

Los procesos territoriales en los seres vivos

Joel Tupac Otero Ospina[✉] 

Resumen

El ser humano ha sido considerado una especie territorial; sin embargo, ha habido poco diálogo entre los zoólogos y los científicos humanistas entorno al concepto de territorio. Aunque se reconoce la existencia de la territorialidad en microorganismos y plantas, no está clara la relación entre el concepto de territorio en las ciencias humanas y el que se aplica a otros seres vivos. Este estudio tiene el propósito de identificar los procesos territoriales presentes en una variedad de organismos vivos, con el fin de comprender en mayor profundidad el concepto de territorio. A partir de una revisión de la literatura, se identificaron los elementos fundamentales que conforman este concepto tanto en las ciencias biológicas como en las ciencias humanas. A pesar de la gran diversidad conceptual existente, se destacan ciertos principios unificadores que permiten integrar el uso de dicho concepto en distintas disciplinas como la microbiología, la botánica, la zoología, y las humanidades. El presente análisis pone de relieve los procesos territoriales en diversos organismos vivos que requieren defender un espacio para garantizar su supervivencia.

Palabras clave: botánica, defensa, espacio, fitogeografía, humanidades, zoología.

Ideas destacadas: artículo de reflexión, que aborda la integración conceptual del territorio en distintas áreas de la biología y las humanidades. En los grupos analizados, la defensa y el dominio del espacio emergen como principios unificadores en la aplicación del concepto de territorio.



RECIBIDO: 03 DE MAYO DE 2023. | EVALUADO: 29 DE ENERO DE 2024. | ACEPTADO: 14 DE NOVIEMBRE DE 2024.

CÓMO CITAR ESTE ARTÍCULO

Otero Ospina, Joel Tupac. 2025. “Los procesos territoriales en los seres vivos”. *Cuadernos de Geografía: Revista Colombiana de Geografía* 34 (2): 296-308. <https://doi.org/10.15446/rcdg.v34n3.108738>.

✉ Universidad Nacional de Colombia, Palmira – Colombia. ✉ jtoteroo@unal.edu.co – ORCID: 0000-0002-0810-183X.
✉ Correspondencia: Joel Tupac Otero Ospina, Cra 32 # 12-00, Palmira, Valle del Cauca, Colombia.

Territorial Processes in Living Organisms

Abstract

The human being has been considered a territorial species; however, there has been little dialogue between zoologists and humanistic scientists around the concept of territory. Although the existence of territory between microorganisms and plants is recognized, it is not clear the relationship between the concept of territory in the human sciences and that applied to other living beings. This study has the purpose of identifying territorial processes in a broad variety of living forms to fully understand the concept of territory. Through a review of the literature, the fundamental elements that apply to this concept in both biological and human sciences were identified. Despite the great conceptual diversity that has been given to the concept, there are some unifying principles that allow integrating the uses of said term into different areas of knowledge as microbiology, botany, zoology, and the humanities. In the present analysis, territorial processes were identified in a great variety of living organisms that must defend a space for their survival.

Keywords: botany, defense, space, phytogeography, humanities, zoology.

Highlights: reflection article, which addresses the conceptual integration of the concept of territory in different areas of biology with the humanities. In the groups analyzed, the defense and control of space are unifying principles in the application of the concept of territory.

Processos territoriais nos seres vivos

Resumo

O ser humano tem sido considerado uma espécie territorial; no entanto, tem havido pouco diálogo entre zoólogos e cientistas humanistas em torno do conceito de território. Embora se reconheça a existência de território entre microrganismos e plantas, não está claro qual é a relação entre o conceito de território nas ciências humanas e aquele aplicado a outros seres vivos. Este estudo tem como objetivo identificar processos territoriais em uma ampla variedade de seres vivos para a compreensão do conceito de território. Por meio de uma revisão da literatura, foram identificados os elementos fundamentais que se aplicam ao este conceito tanto nas ciências biológicas quanto nas ciências humanas. Contribuições, resultados ou achados. Apesar da grande diversidade conceitual que tem sido dada ao conceito, existem alguns princípios unificadores que permitem integrar os usos do referido termo em diferentes áreas do conhecimento, como microbiologia, botânica, zoologia e ciências humanas. Na presente análise, foram identificados processos territoriais em uma grande variedade de organismos vivos que devem defender um espaço para sua sobrevivência.

Palavras-chave: botânica, defesa, espaço, fitogeografia, humanidades, zoologia.

Ideias destacadas: artigo de reflexão, que aborda a integração conceitual do conceito de território em diferentes áreas da biologia com as humanidades. Nos grupos analisados, a defesa e o controle do espaço são princípios unificadores na aplicação do conceito de território.

Introducción

El territorio ha sido definido como un área que tiene posesión por una persona natural o jurídica o por un grupo de personas representado por una organización, una empresa o por el Estado en cualquiera de sus niveles de organización (vereda, comuna, corregimiento, municipio, departamento o país) (Geiger 1996). Por su parte, la Real Academia de la lengua española define “territorio” como: una “[p]orción de la superficie terrestre perteneciente a una nación, región, provincia, etc”; como un “[t]erreno (campo o esfera de acción)”; o como un “[c]ircuito o término que comprende una jurisdicción, un cometido oficial u otra función análoga”. También lo define como un “[t]erreno o lugar concreto, como una cueva, un árbol o un hormiguero, donde vive un determinado animal, o un grupo de animales relacionados por vínculos de familia, y que es defendido frente a la invasión de otros congéneres” (RAE s.f.). Como puede observarse, la mayoría de las definiciones aquí presentadas se centran en los territorios humanos; sin embargo, en la cuarta acepción también se considera el territorio animal. Desde estas definiciones, se evidencia una preferencia por la percepción de territorio humano sobre el animal, y una falta de unificación en las perspectivas. No obstante, el concepto de territorio tiene diferentes aplicaciones según el área del conocimiento que lo emplee.

