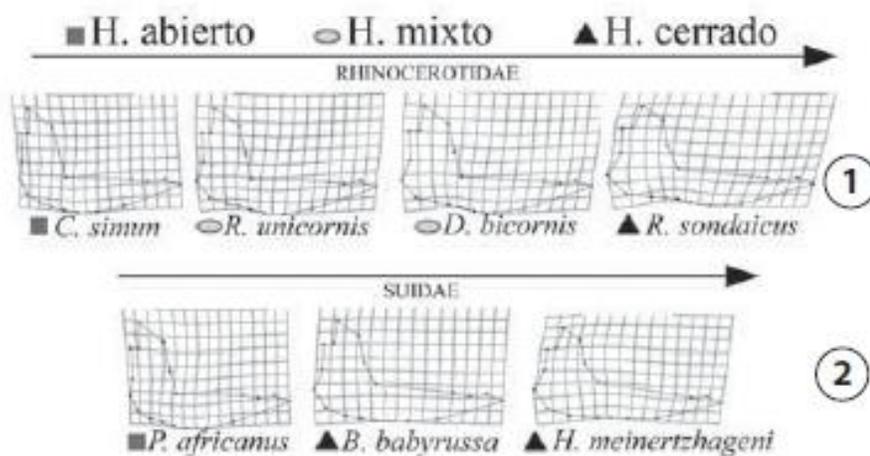


Figura 4. Gradiente del cambio morfológico visualizado en una gradilla de deformación basada en los morfoespacios de cada especie, tomado de De Esteban-Trivigno (2011a). Cuadros grises: hábitat abierto, óvalos grises: hábitat mixto, triángulos negros: hábitat cerrado. 1) Ejemplo del gradiente morfológico con especies de la Familia Rhinocerotidae, 2) ejemplo del gradiente morfológico con especies de la Familia Suidae.

Como ya se habló anteriormente la importancia de la ecomorfología en la ecología, los diferentes tipos de estudios morfológicos, y sus implicaciones ayudan a entender los hábitos de las especies, ¿existe alguna implicación o relación para considerar la ecomorfología dentro de la conservación de las especies? Si, los estudios ecomorfológicos revelan la variabilidad de formas de las especies (De Esteban-Trivigno 2011b; Werdelin y Wesley-Hunt 2014), no obstante, esta diversidad de formas en las especies queda de lado en la conservación, ya que los planes de conservación de las especies que se sugieren hacia una región se elaboran con base en la riqueza de las especies (todas las especies tienen el mismo valor), endemismo (número de especies endémicas), vulnerabilidad (amplitud del rango de distribución, cantidad y tamaño de las poblaciones y estado del hábitat de las especies) y en los últimos años la filogenia de las especies (origen común de las diferentes

especies) ha comenzado a enfocar sus estudios hacia la conservación (Morrone 2013). Sin embargo, no existe ningún criterio que conserve la diversidad morfológica de las especies, por lo tanto, es necesario tomar en cuenta los análisis ecomorfológicos en los cuales se revele la diversidad funcional (Fig. 1), ya que cada tipo de morfología tiene una función diferente y representa el proceso histórico de adaptación, así como las interacciones ecológicas hacia un determinado hábitat.

El mal uso del término ecomorfología

A pesar de que varios autores en sus trabajos abordan el término ecomorfología tomando en cuenta la relación de la forma con respecto a las interacciones ecológicas que realizan las especies (Wainwright 1991; Medellín 1991; Gannon y Rácz 2006; Zapata *et al.*, 2008; Borja *et al.*, 2008; De Esteban-Trivigno 2011a, 2011b; Werdelin y Wesley-Hunt 2014), existen trabajos como el de Rengifo *et al.* (2015), donde se confunde el término ecomorfología, el uso del término recae en el título de su investigación, este trabajo a partir de diferentes variables morfométricas muestra las diferencias de las especies y además se observa la preferencia del sustrato de cada una de las especies de *Anolis*; sin embargo, esta investigación no relaciona la forma de alguna estructura con la interacción de las especies a la comunidad, es decir, los diferentes resultados morfométricos con la correspondencia de cada uno de los sustratos, para que este trabajo pueda hablar de relaciones ecomorfológicas se necesita un análisis más profundo que pueda determinar si alguna variable tiene relación al tipo de sustrato.

