
PARASITISMO Y BIODIVERSIDAD EN EL REINO ANIMAL

ALEJANDRO CRUZ-REYES

Sociedad Mexicana de Parasitología
Departamento de Zoología, Instituto de Biología,
Universidad Nacional Autónoma de México
Apartado Postal 70-153, México 04510, D. F.

RESUMEN

Se presentan diversas opiniones de especialistas sobre el papel que juegan los parásitos en el Reino Animal, principalmente como un factor en el desarrollo evolutivo de la biodiversidad, principalmente a nivel de comunidades, tanto de hospedadores como en la interacción con otros parásitos. A nivel individual y poblacional, los parásitos ejercen presión evolutiva en sus hospedadores. Se hace énfasis acerca del origen polifilético del parasitismo y que el daño que producen los parásitos se debe evaluar a nivel ecológico y no sólo desde un punto de vista económico o de salud. Se discuten brevemente algunas técnicas modernas acerca de como los estudios de las relaciones hospedador-parásito se pueden aplicar para el conocimiento de la biodiversidad de organismos de vida libre y parásitos. En una tabla se presenta el número de especies parásitas en el Reino Animal. Se concluye que la forma de vida conocida como parasitismo debe ser incluida como materia de estudio en los proyectos de investigación sobre biodiversidad ya que no existe una especie de planta o animal que no posea su fauna y/o flora parasitaria.

ABSTRACT

Different opinions from experts on host-parasite relationships and biodiversity are given, mainly on the role of parasites on the evolution process at community level, in hosts as well as among parasites themselves. It is stated that the evolutive pressure is higher in both, population and individual level, it is also underlined the polyphyletic origin of the parasites. Should be evaluated not only from health and economical point of view, there should be considered as an ecological fact. Briefly are presented some modern techniques on how the host-parasite relationships can be approached, in order to understand better the biodiversity in parasites as well as in free living organisms. It is presented a table with number of parasitic species in the Animal Kingdom. It is concluded that parasitism as a way of life, should be included in all studies on biodiversity, since there is not a single species free of at least a parasite.

El parasitismo es una de las formas de vida más comunes en el reino animal, que no debe ser visto solamente desde el punto de vista económico o de salud. Esta forma de coexistencia afecta a casi el 25 % de las especies animales en el ambiente terrestre. En el ambiente acuático el porcentaje aumenta en favor de los parásitos.

Recientemente se ha incrementado la preocupación de los científicos y del público en general, por la acelerada pérdida de la biodiversidad en zonas templadas y tropicales. Diferentes autoridades gubernamentales y universitarias, han dado la voz de alarma en este sentido, por lo que se ha propuesto urgentemente se termine el inventario de seres vivos a nivel mundial. Un indicador de esta urgente necesidad son las altas tasas de destrucción de los bosques tropicales, con la consiguiente destrucción del hábitat de todo el planeta.

El interés por el estudio de la biodiversidad se ha basado principalmente en dos factores:

- a) El cálculo del número de especies de insectos que se encuentran en los bosques tropicales lluviosos y
- b) Número de Km² de selva que se han talado.

Ante tal situación se han hecho numerosos esfuerzos para conservar y aprovechar la biodiversidad, tratando de desarrollar nuevos métodos que ayuden en la toma de decisiones, acerca de cuáles áreas geográficas deberán ser consideradas como reservas. Sin embargo, algunos métodos no pueden tomarse en cuenta en todas las latitudes ya que la mayoría fueron desarrollados en bosques tropicales.

Actualmente existen diversos métodos en los que se utiliza el análisis de la fauna parasitaria de algún grupo en particular de hospedadores, mediante los cuales se puede analizar la filogenia y ecología de los parásitos (helmintos y protozoarios), estos estudios permiten calcular la edad máxima de una comunidad de parásitos y sus hospedadores en una región geográfica determinada. Los parásitos pueden servir como indicadores de antiguas asociaciones ecológicas que también pueden significar la presencia de comunidades de organismos que han coexistido por largos periodos de tiempo.