A diferencia del territorio, la territorialidad se refiere al mecanismo mediante el cual un territorio es defendido. En los sistemas biológicos, esta defensa puede estar regulada por factores químicos —como el marcaje o la producción de sustancias metabólicas— o por factores comportamentales —como las conductas agresivas o de defensivas—. En los seres humanos, la territorialidad puede estar reforzada por factores culturales. Por su parte, la territorialización se define como el proceso de adscribir un área geográfica o un comportamiento a un territorio (Castaño-Aguirre et ál. 2021).

Robert Ardrey define el territorio como “el espacio, ya sea en la tierra, en el agua o en el aire, el cual es defendido por un animal o un grupo de animales como una propiedad exclusiva” (1966, 6). Aunque esta definición se centra en una perspectiva animal, también podría aplicarse al caso humano si se interpreta como una forma particular de un concepto más general. Pareciera pues que los principios de la territorialidad en el mundo animal constituyen la base de la territorialidad en la especie humana, lo que sugiere que este proceso en los humanos

es de carácter instintivo, heredado de nuestros ancestros animales (Ardley 1966).

A partir de las diversas definiciones analizadas, podemos considerar que la territorialidad es un fenómeno que trasciende lo humano, al desplegarse entre múltiples formas vivas. Sin embargo, la visión antropocentrista del mundo ha llevado a concebir el territorio exclusivamente desde percepciones humanas, con énfasis en el contexto cultural. Las nociones más inclusivas carecen de amplia difusión debido a la escasa interlocución entre los etólogos —que estudian el comportamiento animal—, y los científicos humanistas, quienes abordan la territorialidad desde enfoques culturales.

Un punto de encuentro entre las nociones de territorio humano y animal podría encontrarse en la percepción territorial de las mascotas, como los perros o los gatos, donde la territorialidad es ampliamente reconocida. El amo puede notar fácilmente el cambio de comportamiento en su perro cuando este se encuentra en casa —también su territorio— en comparación con cuando lo lleva a pasear fuera de ese espacio. Un comportamiento común en algunos perros es la agresividad hacia personas que ingresen en su territorio; de esta forma, los perros guardianes protegen las propiedades humanas.

Un observador distraído podría atribuir dicho comportamiento a los milenios de interacción entre humanos y cánidos, sin embargo, no puede ignorarse que la territorialidad es anterior a la domesticación del perro, tanto en los humanos como en los cánidos. Así, los ancestros directos de los perros —los lobos— exhiben comportamientos territoriales (Smith et ál. 2015). Aunque es más reconocible en animales, el comportamiento territorial no es exclusivo de ellos; también se ha propuesto su existencia en otros seres vivos, como las plantas y los microorganismos.

Territorialidad en microorganismos y hongos: una perspectiva evolutiva

Desde una perspectiva evolutiva, para las especies la posesión y defensa de un territorio incrementa la probabilidad de reproducción y, por ende, de dejar descendencia (Both y Visser 2000). Sin embargo, existen grupos tradicionalmente no asociados con este comportamiento, como los microorganismos, en los cuales la territorialidad ha sido relativamente poco estudiada. No obstante, los microbiólogos que hayan trabajado con organismos contaminantes en sus cultivos *in vitro*, habrán observado indicios de territorialidad en las colonias microbianas. Un caso típico

es la aparición de las llamadas zonas de antagonismo, formadas cuando dos colonias de hongos están enfrentadas en una placa de cultivo (Wang et ál. 2019). Cada colonia puede reconocerse por su crecimiento radial a partir del inóculo, con patrones de crecimiento homogéneo dentro de cada cepa; pero cuando se enfrentan a otra colonia de un microorganismo diferente, aparece una anomalía reconocible en su crecimiento. Incluso el color del medio de cultivo en muchos casos se modifica (Ezrari et ál. 2021). Esta es una evidencia de una actividad bioquímica que demarca la territorialidad en estos microorganismos.

Otro caso paradigmático son los halos de inhibición en cultivos bacterianos, que son inducidos por otra bacteria o por la presencia de un hongo en el cultivo. De hecho, fue así como Alexander Fleming identificó la Penicilina a principios del siglo XX (Prieto 2007). La presencia de estas sustancias de origen microbiano que inhiben a otros microorganismos es una evidencia de territorialidad a una escala microscópica.

Recientemente, se ha demostrado que bacterias de la piel de los humanos como *Bacillus subtilis* y *Staphylococcus epidermidis* compiten por microespacios. Así, *B. subtilis* cuando está en la proximidad de *S. epidermidis* tiene la capacidad de producir chlorotetaina, una molécula antimicrobial que degrada las colonias de *S. epidermidis* (Hernandez-Valdes et ál. 2020). A su vez, *S. epidermidis* tiene la capacidad de generar resistencia contra *B. subtilis* (Hernandez-Valdes et ál. 2020). De esta manera, el territorio microbiano puede definirse como el espacio donde un microorganismo repele a otros mediante compuestos antibióticos.