Relación nicho/morfología

Las características tróficas de las especies presentan relación con sus condiciones morfológicas. Duré (1999), menciona que las características tróficas son esenciales para explicar la dinámica y organización de las especies dentro de una comunidad. Por lo tanto, al ser la morfología fundamental para entender las condiciones tróficas se puede inferir que la morfología también juega un papel importante en la organización de las especies dentro de una comunidad.

La gran diversidad morfológica que presentan las especies permite la coexistencia entre ellas lo cual genera que tengan diferentes hábitos; asimismo, necesitan diferentes recursos y estrategias de forrajeo, esto les otorga un rol funcional diferente entre ellas, de acuerdo a Solari *et al.* (2020), el rol funcional es la caracterización del nicho y rol trófico de cada especie. Es decir, la variedad morfológica junto a otros factores (como estrategias de forrajeo, lugares de refugio, entre otros) promueve que las especies tengan diferentes nichos lo cual reduce la competencia interespecífica y brinda una coexistencia (Trujillo y López 2014).

Un componente que origina la coexistencia de las especies es la especialización a un tipo de recurso, lo cual concentra a las especies en diferentes grupos, por ejemplo en la dieta de los murciélagos, existen especies en la que su dieta está basada en insectos, en otras especies su dieta se basa en frutas, esto reduce la competencia seleccionando grupos hacia distintos recursos; sin embargo, ¿por qué las especies que están dentro de un grupo que aprovecha el mismo tipo de recursos no se encuentran en competencia entre ellas, por ejemplo el grupo de los murciélagos insectívoros? Esto es debido a la morfología y hábitos de cada una de las especies insectívoras, lo cual provoca preferencias sobre el tipo de presas, es decir, los murciélagos que presentan una mandíbula pequeña solo pueden alimentarse de insectos pequeños, mientras que murciélagos con una mandíbula más grande tienen un mayor rango en cuanto al tamaño de los insectos presa, otro factor determinante son los hábitos, aunque dos especies se alimenten de insectos pequeños la estrategia de forrajeo es esencial para reducir la competencia, especies de murciélago con gran superficie alar tienden a volar en ambientes despejados mientras que especies con menor superficie alar lo hacen en ambientes cerrados (Gannon y Rácz 2006). El conjunto de características morfológicas como lo son el tamaño de la mandíbula y la superficie alar en este ejemplo ocasionan que las especies tengan nichos diferentes dentro de una misma comunidad (Gannon y Rácz 2006), lo cual provoca una coexistencia entre las especies.

Además, cada una de las variables ocasionadas por la morfología influye en el nicho, ¿cómo la morfología puede condicionar el nicho? Recordemos que de acuerdo a la definición de Hutchinson el nicho es un universo multivariado y cada una de sus variables

puede ser representada en un plano cartesiano (Núñez *et al.*, 2008), entonces retomando el ejemplo anterior tenemos las variables tamaño de presa y ambientes de vuelo las cuales son causadas por la mandíbula y la superficie alar respectivamente, estas variables si bien forman parte del nicho de las especies, no obstante, hay que tomar en cuenta que la dimensión del nicho de una especie está compuesta por variables de diferente origen (morfológicas, ambientales, ecológicas, entre otras). Las estructuras de la morfología contribuyen a determinar las variables del nicho (Duré 1999), y a su vez las variables son importantes para conformar el tamaño del nicho; asimismo, las especies se distribuyen donde se encuentran las variables adecuadas para realizar su nicho.

Sin embargo, Duré (1999), menciona que la coexistencia de especies que tienen nichos similares se puede correlacionar con tres interacciones primordiales en las especies: a) las especies utilizan diferentes hábitats o microhábitats (uso del espacio en el ambiente), b) ingieren diferentes alimentos, c) se encuentran activas en tiempos distintos, no obstante, desde nuestra perspectiva las dos primeras interacciones que Duré (1999), considera básicas dependen de la morfología, retomando el ejemplo de los murciélagos se puede explicar la relación de las dos primeras interacciones con la morfología, dos especies de murciélagos del género *Myotis* coexisten en una región pero tienen preferencia hacia hábitats diferentes, esto se debe a la superficie alar de ambas especies, las especies con alta superficie alar se encuentran en hábitats abiertos mientras que las que tienen una baja superficie alar se encuentran en hábitats cerrados (Gannon y Rácz 2006), este es un claro ejemplo de cómo el tipo de ambiente o espacio que utilizan las especies condiciona la morfología; la segunda interacción que propone Duré (1999), también puede ser explicada con el mismo ejemplo, murciélagos con mandíbula más grande pueden depredar un mayor rango de insectos que los murciélagos con mandíbula pequeña, el tamaño de la mandíbula está correlacionado con el tipo de recursos alimenticios, estos recursos entre ambas especies no son los mismos debido a que una especie al contar con la mandíbula más grande tiene una mayor amplitud de recursos que explotar lo cual reduce la competencia entre especies (Gannon y Rácz 2006). Por lo tanto, queda de manifiesto la importancia de la morfología en el ensamblaje de las comunidades.