La preservación de la diversidad biológica en países desarrollados, generalmente se enfoca hacia especies de gran tamaño lo cual se aprueba por políticos, ecologistas y público en general, esta actitud no es mala, pero se toman decisiones sin considerar estudios con base científica, el relativo gran tamaño de algunas especies (grandes mamíferos, árboles, etc.), significa que las densidades de sus poblaciones son bajas. Consecuentemente el número

mínimo de individuos de estas especies que se requiere para que persistan, ocuparía grandes áreas, además las especies animales de gran tamaño frecuentemente son predadores, que se encuentran en el extremo de la cadena alimentaria y juegan un papel importante en la dinámica de la comunidad. Los criterios de tamaño y vistosidad no son los más válidos para decidir las áreas de conservación que permita proteger la diversidad orgánica.

Una comunidad de organismos de vida libre o parásitos, tiene dos componentes: la riqueza o número de especies presentes y la equidad o uniformidad en la abundancia de individuos dentro de cada especie. La uniformidad es máxima cuando todas las especies presentan el mismo número de individuos. Las escalas o parámetros de la biodiversidad se conocen como diversidad alfa, beta y gamma. La diversidad alfa es el número de especies en un hábitat o comunidad y la diversidad beta refleja los cambios en composición de especies a lo largo de un gradiente ambiental. La diversidad gamma es la riqueza de especies de una región geográfica o espacio determinado, por ejemplo pastizales, bosques, huertos, cavidad intestinal, etc.

Diferentes especialistas de la Biología, tienen actualmente intereses comunes, que son principalmente el estudio de la riqueza de especies y su aprovechamiento para el bienestar humano, entre ellos están los taxónomos y ecólogos, principalmente.

También se busca la interpretación de la diversidad como producto de la evolución, y así poder predecir las posibles relaciones entre organismos de diferentes especies animales y vegetales.

En muchos libros de zoología se acostumbra tratar a los parásitos en capítulos separados de los organismos de vida libre, en ocasiones se utiliza el término "degenerado" para describir aparentes simplificaciones en la estructura y función que presentan los parásitos, cuando se comparan con especies relacionadas de vida libre. Actualmente, al parasitismo se le entiende como un fenómeno de vida fundamental dentro de todos los ecosistemas, donde juega un papel importante en el desarrollo evolutivo del componente biológico. El éxito de esta forma de vida se debe entre otras cosas, a su ubicuidad en los respectivos hospedadores de cada uno de los phyla de plantas y animales. La relación hospedador-parásito en términos filogenéticos y geológicos, representa gran estabilidad en constante evolución adaptativa, tanto en el medio interno del hospedador como en el externo.

Comparativamente los organismos de vida libre se encuentran bajo menos presión evolutiva que los parásitos y por lo tanto su respuesta de adaptación es comparativamente menor. El soportar esa presión, es una característica que distingue a los parásitos de los organismos de vida libre.

Es casi imposible definir el fenómeno del parasitismo, en donde se pueda excluir otras formas de asociación como son el comensalismo y el mutualismo. En la relación hospedador-parásito es indudable que el beneficiario es el parásito (en la mayoría de los casos), para los parásitos el hospedador es su ambiente total, las formas larvarias y otros estados reproductivos se pueden encontrar en el medio externo por periodos cortos, que representan solo etapas necesarias en las fases de desarrollo. Los parásitos ocupan nichos particulares en los hábitats que proveen el ambiente interno del hospedador y son adaptables a las condiciones que se presenten en esos nichos en forma exacta, como sucede en los organismos de vida libre cuando éstos se adaptan a su medio.

Desde el punto de vista ecológico, es importante considerar que la asociación íntima puede producir un beneficio o un daño. En el primer caso sería una relación comensal y en el segundo, una relación parasitaria, por lo que es importante distinguir las interacciones parasitarias en las cuales se produce cuando menos, un pequeño daño, en donde puede haber un gran número de parásitos o, un hospedador en deficientes condiciones metabólicas. Por lo que es importante y necesario contar con una definición de "daño", si se quiere distinguir entre comensalismo y parasitismo.

En la práctica se puede medir el daño que un parásito le causa a su hospedador mediante la reducción de la tasa intrínseca del crecimiento poblacional del huésped. En términos de número de individuos y especies se pueden considerar dos puntos importantes:

Primero, es sumamente raro que un organismo de vida libre no se encuentre parasitado por una o más especies de parásitos. Segundo, que la mayoría de los parásitos presentan especificidad hospedatoria o al menos tienen un rango limitado de hospedadores. De acuerdo con estos dos principios se puede decir que más de la mitad de las especies del planeta, son parásitos. La mayoría son bacterias, virus, protozoarios, helmintos y artrópodos, aún no han sido descritos.