En hongos descomponedores de madera, la territorialidad adquiere mayor complejidad. El micelio de un hongo saprófito no solo ocupa un territorio, sino que lo convierte en su fuente de nutrientes y, por lo tanto, puede maximizar su acceso mediante una batalla química con otros micelios circundantes (Boddy y Hiscox 2016), estas interacciones generan barreras pigmentadas en la zona de contacto —llamadas “contacto micelial bruto”— y puede generar cambios en los patrones de crecimiento de los micelios que interactúan, en su expresión genética, y en la producción de metabolitos por parte de dichos hongos. Esta competencia genera múltiples mecanismos antagónicos que varían desde el reemplazamiento de uno de los competidores por el otro, hasta el punto muerto donde ninguna especie puede apoderarse del territorio en disputa. Entre estos dos extremos hay sustituciones parciales donde una especie solo es capaz de capturar parte del territorio del oponente, y reemplazamiento mutuo

cuando ambas especies obtienen parte del territorio de la otra especie.

El resultado de estas interacciones está determinado por la habilidad relativa de capturar y defender el territorio por parte de las especies enfrentadas. Sin embargo, diferentes especies pueden variar sus estrategias durante el combate, favoreciendo el ataque o la defensa. Algunos hongos combinan las estrategias de ataque y defensa, mientras que otros se enfocan solo en una de ellas, pero no en la otra (Boddy y Hiscox 2016). Por ejemplo, el hongo colonizador secundario *Stereum hirsutum* es relativamente pobre en ganar nuevo territorio en madera en descomposición, pero puede defender el territorio ocupado contra otros hongos colonizadores secundarios más combativos como *Hypholoma fasciculare* y *Phanerochaete velutina* (Hiscox et ál. 2015).

La evidencia anteriormente presentada sugiere que los hongos descomponedores de la madera se enfrentan entre sí, en una batalla campal por el acceso a un espacio vital invisible al ojo desnudo del humano, que podríamos llamar territorio fúngico. Pero, no solo los hongos compiten por el espacio, también las plantas lo hacen.

Territorio vegetal: estrategias de competencia y defensa

A primera vista, podría asumirse que las plantas, seres aparentemente pasivos, carecen de territorialidad porque no poseen un movimiento autónomo similar al de los animales. Sin embargo, al igual que los animales, desarrollan estrategias activas para defender su espacio vital. Un ejemplo evidente es la competencia con otras por el acceso a la luz (Figura 1), donde el crecimiento vertical determina el acceso a este recurso crítico. El resultado es una jerarquía clara: unos pocos individuos dominantes capturan la luz, mientras otros quedan relegados a la sombra. Este proceso refleja una selección territorial en la que solo las plantas más competitivas alcanzan su máximo desarrollo.

Pero ¿cómo compiten las plantas? Es ampliamente aceptado que los vegetales compiten por los recursos necesarios para su sobrevivencia como el agua, la luz y las sales minerales. Aunque la luz es la fuente energética para la fotosíntesis, y mediante el crecimiento las plantas maximizan su acceso, varios autores han planteado que la competencia más intensa en los vegetales se realiza debajo del suelo (Farrior et ál. 2013).

Las raíces de las plantas interactúan mediante la competencia por recursos del suelo (Schenk, Callaway y Mahall

1999). Esto genera procesos de segregación radical que han sido estudiados en detalle. La segregación de las raíces ocurre cuando una especie explota el suelo a un nivel tal, que las raíces de los competidores no proliferan en el mismo volumen de suelo. La segregación radical puede ocurrir mediante mecanismos directos o indirectos. Dentro de los mecanismos indirectos se encuentra la competencia

por nutrientes, así resulta una disminución de nutrientes como consecuencia de la presencia de una raíz preestablecida por una planta competidora. Varios estudios han mostrado que la competencia radical genera cambios en la densidad y distribución de raíces en el suelo¹. Por otro lado, las interacciones directas entre raíces incluyen la alelopatía, las señales no tóxicas y las señales eléctricas.



Figura 1. Competencia entre un liquen y un musgo por el territorio en un tronco de un árbol. Fotografía de Otero, octubre de 2021.

Hoy sabemos que la competencia vegetal puede incluir armas químicas que limitan el establecimiento de otras especies conocido como alelopatía. La alelopatía es un tipo de competencia por interferencia, en la cual una planta genera compuestos químicos que afectan la sobrevivencia, crecimiento o reproducción de plantas vecinas (Rice 2012). Estas sustancias pueden ser compuestos volátiles que se difunden por el aire, exudados liberados desde la raíz o elementos producto de la descomposición de las ramas y las hojas que caen al suelo (Aziz et ál. 2021). Las sustancias alelopáticas pueden ser producidas por los órganos arriba del suelo que al depositarse en la superficie se diluyen en el suelo afectando las raíces de especies a su alrededor, pero son los exudados radicales la fuente más comúnmente aceptada (Schenk, Callaway y Mahall 1999). Uno de los casos más estudiados de la alelopatía es la inhibición de la germinación de semillas (Xu et ál. 2023).