Así como existe una relación entre la morfología y el nicho, ¿existirán más relaciones? ¿en realidad la morfología es importante para entender la coexistencia y el nicho de las especies? En muchas ocasiones el nicho es fundamental para entender la coexistencia, la competencia y repartición de recursos alimenticios entre las especies que se encuentran en un espacio y tiempo, hay que recordar que en muchas ocasiones la morfología constituye parte primordial de la estructura del nicho al delimitar ciertas variables de este, si bien no lo hace en su totalidad es parte fundamental de él. El nicho de las especies es de gran utilidad para entender la coexistencia y competencia de las especies, las variables morfológicas en conjunto con variables de otros tipos conforman el nicho de las especies y como se expuso en los ejemplos anteriores de como la morfología de los murciélagos explica estos fenómenos ecológicos, entonces ¿en realidad es la morfología la que explica la coexistencia y competencia de las especies? Con base en la morfología Lou y Yurrita (2005), y Gannon y Rácz (2006), explican la coexistencia y reparto de recursos de diferentes especies de murciélagos, no obstante, las especies entre más similares sean morfológicamente tienden a tener nichos más idénticos. Sin embargo, si sus nichos son similares ¿qué ocasiona el reparto de recursos? Debido a las semejanzas morfológicas que las especies muestran se originan nichos similares, no obstante, la selección natural comienza a actuar sobre individuos y así conducir a una segregación de nichos la cual reduce la competencia por los recursos (Duré 1999), al presentarse una segregación de nichos las especies que poseen características morfológicas y ecológicas similares comienzan a separar sus hábitos lo cual produce un reparto de recursos.

Desplazamiento de carácter

Coexistencia por desplazamiento de carácter

De acuerdo con lo propuesto por Brown y Wilson (1956), Brown (2003), y Morrone y Escalante (2012), el desplazamiento de carácter ocurre cuando dos especies muy relacionadas presentan un solapamiento entre ellas en algún espacio de su rango de distribución, es decir, son simpátricas. Las poblaciones simpátricas de una especie muestran diferencias respecto a la morfología de las poblaciones alopátricas (Brown y Wilson 1956;

Morrone y Escalante 2012). De acuerdo a Brown (2003), las diferencias presentes en poblaciones simpátricas respecto a las poblaciones alopátricas reflejan los distintos usos de los recursos lo cual reduce la competencia interespecífica y promueve la coexistencia entre especies lo cual con el lapso del tiempo puede ocasionar diferentes fenómenos evolutivos en las poblaciones simpátricas que presenta la especie a lo largo de su distribución.

Las especies que son simpátricas al coexistir en algún punto de su distribución compiten por algún recurso y son más divergentes, (Brown y Wilson 1956; Brown 2003), es decir, el desplazamiento es de una población a la otra en uno o varios caracteres (Brown y Wilson 1956). Entre los caracteres que pueden presentar estos cambios son los morfológicos, ecológicos, comportamiento y fisiológicos (Brown y Wilson 1956; Brown 2003).

Para determinar si en realidad existe o no un desplazamiento de carácter es importante comparar las poblaciones de la especie que se encuentran dentro de las zonas simpátricas con las poblaciones que están fuera del área de simpatría (alopátricas), ya que estas últimas pueden funcionar como controles (Brown y Wilson 1956), si las poblaciones alopátricas presentan diferencias en algún carácter a las poblaciones que están en simpatría se puede decir que existe un desplazamiento de carácter, debido a que la competencia por el recurso llevó a las poblaciones simpátricas a modificar alguna estructura para poder coexistir.

¿El desplazamiento de carácter conlleva a la evolución?