Para el estudio ecológico de los parásitos es conveniente reconocer dos categorías principales: los microparásitos y los macroparásitos, esta distinción se ha hecho relativamente reciente. Los microparásitos se multiplican directamente dentro de sus hospedadores (generalmente dentro de las células del hospedador). Los macroparásitos crecen en el hospedador, pero se multiplican mediante la producción de estados infectantes, los cuales son eliminados por el hospedador que infectan a otros, los macroparásitos que generalmente intercelulares o se localizan en cavidades corporales.

Los microparásitos más comunes son las bacterias, los virus, protozoarios y los hongos. Hay dos tipos de microparásitos los que se transmiten directamente de hospedador a hospedador y los que se transmiten mediante otra especie conocida como vector.

La transmisión directa entre hospedadores puede ocurrir casi instantáneamente como es el caso de enfermedades venéreas, en otros casos los parásitos pueden permanecer por ciertos periodos en forma de resistencia, hasta que puedan invadir un nuevo hospedador.

Los macroparásitos son principalmente helmintos (tremátodos, céstodos, acantocéfalos, nemátodos y artrópodos ectoparásitos). También hay dos tipos de parásitos macroparásitos los que se transmiten directamente y los que se transmiten mediante un vector o un hospedador intermediario.

Filogenéticamente, todos los organismos parásitos descienden o se originaron de organismos de vida libre, adaptados morfológica y fisiológicamente a vivir en asociación estrecha con otros organismos. Los parásitos provienen de varias líneas evolutivas (origen polifilético), que han originado una gran riqueza

de formas y funciones. Sin embargo, en muchos casos es extremadamente difícil establecer relaciones polifiléticas entre parásitos con varios taxa de vida libre. La posición taxonómica de los parásitos se basa en numerosos y diversos criterios. El desarrollo ontogénico de los parásitos indica una relación con organismos de vida libre. Por ejemplo los copépodos parásitos en estado adulto son morfológicamente muy distintos de sus formas larvarias. Cuando inicialmente fueron estudiados, se les confundió con diversos grupos de helmintos marinos y con moluscos, no fue sino hasta que se estudió su ciclo biológico, cuando se encontró que producían una larva tipo nauplio, pudiéndose entonces clasificar apropiadamente.

Estudios sobre morfología y anatomía de parásitos, proporcionan abundante información que apoyan su relación con organismos de vida libre. En la mayoría de los casos las relaciones hospedador-parásito tienen una estrecha relación de evolución paralela (Coevolución), lo que permite comprender la especificidad hospedatoria y generar diversas teorías a cerca del origen del parasitismo.

Los parásitos son excelentes indicadores ecológicos, especialmente aquellos que tienen ciclos de vida complejos. Las relaciones filogenéticas con sus hospedadores, ofrecen una orientación acerca de la evolución ecológica de esos hospedadores. Los parasitólogos están interesados en conocer más acerca de las relaciones coevolutivas de los hospedadores y parásitos, debido a que la sobrevivencia de estos últimos siempre depende de un hospedador. Es interesante investigar cómo los grupos de parásitos pueden lograr la sobrevivencia en una misma línea de hospedadores, a pesar de que la filogenia del hospedadores u hospedador, en ocasiones no es estrictamente paralela. La adquisición o la pérdida secundaria de un grupo de parásitos, nos da la oportunidad de estudiar el desarrollo histórico del hospedador, mediante experimentos ecológicos e inmunológicos.

La comparación cladística de taxa de parásitos, con un cladograma de un grupo de hospedadores, puede indicar interesantes relaciones con cierto valor para estudios ecológicos, inmunológicos y epidemiológicos así como filogenéticos, La comparación de cladogramas de faunas parasitarias, con cladogramas de hospedadores, pueden proporcionar información para ecólogos y biólogos evolucionistas, estos estudios también proveen información para formular hipótesis evolutivas referentes a faunas domésticas y silvestres de hospedadores actuales, en ausencia de un cladograma de un hospedador extinto o lejano. Un parásito que haya coevolucionado puede proporcionar datos adecuados para producir un cladograma de las relaciones filogenéticas de un hospedador.