Las señales entre raíces, mediante compuestos no tóxicos, puede jugar un papel importante que aún no es comprendido en su totalidad. Se sabe que los compuestos no tóxicos juegan un rol preponderante en la interacción de relaciones simbióticas de las raíces con microorganismos de la rizosfera, como bacterias y hongos. Dentro de los compuestos involucrados en estas señalizaciones se encuentran los compuestos fenólicos, los flavonoides, los oligosacáridos y las lectinas (Schenk, Callaway y Mahall 1999). Sin embargo, distinguir en el suelo entre compuestos tóxicos y señales no tóxicas es una tarea compleja.

La ubicuidad del comportamiento territorial entre los animales ha establecido a la territorialidad como un concepto central dentro del estudio del comportamiento

¹ Véase literatura citada en Schenk (2006).

animal (incluido el ser humano), desde una perspectiva ecológica y sociológica (Malmberg 1980; Wilson 2000). Aunque en las plantas ese concepto es poco utilizado, la segregación radical activa podría sugerir que también ocurre territorialidad (Schenk, Callaway y Mahall 1999). La utilización del término territorio enfatiza la similitud conceptual entre algunos tipos de segregación de las raíces y el territorio de algunos animales. Por definición, el territorio debe ser defendido, por lo tanto, la segregación de las raíces debido a la estructura del suelo, arquitectura radical o restricciones fisiológicas no constituirían territorialidad. Sin embargo, la defensa activa mediante la segregación de compuestos alelopáticos es equivalente a la defensa territorial animal, en cuyo caso puede variar desde los comportamientos de exclusión agresiva de intrusos a una marcación con señales químicas (Anderson y Hill 1965; Wilson 2000), o un despliegue visual, una vocalización, la producción de toxinas y el combate (Malmberg 1980; Wilson 2000). Adicionalmente, las relaciones simbióticas entre plantas e insectos pueden tener un efecto territorial entre las plantas. Por ejemplo, los “jardines del diablo” son grandes extensiones en donde casi exclusivamente habita la especie de árbol *Duroia hirsuta*. En el interior de sus tallos huecos anida la hormiga *Myrmelachista schumanni*, la cual envenena las plantas de otras especies cercanas a sus colonias con ácido fórmico (Frederickson, Greene y Gordon 2005).

Como en algunos animales, la defensa territorial en las plantas solo puede ser inferida por sus efectos. Por ejemplo, en aves la vocalización no siempre corresponde a una propiedad que demarca su despliegue sexual, defensa territorial o llamadas de advertencia. Esta función solo puede ser deducida mediante observaciones detalladas del animal. Similarmente, los mecanismos de defensa de la alelopatía y mecanismos no tóxicos pueden relacionarse con mecanismos de territorialidad (Schenk, Callaway y Mahall 1999). Bajo estos preceptos, se puede definir el territorio vegetal como el espacio que ocupa una planta mediante su crecimiento, que genera una mejor capacidad competitiva por los recursos clave para su supervivencia. En la próxima sección se discute en más detalle la territorialidad en animales.

Territorio animal: mecanismos y manifestaciones de defensa

En etología, el concepto de territorio ha sido ampliamente debatido, con más de 48 definiciones —variación

conceptual que depende del enfoque del estudio y del grupo taxonómico— (Maher y Lott 1995). La más aceptada lo describe como “un espacio defendido”. Sin embargo, se puede distinguir una diferencia entre la definición conceptual y la definición operacional, ya que una misma definición conceptual puede tener variaciones cuando se aplica operativamente a diferentes casos de estudio. Por ejemplo, la definición conceptual es que el comportamiento de los animales excluye a otros individuos de un área determinada (el territorio). En este caso, la definición operacional describe el tipo de comportamientos asociados con la defensa del territorio y cómo se registran, cómo se analizan y cómo se interpretan estos comportamientos. La mayoría de las definiciones conceptuales de territorio se enmarcan en tres enfoques: (i) áreas defendidas, (ii) áreas exclusivas, y (iii) dominancia específica de un sitio (Maher y Lott 1995).

Un concepto fundamental relacionado con el uso del espacio por los animales es el rango de hogar (Börger, Dalziel y Fryxell 2008). Típicamente, las investigaciones sobre el rango de hogar se han dividido de tres maneras diferentes: (i) modelos analíticos basados en física estadística (Turchin 1998; Okubo y Levin 2001; Moorcroft, Lewis y Crabtree 2006), (ii) modelos individualizados basados en la teoría del forrajeo óptimo (Mitchell y Powell 2004; Powell y Mitchell 2012), y (iii) modelos estadísticos basados en la ecología del comportamiento y la historia natural (Burt 1943; Worton 1987; Powell 2000; Laver y Kelly 2008).

El rango de hogar se define como el área donde un animal se desplaza para sobrevivir y reproducirse (Burt 1943). La territorialidad emerge cuando este espacio incluye la defensa activa mediante agresividad o señalización (Börger, Dalziel y Fryxell 2008). En animales, las características esenciales del territorio, que lo diferencia del rango de hogar son: (i) límites definidos, (ii) presencia de defensores o señales que disuaden intrusos, y (iii) uso exclusivo por parte del poseedor (Brown y Orians 1970).

Aunque la mayoría de los estudios biológicos sobre territorialidad se centran en vertebrados, los insectos exhiben comportamientos territoriales sofisticados (Baker 1983), documentados mediante experimentos de remoción (Baker 1972, 1983; Davies 1978). Las señales de despliegue de los insectos para la defensa del territorio son similares a las de los vertebrados e incluyen principalmente tres categorías: (i) despliegue físico, (ii) señales acústicas, y (iii) señales olfativas (Baker 1983).