Sí bien la morfología de las especies se encuentra especializada hacia cierta función e interacción en el ambiente que les permite existir en un tiempo determinado (Wainwright 1991; De Esteban-Trivigno 2011a, 2011b), ¿en realidad el desplazamiento de carácter puede ser considerado como uno de los procesos que dan origen a la evolución?

Se sabe que el desplazamiento de carácter permite la coexistencia de las especies (Gannon y Rácz 2006), debido a que este proceso reduce la competencia entre ellas, no obstante, para dicha reducción en la competencia interespecífica anteriormente tuvo que

ocurrir una competencia entre las especies por el recurso (Brown y Wilson 1956), lo cual con el tiempo originó lo que conocemos como desplazamiento de carácter modificando algunas características de su morfología (Brown y Wilson 1956), o reduciendo el número de fenotipos de alguna población de las especies simpátricas, todo esto promueve un reparto de los recursos entre ambas especies para que exista una coexistencia. Esta idea evolutiva sobre desplazamiento de carácter involucra varios procesos como selección natural y especiación, los cuales llevan a la divergencia de las especies, a continuación, se discute un ejemplo hipotético sobre como el desplazamiento de carácter puede producir una divergencia.

Supongamos que existen dos especies de escarabajos (A y B) estas presentan algunas poblaciones que son simpátricas (Fig. 5); sin embargo, la especie A presenta dos fenotipos diferentes de pinzas (grandes y pequeñas) en sus poblaciones y la especie B tiene solo un fenotipo de pinzas (grandes). En la zona de simpatría los individuos de la especie A con pinzas grandes se encuentran en competencia con los individuos de la especie B debido a que el tipo de pinza es fundamental en cortar, aplastar y triturar el alimento, no obstante, los individuos de la especie A con pinzas pequeñas no están en competencia, ya que al contar con pinzas pequeñas pueden cortar, aplastar y triturar otros alimentos que los individuos de pinzas grandes no pueden. Con el paso del tiempo los individuos de la especie B al ser más fuertes desplazan a los individuos de la especie A con pinzas grandes; sin embargo, los individuos de la especie A con pinzas pequeñas que presentan un fenotipo diferente no están en competencia, por lo tanto no son desplazados, es decir, en la especie A se tienen los fenotipos de pinzas grandes y pequeñas, pero las poblaciones simpátricas solo presentan el fenotipo de pinzas pequeñas; esto se debe a la selección natural, la cual es un mecanismo que selecciona a los individuos con un fenotipo en un determinado ambiente, dichos individuos seleccionados seguirán dejando como descendencia el fenotipo seleccionado (Morrone y Escalante 2012).

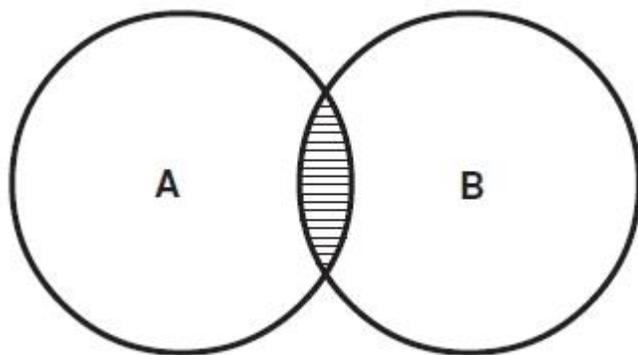


Figura 5. Modelo de especiación simpátrica, tomado de Morrone (2000), Morrone (2013). Especie A, escarabajo con dos fenotipos de pinzas (grandes y pequeñas); especie B, escarabajo con un fenotipo de pinzas (grandes); zona de simpatria, especie A (fenotipo de pinzas pequeñas) y especie B.

Hablando desde una perspectiva evolutiva el desplazamiento de carácter puede ser esencial en otro mecanismo como el de la especiación, que con el tiempo puede ocasionar la evolución de las especies. Retomando el ejemplo hipotético de los escarabajos, el desplazamiento de carácter provoca que las poblaciones simpátricas de la especie A solo presenten el fenotipo de pinzas pequeñas, no obstante, las poblaciones alopátricas de la especie A siguen presentando ambos fenotipos, si se presenta un aislamiento ya sea geográfico, reproductivo o ecológico entre las poblaciones simpátricas y las poblaciones alopátricas de la especie A podría ocurrir una especiación, es decir, un mecanismo que produce la aparición de un nuevo linaje evolutivo a partir de una especie ancestral mediante causas extrínsecas o intrínsecas (Morrone y Escalante 2012), la especie A sería la especie ancestral y el aislamiento mencionado anteriormente causaría una divergencia de la especie teniendo como resultado un nuevo linaje solo con pinzas pequeñas.