La formulación de cladogramas de parásitos que comparen su concordancia con los patrones biogeográficos con los cladogramas de hospedadores, brinda información a cerca de un sólo grupo de parásitos y de sus posibles ancestros de vida libre.

Hace poco más de un siglo que se iniciaron los estudios sobre coevolución, durante ese tiempo se han relacionado tres fases en el estudio de este fenómeno biológico:

- 1) Reconocimiento y predicción de las asociaciones entre hospedadores y sus parásitos.
- 2) Investigación de los patrones de asociación y comprensión de sus causas, correlacionando los patrones biogeográficos con sus aspectos filogenéticos y
- 3) Desarrollo de metodologías repetibles para la reconstrucción e interpretación de estos patrones de asociación.

Con respecto al análisis de la evolución de la relación hospedador-parásito, es necesario encuadrar el término parasitismo dentro de un amplio rango de asociaciones biológicas, cuyo espectro va desde un comensal facultativo hasta un patógeno obligado, los parásitos exhiben características que se encuentran en ese amplio rango de simbioses, esas características pueden ser baja virulencia, alta especificidad hospedatoria mantenida a través del tiempo, colonización extensiva en un grupo de hospedadores y ciclo de vida asociado estrechamente con el hospedador. Actualmente se han establecido nuevos métodos para el estudio filogenético de los parásitos y sus hospedadores principalmente mediante el análisis secuencial del RNA-ribosomal y el DNA-mitocondrial de ambos, que demuestran la especificidad de las relaciones hospedador-parásito y su coevolución. Los estudios moleculares de esta naturaleza son actualmente la base para entender mejor el proceso de evolución del parasitismo.

Además de los estudios morfológicos y moleculares, también se han utilizado a los parásitos como "etiquetas" para proporcionar ideas acerca de la filogenia y la posición taxonómica de sus hospederos, así como su dispersión actual. Los parásitos igualmente han servido para determinar los hábitos alimenticios de sus hospedadores. El uso de "etiquetas biológicas" también se aplica para investigar diversos aspectos de la historia natural de los hospedadores. Los estudios de la genética de parásitos sirven de apoyo para separar o formar grupos homogéneos de hospedadores. La identificación de subpoblaciones de parásitos podrían indicar la presencia de subpoblaciones de hospedadores.

A los parásitos generalmente se les atribuían características de organismos químicamente simples, sin embargo, ahora es bien sabido que el fenómeno del parasitismo se ha podido enmendar gracias a estudios bioquímicos de la relación hospedador-parásito, que han apoyado en gran medida al conocimiento de la evolución, tanto de hospedadores como de los parásitos, contribuyendo grandemente al conocimiento de la diversidad. Por lo que se ha considerado a los parásitos como un "poder biológico", distribuido ampliamente en la naturaleza. Los parasitoides cuentan también con ese "poder biológico" que generan biodiversidad .

Los parasitoides son insectos que parasitan y eventualmente matan a sus hospedadores, que generalmente pueden ser otros artrópodos, constituyen una de las comunidades de animales más diversas, los insectos parasitoides posiblemente constituyen el 20% de todas las especies de insectos, a través del estudio de éstos se puede entender porque las especies de parasitoides constituyen una de las comunidades terrestres más diversas, y que a su vez someten a presión evolutiva a sus "presas".

Los parásitos son virtualmente parte integrante de todas las comunidades bióticas, donde interactúan ampliamente con otros miembros de su comunidad,

no sólo con otros parásitos, sino también con sus hospedadores. Muchas de esas interacciones, son resultado de la coevolución y dependen fuertemente de la historia evolutiva de los organismos involucrados en la relación.