Dentro de las señales de despliegue físico, se destacan los patrones de coloración de luz visible o ultravioleta de

algunos machos de mariposa, la coloración de las libélulas, los destellos de luz de las luciérnagas en la noche y los comportamientos de patrullaje y el vuelo sostenido de algunas moscas. Las señales acústicas de los insectos son conocidas en grillos, cigarras y saltamontes. En estos grupos, a las señales acústicas se les conoce como estridulación y han sido asociadas con los patrones de espaciamento de los machos y con la atracción de pareja. Por su parte, las señales olfativas son conocidas en moscas parasíticas. En machos de algunas abejas solitarias del género *Centris*, se ha demostrado que la secreción de feromonas alrededor de recursos florales sirve para la demarcación de territorios de forrajeo (Raw 1975). En insectos sociales, las hormigas son conocidas por la producción de feromonas de marcaje (Hölldobler y Wilson 1977).

En la Reserva Natural La Planada en Ricaurte, Nariño (Colombia), habita la abeja *Euglossa nigropilosa*, una especie emparentada con las abejas de la miel, *Apis mellifera*. A diferencia de su pariente famosa, *E. nigropilosa* tiene nidos comunales, sin reina, y no produce miel. Los nidos están en cavidades protegidas de la lluvia, donde coexisten unas pocas decenas de hembras. Cada una construye celdas de resina y las aprovisiona con polen. Una vez la celda está completada, la abeja oviposita un huevo en el polen, el cual forma una larva que se desarrolla en varios estados larvarios hasta alcanzar el estado de pupa, para finalmente eclosionar después de hacer la metamorfosis. Cada abeja tiene grupos de celdas adyacentes que defiende de abejas vecinas. Es posible hacer mapas de sus territorios dado que son agresivas con las vecinas. Las propietarias tienen razones para defender sus territorios, pues en ocasiones las vecinas pueden usurpar celdas recién ovipositadas y reemplazar el huevo (Otero et ál. 2008). La evidencia de la existencia del territorio se manifiesta por la defensa agresiva.

En insectos, los conflictos territoriales pueden escalar hasta llegar al combate físico. Varios grupos tienen estructuras que pueden ser utilizadas para este fin, como las mandíbulas de insectos predadores o el aguijón de los himenópteros. Los combates pueden ser intraespecíficos como las guerras de diferentes colonias de la hormiga *Tetramorium caespitum* en Estados Unidos (Willson 1971) o interespecíficos como el que ocurre entre las abejas angelitas de Australia *Tetragonula carbonaria* y su pariente *Tetragonula hockingsi* (Cunningham et ál 2014). Otro ejemplo de territorio en insectos es la defensa de nidos por parte de las hormigas. Una particularidad de la territorialidad en los insectos sociales como las abejas, las

avispas, las hormigas y las termitas es que no son defendidos por individuos aislados. En su lugar, hay grupos de individuos de la misma colonia que defienden en conjunto su territorio. Se han logrado mapear los territorios de hormigas arbóreas territorialmente dominantes en un bosque de Gabón (Dejean et ál. 2015).

Esta defensa comunal del territorio se repite en algunos grupos vertebrados cuando el territorio se pone de manifiesto mediante diferentes mecanismos. Por ejemplo, en los peces, *Neoclinus blanchard* una especie de la costa pacífica de Norteamérica, conocida como el “sarchastic fringehead” (el flequillo sarcástico) que habita en el interior de conchas de caracol, exhibe un comportamiento territorial extremo conocido como “gaping display” (pantalla enorme), en el cual el individuo se enfrenta a su adversario con la boca abierta (Hongjamrassilp, Summers y Hastings 2018). Este comportamiento ha resultado en el desarrollo de sus mandíbulas, que son extremadamente largas y que pueden extenderse hacia atrás de la cabeza, durante el despliegue agresivo (Hongjamrassilp, Summers y Hastings 2018). La especie también presenta una extensión de la membrana bucopalatal con una coloración llamativa.

Los machos de las lagartijas del género *Anolis* tienen una gula en su garganta que despliegan ante machos de la misma especie. Se ha planteado que este despliegue tiene bases territoriales. Por ejemplo, desde principios del siglo pasado se ha conocido que los machos de *Anolis sagrei*, en Cuba, realizan despliegues territoriales (Evans 1938). Un reciente estudio reporta que en *Anolis carolinensis*, los territorios de los machos son más pequeños que los de las hembras y que el tamaño corporal es el determinante más importante que define el tamaño de territorio (Weber, Anthony y Lailvaux 2021). La defensa territorial debería verse reflejada en el éxito reproductivo del individuo territorial si estuviera relacionada con el acceso a la pareja. Descartando la calidad territorial, el incremento en el tamaño territorial y la defensa de territorios implican un aumento en el costo energético para mantenerlos. De este modo, el comportamiento territorial ha surgido cuando los beneficios superan los costos de defender un área específica; por lo tanto, la territorialidad exige un compromiso determinado por una estrategia óptima.