Algunos investigadores pioneros del estudio de desplazamiento de carácter dentro del proceso de la evolución fueron Brown y Wilson (1956), ellos decían que la población que presente algún desplazamiento de carácter puede estar bajo selección natural, lo cual ocasiona que un fenotipo prevalezca sobre los demás fenotipos, desde nuestra perspectiva el desplazamiento de carácter es un proceso histórico que con el tiempo puede llevar a una

diversificación, en este proceso se observa la variación morfológica de una especie en diferentes poblaciones, además el desplazamiento de carácter explica como la selección natural actúa en individuos de una especie que se encuentran en competencia con otra especie, esta selección morfológica hacia un fenotipo provoca que ambas especies puedan coexistir y exista un reparto de recurso.

El desplazamiento de carácter y la taxonomía

Ya se discutió en párrafos anteriores las diferencias en la morfología que causa el desplazamiento de carácter en poblaciones simpátricas y alopátricas, sin embargo, estas diferencias en la morfología entre ambas poblaciones han sido tema de debate entre los investigadores, para algunos científicos ambas poblaciones presentan características suficientes para categorizarlas como subespecies diferentes, no obstante, existe una gran subjetividad para determinar taxones a un nivel infraespecífico, cayendo en la arbitrariedad de los taxónomos para categorizar este nivel taxonómico (Brown y Wilson 1956; Mulcahy, 2008).

Sin embargo, la confusión no queda en decidir si ambas poblaciones son la misma o diferente subespecie, ya que algunos autores mencionan que las diferencias entre las poblaciones simpátricas y alopátricas son ocasionadas por el desplazamiento de carácter, y se plantean la siguiente pregunta ¿las poblaciones alopátricas al presentar diferencias morfológicas con respecto a las poblaciones simpátricas deben de considerarse la misma especie? Esto representa un problema aún mayor que el anterior, ya no se habla de subespecies diferentes, sino de especies, investigadores como Brown y Wilson (1956), mencionan que aunque existan poblaciones de especies separadas por un aislamiento geográfico la morfología por sí sola no responde al problema taxonómico de si son diferentes subespecies o incluso especies. En ocasiones los caracteres morfológicos llegan a ser triviales cuando se trata de especies similares en forma y tamaño con distribución simpátrica (Arcangeli, 2010). Desde nuestra perspectiva aunque exista un grado de diferencia en la morfología de ambas poblaciones no basta con esta disimilitud para determinar la posición taxonómica de un ejemplar o individuo, son necesarios una mayor

cantidad de datos que reflejen diferencias en la filogenia, los hábitos conductuales, material genético, entre otros, no obstante, con el transcurso del tiempo el fenómeno de desplazamiento de carácter puede ser la base junto con otra serie de fenómenos como selección natural, mutación, y otros procesos evolutivos para propiciar que las poblaciones comiencen a especiar, lo cual puede ocasionar una divergencia.

Sintopía o simpatría

Existe un debate entre el término sintopía y simpatría, autores como Thiéry (1991), Gannon (1998), y Gannon y Rácz (2006), mencionan en sus publicaciones que el desplazamiento de carácter ocurre en poblaciones que se encuentran en sintopía. ¿pero qué es sintopía y cuál es la diferencia entre simpatría? Syntopy en inglés, ocurre cuando dos especies se encuentran bajo el mismo hábitat y tiempo además deben de ser especies cercanas filogenéticamente (especies hermanas) que pueden hibridar (Gannon 1998; Thiéry 1991; Gannon y Rácz 2006), no obstante, Duré (1999), menciona que la especies sintópicas son las que coinciden en el mismo ambiente y explotan el mismo microhábitat, mientras que autores como Gannon (1998), Thiéry (1991), y Gannon y Rácz (2006), usan el concepto de simpatría para especies que coinciden en alguna región en su rango de distribución pero no precisamente tienen que coincidir en las mismas localidades como ocurre en las especies sintópicas.