Los parásitos que completan su ciclo biológico cuando su hospedador definitivo ingiere al huésped intermediario infectado, son particularmente dependientes de tales interacciones. Su existencia depende directamente de una adecuada población de hospedadores definitivos e intermediarios, que estén íntimamente relacionados en la cadena alimentaria. Las relaciones entre la dinámica de población de algunos parásitos y la estructura de la comunidad del hospedador, son muy complejas. Toda la estructura poblacional del hospedador depende obviamente de la estructura de la comunidad del hospedador, por lo tanto los parásitos responden a los cambios o diferencias de la comunidad del hospedador. Los parásitos pueden incrementar la diversidad de especies en la comunidad de hospedadores, actuando como "disparadores" de la competencia. Un parásito puede estar bien adaptado a un hospedador determinado, sin embargo, esa misma especie de parásito puede causar daños severos a otra especie de hospedador, que podría ser un competidor del hospedador en donde la especie de parásito esta bien adaptada. Si la distribución del parásito es discontinua y determinada por el hábitat se puede propiciar el incremento de la diversidad local entre los hospedadores.

Se ha enfatizado por diferentes autores que la coevolución de los hospedadores y sus parásitos puede tener una interrelación genética, siendo los parásitos importantes agentes de selección, produciendo una mortalidad diferencial.

Los parásitos como agentes de selección también pueden influir directamente sobre la estructura de la comunidad, modificando las interacciones de la relación predador-presa. Es por ello que los aspectos de la comunidad en ecología de parásitos requiere de mayor atención en México. Los parásitos tienen efecto sobre la competencia interespecifica de la relaciones depredador-presa. De acuerdo con Holmes (1979) hay dos tipos de interacciones que pueden determinar la estructura de una comunidad, en primer lugar los parásitos pueden tener la capacidad de determinar la estructura de la comunidad de un hospedador. En segundo lugar, se puede predecir que los efectos de perturbaciones específicas en la comunidad de un hospedador pueden provocar cambios en la dinámica de población de los parásitos. También se puede predecir que una alta diversidad de parásitos puede proteger al hospedador de una mortalidad selectiva debido a una alta especificidad poblacional de los parásitos.

Como se mencionó al principio, actualmente se ha replanteado la pregunta sobre cuántas especies existen sobre la Tierra. Esta pregunta se planteó formalmente desde la época de Darwin y aún sigue sin respuesta. Sin embargo, se puede presumir que actualmente existen poco menos de dos millones de especies de plantas y animales que han sido clasificados; estimándose un rango de cinco a cincuenta millones de especies por identificar. Los factores principales que afectan la diversidad de los seres vivos son la estructura de las cadenas alimentarias, la relativa abundancia de especies, el número de especies contra el tamaño físico y abundancia de especies. El papel que juegan aquí los parásitos es fundamental para el estudio de la biodiversidad.

En la Tabla 1 se presenta el número de especies parásitas del Reino Animalia (en todo el Mundo, incluyendo México) sin embargo, las cifras no son muy exactas, debido a que las fuentes de información son muy variadas y entre ellas hay algunos casos en que no hay concordancia en cuanto a las cifras que se manejan.

Conclusión

Por lo anteriormente expresado y por la amplia literatura que hay al respecto, de la cual sólo se ha incluido una pequeña parte, se puede concluir y recomendar que en los proyectos de investigación sobre biodiversidad es esencial que se consideren todos los aspectos de las relaciones de los parásitos con otros seres vivos, ya que no se puede ignorar la existencia de un fenómeno tan natural como lo es el parasitismo.

PHYLUM	No. de especies de vida libre	No. de especies parásitas	PHYLUM	No. de especies de vida libre	No. de especies parásitas
(Protozoa)			Entoprocta	60	---
Sarcomastigophora	18,000	3,600	Priapulida	8	---
Labyrinthulata	---	28	Mollusca	65,000	15
Apicomplexa	---	3,900	Annelida	8,700	
Microspora	---	1,000	Polychaeta	8,000	10
Mixozoa	---	???	Hirudinea	---	500
Ascetospora	---	30	Oligochaeta	190	10
Ciliophora	7,200	2,400	Pogonophora	80	9
(Phagocytellozoa)			Echiurida	140	???
Placozoa			Sipunculida	320	---
(Parazoa)			Tardigrata	350	---
Porifera	10,000	???	Onychophora	65	---