La territorialidad en aves ha sido estudiada ampliamente por los naturalistas desde principios del siglo pasado. En 1920 Eliot Howard publicó su magnífica obra *Territory in Bird Life* (El territorio en la vida de las aves) (Howard 1920). Una de las manifestaciones de

territorialidad, que comúnmente es observada en la vida cotidiana, es el enfrentamiento de un ave con su imagen especular (Figura 2). Adicionalmente, en muchas zonas de la América tropical con pasturas abiertas se puede observar y escuchar el estridente sonido de parejas o grupos de los pellares (*Vanellus chilensis*) defendiendo las áreas

de anidación. Esta especie deposita en el suelo sus huevos que se camuflan con la superficie. Cuando eclosionan los polluelos son cuidados por sus padres hasta que pueden valerse por sus propios medios. En este momento el territorio puede desintegrarse hasta que la próxima camada está en gestación.



Figura 2. Mielero enfrentándose a su imagen en un espejo.
Fotografía de Enrique Ascanio, febrero de 2021.

Algunos mamíferos utilizan marcas de olor para demarcar sus territorios. Los olores en los mamíferos pueden contener información muy diversa. Se ha planteado un sistema de clasificación de los diferentes olores con base en análisis químicos y de comportamiento. Los olores sociales de los mamíferos pueden ser divididos en dos grupos: olores de identificación y olores emotivos (Halpin 1986). Los primeros son el producto del metabolismo del individuo sin que medien estímulos adicionales. Los segundos son el resultado de factores emocionales o de estímulos externos. Se han caracterizado nueve diferentes tipos de información contenida en los olores sociales de los mamíferos: identificadores de especie, edad, sexo, pertenencia a un grupo social, individualidad, estatus social, estado reproductivo, estado de maternidad, y olores de estrés (Brown 1979). Los olores sociales pueden ser modificados por la dieta, por los niveles hormonales y por la acción de bacterias que habitan la superficie del animal. Uno de los procesos mediados por estos olores es la territorialidad (Brown 1979).

Los mecanismos neuronales asociados con las agresiones territoriales en ratones están regulados por la corteza cerebral (Zha et ál. 2020). La amígdala medial, el núcleo del lecho de la estría terminal, la región CA2 del hipocampo, el hipocampo ventral, el tabique lateral (LS), la división ventral del núcleo premamilar, y la división ventro-lateral del núcleo ventro-medial del hipotálamo regulan la agresión territorial en ratones, pero es este último el nodo esencial en el control de las interacciones y la expresión de los ataques (Zha et ál. 2020). Otras regiones del cerebro también pueden participar para modular la agresión de manera directa o indirecta. Los despliegues agresivos pueden ser muy variables ya que están bajo la influencia de una gran cantidad de factores tales como el ambiente social, el estatus jerárquico del individuo, el estado de vigilancia y la memoria que están asociados con estructuras corticales del cerebro (Zha et ál. 2020). Adicionalmente se ha identificado que algunas feromonas derivadas de excreciones de machos pueden desencadenar procesos agresivos en ratones.

Estos compuestos volátiles son detectados por neuronas con quimiorreceptores que desencadenan la respuesta agresiva (Trouillet et ál. 2019).

La territorialidad animal responde a dos procesos complementarios: uno centrado en el poseedor de territorio y otro en el intruso. Cada individuo que interactúa territorialmente puede jugar uno de esos roles (Hirschenhauser et ál. 2004). Dentro del rol del poseedor del territorio se presentan los comportamientos de defensa mediante interacciones agresivas, mientras que el rol de intruso se caracteriza por comportamientos de escape. El conflicto se da cuando dos individuos diferentes juegan el papel de poseedores del territorio. En dicho caso se puede presentar un combate en el cual resulta un ganador que tiene acceso al territorio.

Territorio humano: dimensiones culturales y psicológicas de la espacialidad

Aunque algunos autores distinguen entre la territorialidad animal y humana, existe consenso en que *Homo sapiens* es una especie intrínsecamente territorial (Pérez y Uribe 2016; Mazurek 2018), y el comportamiento territorial ampliamente observado en otras especies animales es característico de nosotros mismos (Ardrey 1966). Robert Ardrey, pionero en esta analogía, propuso en *The Territorial Imperative* (1966) que nuestro comportamiento espacial comparte raíces evolutivas con otras especies. Sin embargo, la territorialidad humana trasciende lo biológico al incorporar dimensiones culturales y psicológicas, lo que explica las variaciones interculturales en su concepción (García, 1976). En esencia, el territorio humano se define como el espacio que garantiza la supervivencia individual o colectiva y que sus poseedores están dispuestos a defender.

El concepto de territorio en los humanos admite múltiples aproximaciones disciplinares, cada una con su propio enfoque analítico, por ejemplo: en las ciencias políticas, se estudia como expresión de relaciones de poder que cristalizan en la noción de Estado (Elden 2010); la economía lo examina a través de los procesos productivos (Dissart y Vollet 2011); la antropología

destaca su dimensión simbólica, vinculada a tradiciones y significados culturales (García 1976); la sociología lo analiza como producto de las interacciones sociales (Brighenti 2010); y la psicología lo interpreta como proyección de la identidad personal (Retamal y Echeverría 2017).