Los trabajos que abordan este concepto son escasos, entre algunos se pueden mencionar la investigación de Thiéry (1991), en la cual describió la simpatría y sintopía de especies de braquiópodos pertenecientes al Oeste de Marruecos; el trabajo de Gannon (1998), donde se estudió la sintopía entre las especies de murciélagos *Myotis auriculus* y *M. evotis*, por último, la publicación de Gannon y Rácz (2006), donde se describe y analiza la coexistencia de las especies *Myotis auriculus* y *M. evotis*. En estos trabajos los autores manejan los conceptos de simpatría y sintopía como dos fenómenos diferentes, no obstante, ambos conceptos son aplicados en esta literatura para entender la coexistencia entre las especies.

Sintopía es un término polémico, debido a que algunos autores consideran que las especies simpátricas además de que pueden distribuirse en la misma área geográfica son especies que presentan una relación filogenética cercana y que pueden hibridar (Morrone 2000, 2013; Morrone y Escalante 2012), esta definición para las especies simpátricas es el mismo concepto que se tiene por los defensores de la sintopía (Gannon 1998; Thiéry 1991; Gannon y Rácz 2006). Por lo tanto, desde nuestra perspectiva sintopía y simpatría son sinónimos, aunque el concepto sintopía no tiene mucho auge como el de simpatría, sintopía se encuentra restringido a temas de ecología y el término simpatría por lo contrario, no solo se encuentra en la ecología sino que tiene un mayor uso dentro de otras disciplinas que incluyen aspectos históricos como la sistemática, biogeografía, evolución, paleontología y otras ramas de la biología, lo cual ha provocado que gane una mayor difusión dentro del ámbito científico. El uso del término simpatría en disciplinas que estudian diferentes procesos históricos se debe a que muchos autores relacionan la distribución de las especies con los modelos de especiación, como el modelo de especiación simpátrica, el cual tiene como resultado dos especies con un mismo linaje ancestral las cuales coinciden en una región dentro de su rango de distribución.

Conclusiones

La morfología es importante para determinar las relaciones de la especie dentro de la comunidad, las estructuras morfológicas son producto de las diferentes adaptaciones que han sufrido las especies a su entorno, todos estos cambios morfológicos han ocurrido por diferentes procesos evolutivos lo cual ha generado una diversidad de especies, esta contiene un gran número de estructuras, todas con diferente forma o función lo que ha permitido que cada una de las especies tenga una función dentro de la estructura de la comunidad.

Existen diferentes metodologías que permiten conocer cuál es la relación de las especies con su ecosistema, es decir, estudios ecomorfológicos, los cuales han sido de suma importancia dentro de la ecología de comunidades para comprender o entender parte de la estructura de las comunidades; asimismo, estudios de desplazamiento de carácter y de nicho son importantes para entender el papel de las especies en una comunidad, además de

que estos estudios muestran como es el reparto de recursos de las especies provocando una coexistencia de las mismas en una comunidad, cabe mencionar que el desplazamiento de carácter es producto de una competencia la cual seleccionó a individuos de una población para que la especie pudiera coexistir con otra, reduciendo así la competencia entre ambas.

En pocas palabras la morfología no solo revela como es la estructura y cuál es su función, sino también su relación con el ambiente, así como los diferentes procesos de adaptación y selección natural que han sufrido las especies para reducir la competencia interespecífica y así generar una coexistencia entre especies.

Referencias

- Arcangeli, A.J. (2010). Comparación molecular de dos especies de tlacuache: *Didelphis virginiana* y *D. marsupialis* (Mammalia: Didelphimorphia) (Tesis de maestría en ciencias biológicas). Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Bargo, M.S. y Vizcaíno, S.F. (2008). Paleobiology of Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus. *Ameghiniana*, 45(1),175-196.
- Borja, M., Wayne, R.K. y Smith, T.B. (2008). Ecomorphology of migratory and sedentary populations of the yellow-rumped warbler (*Dendroica coronata*). *The Condor*, 110(2),335-344.
- Brown, J.H. (2003). Macroecología. Fondo de Cultura Económica, México.
- Brown, Jr. W.L. y Wilson, E.O. 1956. Character Displacement. *Systematic Zoology*, 5(2),49-64.
- De Esteban-Trivigno, S. (2011a). Buscando patrones ecomorfológicos comunes entre ungulados actuales y xenartros extintos. *Ameghiniana*, 48(2):189-209.
- De Esteban-Trivigno, S. (2011b). Ecomorfología de Xenartros extintos: Análisis de la mandíbula con métodos de morfometría geométrica. *Ameghiniana*, 48(3),381-398.
- Duré, M.I. (1999). Interrelaciones en los nichos tróficos de dos especies sintópicas de la Familia Hylidae (Anura) en un área subtropical de Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 13(1-2),11-18.
- Gannon, W.L. (1998). Syntopy between two species of longeared bats (*Myotis evotis* and *Myotis auriculus*). *The Southwestern Naturalist*, 43(3),394-396.