(Eumetazoa)			Arthropoda	923,000	8
Cnidaria	10,000	10	De 26 órdenes, 8 de ellos tienen especies parásitas		
Ctenophora	90	???			
Platyhelminthes	570	12,130	Acari	30,000	---
Subclase Monogenea		1,100	Mesostigmata	---	200
Subclase Digenea		7,000	Prostigmata		14,000
Subclase Aspidogastrea		30	Trombidioidea		2,715
Subclase Cestoda		4,000	Crustacea	32,000	1,745
Nemertea	900	50	Pycnogonida	1,000	50
Mesozoa	---	50	Insecta	861,000	---
Gnatostomulida	80	---	Anoplura	---	250
Rotifera	1,500	???	Mallophaga	---	300
Gastrotrichia	420	---	Siphonaptera	---	1,500
Kinorhyncha	64	---	Diptera	?	5,500
Nematoda	12,000	3,500	Pentastomida	---	70
Nemathomorpha	230		Bryozoa	4,000	---
(parásitos en estado larvario)			Brachiopoda	260	---
Acantocephala	---	500	Chaetognatha	50	---
			Echinodermata	5,300	20
			Hemichordata	80	---
			Chordata	39,000	10

Tabla 1. Número de especies parásitas en el reino animal. La línea punteada (---) indica que el Phylum o Grupo no tiene representaciones de la categoría de que se indique, vida libre o parásitos. El signo de interrogación indica que si hay representaciones de esa categoría, pero no se encontró la cifra correspondiente.

BIBLIOGRAFIA

- Anderson, R.M., and May, R.M. 1979. Population biology of infectious diseases 1. *Nature* 280: 361-367.
- Brusca, R.C., and Brusca, G.J. 1990. *Invertebrates*. Sunderland, Massachusetts. 922 pp.
- Begon, M., Harper, J. L., and Townsend, C. R. 1986. *Ecology, individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications Oxford. pp. 416-493.
- Brooks, D. R. 1985. Historical ecology: a new approach to studying the evolution of ecological associations. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72: 660-680.
- Cheng, C. T. 1986. *General Parasitology*. Second Edition. Academic Press, N. Y. 965 pp.
- Cowen, R. 1990. Parasite power. *Sci. News*. 138: 200-202.
- Dogiel, V. A. 1964. *General parasitology*. Olivier & Boyd. Edinburgo. 516 pp.
- Ehrlich, P. R., and Wilson, E. O. 1991. Biodiversity studies: Science and Policy. *Science* 253: 758-762.
- Esch, G. W., Bush, A. O., and Aho, J. M. (Eds.). 1990. *Parasite communities: patterns and processes*. Chapman and Hall. New York. 335 pp.
- Gardner, L. S., and Campbell, M. L. 1992. Parasites as probes for biodiversity. *J. Parasitol.* 78 (4): 596-600.
- Holmes, J. C. 1979. Parasite populations and host community structure. In: Nickol, B. B. (Ed.). *Host-parasite interfaces*. Academic Press, Inc. New York. pp. 27-46.
- Humphery-Smith, I. 1989. The evolution of phylogenetic specificity among parasitic organisms. *Parasitol. Today*. 5(12): 385-387.

- Klassen, G. J. 1992. Coevolution: a history of macroevolutionary approach to studying host-parasite association. *J. Parasitol.* 78 (4): 573-587.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, London. 179 pp.
- May, R. M., and Anderson, R. M. 1979. Population biology of infectious diseases II. *Nature* 280: 455-461.
- May, R. M. 1988. How many species are there on Earth?. *Science*: 241: 1441-1449.
- Moser, M. 1991. Parasites as biological tags. *Parasitol. Today* 7 (7): 182-185.
- Noble, E. R., Noble, D. A., Shad, C. A, and Macinnis, A. J. 1989. *Parasitology, The Biology of Animal Parasites*. Sixth Edition. Lea & Febiger. Philadelphia. 574 pp.
- Parker, S. P. 1982. *Synopsis and classification of living organisms*. McGraw-Hill Book Company. New York. Vol. 1, 1166 pp. Vol. 2, 1232 pp.
- Pimm, S. L., and Gittleman, J. L. 1992. Biological diversity: Where is it?. *Science*. 255: 940.
- Ross, H. H. 1972. The origin of species diversity in ecological communities. *Taxon* 21 (2/3): 253-259.
- Williams, L. G. 1992. Ecología del paisaje y el bosque mesófilo de montaña en el centro de Veracruz. *Ciencia y Desarrollo* 18 (105): 132-138.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21 (2/3): 213-251.
- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and ecosystems*. Second Edition. MacMillan Publishing CO., Inc. New York. 385 pp.