Todas las perspectivas comparten dos elementos fundamentales: defensa y dominio. La característica más sobresaliente de la territorialidad es el uso exclusivo del espacio en la cual se puede diferenciar una exclusividad positiva y una negativa (García 1976). La exclusividad positiva denota el acceso de un individuo o un grupo de individuos a un espacio, mientras que la exclusividad negativa implica una exclusión del resto. En los humanos, el espacio es socializado y culturizado marcando una diferencia clave con relación a los territorios animales. García (1976) define el territorio humano como “el sustrato espacial necesario donde transcurre toda relación humana”. Teniendo en cuenta que existen relaciones entre la cultura y el lenguaje, se podría decir también que el territorio es el espacio semantizado; es decir, el espacio al cual se le da un significado por parte de un individuo o un grupo de individuos.

El concepto de territorio trasciende las barreras taxonómicas, manifestándose como un principio organizativo fundamental en sistemas biológicos y sociales. Desde colonias microbianas que delimitan su espacio mediante metabolitos inhibidores hasta Estados-nación que establecen fronteras mediante acuerdos políticos, la territorialidad comparte una estructura tridimensional: (i) espacial (área delimitada y defendida), (ii) social (relación entre entidades reguladoras e intrusos) y (iii) funcional (vinculación con objetivos vitales o estratégicos). Esta triada se adapta escalarmemente: mientras en hongos descomponedores el territorio equivale al micelio nutricional (mm^2), en humanos puede abarcar desde el espacio personal (1 m^2) hasta territorios nacionales (millones de km^2). La universalidad de este patrón sugiere que la territorialidad, más que un comportamiento aislado, constituye un meta-mecanismo evolutivo convergente para optimizar el acceso a recursos en entornos competitivos (Figura 3).

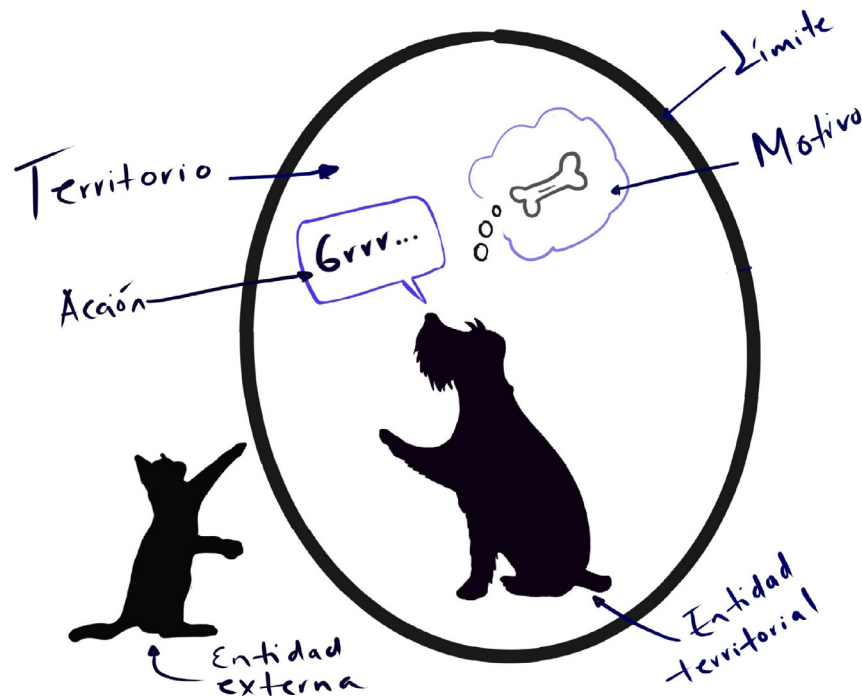


Figura 3. Esquema de los elementos comunes en la aplicación del concepto de territorio.
Fuente: Yasmín Alomía (2022).

Conclusiones

El presente análisis identifica procesos territoriales en diversos organismos, desde microorganismos hasta especies complejas. Si definimos territorio como un espacio defendido activamente, se deduce que la territorialidad emerge como un fenómeno inherente a la vida misma, pues todos los organismos requieren garantizar el acceso a recursos para su supervivencia. Estos comportamientos territoriales presentan un componente instintivo básico, lo que revela una conexión evolutiva profunda entre las distintas formas de vida. En este contexto, la territorialidad humana representa una manifestación particular —aunque no única— de este principio biológico universal.

Los mecanismos que generan territorios surgen de interacciones competitivas, tanto intra como interespecíficas. En los humanos, las estrategias de territorialización reflejan una síntesis compleja de patrones observados en otras especies, aunque mediados por factores culturales y simbólicos. Esta perspectiva comparativa permite concluir que la territorialidad, pese a su universalidad, exhibe una notable diversidad de expresiones, adaptadas a las presiones ecológicas y sociales de cada organismo.

Agradecimientos

El presente estudio se desarrolló con el apoyo de la Oficina de Investigación y Extensión de la Universidad Nacional de Colombia sede Palmira (DIEPAL) durante mi año sabático. Le agradezco a Yasmín Alomía y a Guillermo Andrés Ospina por importantes comentarios al manuscrito. Así mismo, a Alomía por el diseño de la Figura 3 y a Enrique Ascanio por la Figura 2.