- Gannon, W.L. y Rácz, G.R. (2006). Character displacement and ecomorphological analysis of two long-eared *Myotis* (*M. auricolus* and *M. evotis*). *Journal of Mammalogy*, 87(1),171-179.
- Karr, J.R., James, F.C. (1975). Ecomorphological configurations and convergent evolution in species and communities. En: Cody, M.L., Diamond, J.M. (eds.), *Ecology and Evolution of Communities*, pp. 258-291. Cambridge: Belknap Press.
- Lorenzo, C., Cuautle, L. y Barragán, F. (2004). Variación morfométrica a escala temporal en la liebre del Istmo, *Lepus flavigularis* de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 75(1),207-228.
- Lou, S. y Yurrita, C.L. (2005). Análisis de nicho alimentario en la comunidad de murciélagos frugívoros de Yaxhá, Petén, Guatemala. *Acta Zoológica Mexicana*, 21(1),83-94.
- Medellín, R.A. (1991). Ecomorfología del cráneo de cinco didélfidos: tendencias, divergencias e implicaciones. *Anales Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 62(2),269-286.
- Morrone, J.J. (2000). El lenguaje de la cladística. D.F., México: Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial, UNAM,
- Morrone, J.J. (2013). Sistemática. Fundamentos, métodos, aplicaciones. D.F., México: UNAM, Facultad de Ciencias.
- Morrone, J.J. y Escalante T. (2012). *Diccionario de Biogeografía*. D.F., México: Talleres grupo San Jorge.
- Mulcahy, D.G. (2008). Phylogeography and species boundaries of the western North American Nightsnake (*Hypsiglena torquata*): Revisiting the subspecies concept. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46, 1095-1115.
- Núñez, P.G., Núñez, C.I. y Núñez, M.A. (2008). La ecología en tensión. Una indagación histórica del presente de la disciplina. *Observatorio Medioambiental*, 11,13-24.
- Rengifo, M.J.T., Castro, H.F. y Purroy, I.F.J. (2015). Uso de hábitat y relaciones ecomorfológicas de un ensamble de un ensamble de *Anolis* (Lacertilia: Dactyloidae) en la región natural Chocoana, Colombia. *Acta Zoológica*, 31(2),159-172.
- Rodríguez-Flores C.I., Stiles, F.G. (2005). Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la Amazonia Colombiana. *Ornitología Colombiana* 3:7-27.
- Sánchez, T.M. y Tóffolo, S.G. (1996). Morfología funcional de Braquiópodos articulados del Ordovícico temprano (formación San Juan, precordillera Ardentina). *Ameghiniana*, 33(4),385-395.

- Solari, S., Gómez-Ruiz, D., Patiño-Castillo, E., Villada-Cadavid, T. y López, M.C. (2020). Bat diversity of the Serranía de San Lucas (Bolívar and Antioquia), northern Colombia. *THERYA*, 11(1), 69-78.
- Thiéry, A. (1991). Multispecies coexistence of branchiopods (Anostraca, Notostraca & Spinicaudata) in temporary ponds of Chaouia plain (western Morocco): sympatry or syntopy between usually allopatric species. *Hydrobiología*, 212,117-136.
- Trujillo, L. y López, J. (2014). Análisis del nicho trófico de la comunidad de murciélagos del Parque Nacional Laguna Lachuá: un enfoque ecomorfológico. *Revista científica*, 24(1),58-70.
- Wainwright, P.C. (1991). Ecomorphology: Experimental Functional Anatomy for Ecological Problems. *American Zoologist*, 31,680-693.
- Werdelin, L. y Wesley-Hunt, G.D. (2014). Carnivoran ecomorphology: patterns below the family level. *Annales Zoologici Fennici*, 51,259-268.
- Zapata, S.C., Travaini, A., Delibes, M. y Martínez-Peck, R. (2008). Identificación de morfogremios como aproximación al estudio de reparto de recursos en ensambles de carnívoros terrestres. *Mastozoología Neotropical*, 15(1),85-101.