Referencias

- Anderson, Paul K. y James Hill. 1965. "Mus musculus: Experimental Induction of Territory Formation". *Science* 148 (3678): 1753-1755.
- Ardrey, Robert. 1966. *The Territorial Imperative: A Personal Inquiry into the Animal Origins of Property and Nations*. Oxford England: Dell Publishing Company, Inc.
- Aziz, Muhammad Mohsin, Ali Ahmad, Ehsan Ullah, Ahmad Kamal, Muhammad Yasir Nawaz y Hafiz Hussain Ali. 2021. "Plant Allelopathy in Agriculture and Its Environmental and Functional Mechanisms: A Review". *International Journal of Food Science and Agriculture* 5 (4): 623-626. <http://doi.org/10.26855/ijfsa.2021.12.009>

- Baker, Robert R. 1972. "Territorial Behaviour of the Nymphalid Butterflies, *Aglais urticae* (L.) and *Inachis io* (L.)". *Journal of Animal Ecology* 41 (2): 453-469. <https://doi.org/10.2307/3480>
- Baker, Robert R. 1983. "Insect Territoriality". *Annual Review of Entomology* 28 (1): 65-89. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.28.010183.000433>
- Boddy, Lynne y Jennifer Hiscox. 2016. "Fungal Ecology: Principles and Mechanisms of Colonization and Competition by Saprotrophic Fungi". *Microbiology spectrum* 4 (6): 1-16. <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.funk-0019-2016>
- Boddy, Lynne, O. M. Gibbon y Martin A. Grundy. 1985. "Ecology of *Daldinia concentrica*: Effect of Abiotic Variables on Mycelial Extension and Interspecific Interactions". *Transactions of the British Mycological Society* 85 (2): 201-211. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(85\)80183-2](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(85)80183-2)
- Börger, Luca, Benjamin D. Dalziel y John M. Fryxell. 2008. "Are There General Mechanisms of Animal Home Range Behaviour? A Review and Prospects for Future Research". *Ecology Letters* 11 (6): 637-650. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01182.x>
- Both, Christiaan y Marcel E. Visser. 2000. "Breeding Territory Size Affects Fitness: An Experimental Study on competition at the Individual Level". *Journal of Animal Ecology* 69 (6): 1021-1030. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2000.00458.x>
- Brighenti, Andrea Mubi. 2010. "On Territorology: Towards a General Science of Territory". *Theory, culture & society* 27 (1): 52-72. <https://doi.org/10.1177/0263276409350357>
- Brown, Jerram L. y Gordon H. Orians. 1970. "Spacing Patterns in Mobile Animals". *Annual Review of Ecology and Systematics* 1 (1): 239-262. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.01.110170.001323>
- Brown, Richard E. 1979. "Mammalian Social Odors: A Critical Review". *Advances in the Study of Behavior* 10: 103-162. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60094-7](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60094-7)
- Burt, William Henry. 1943. "Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals". *Journal of Mammalogy* 24 (3): 346-352. <https://doi.org/10.2307/1374834>
- Castaño-Aguirre, Carlos Alberto, Pilar Baracaldo-Silva, Angela Milena Bravo-Arcos, Joan-Sebastián Arbeláez-Caro, Juliana Ocampo-Fernández y Olga-Liliana Pineda-López. 2021. "Territorio y territorialización: una mirada al vínculo emocional con el lugar habitado a través de las cartografías sociales". *Revista Guillermo de Ockham* 19 (2): 201-217. <https://doi.org/10.21500/22563202.5296>
- Cunningham, John Paul, James P. Hereward, Tim A. Heard, Paul J. de Barro y Stuart A. West. 2014. "Bees at War: Interspecific Battles and Nest Usurpation in Stingless Bees". *The American Naturalist* 184 (6): 777-786. <https://doi.org/10.1086/678399>
- Davies, Nicholas B. 1978. "Territorial Defence in the Speckled Wood Butterfly (*Pararge aegeria*): The Resident Always Wins". *Animal Behaviour* 26: 138-147. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(78\)90013-1](https://doi.org/10.1016/0003-3472(78)90013-1)
- Dejean, Alain, Suzanne Ryder, Barry Bolton, Arthur Compin, Maurice Leponce, Frédéric Azémar, Régis Céréghino, Jérôme Orivel y Bruno Corbara. 2015. "How Territoriality and Host-Tree Taxa Determine the Structure of Ant Mosaics". *The Science of Nature* 102 (5-6). <https://doi.org/10.1007/s00114-015-1282-7>
- Dissart, Jean-Christophe y Dominique Vollet. 2011. "Landscapes and Territory-Specific Economic Bases". *Land Use Policy* 28 (3): 563-573. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2010.11.004>
- Elden, Stuart. 2010. "Land, Terrain, Territory". *Progress in Human Geography* 34 (6): 799-817. <https://doi.org/10.1177/0309132510362603>
- Evans, L. T. 1938. "Cuban Field Studies on Territoriality of the Lizard *Anolis sagrei*". *Journal of Comparative Psychology* 25 (1): 97. <https://doi.org/10.1037/h0058993>
- Ezrari, Said, Oumayma Mhidra, Nabil Radouane, Abdessalem Tahiri, Giancarlo Polizzi, Abderrahim Lazraq y Rachid Lahlali. 2021. "Potential Role of Rhizobacteria Isolated from Citrus Rhizosphere for Biological Control of Citrus Dry Root Rot". *Plants* 10 (5): 872. <https://doi.org/10.3390/plants10050872>
- Farrior, Caroline E., David Tilman, Ray Dybzinski, Peter B. Reich, Simon A. Levin y Stephen W. Pacala. 2013. "Resource Limitation in a Competitive Context Determines Complex Plant Responses to Experimental Resource Additions". *Ecology* 94 (11): 2505-2517. <https://doi.org/10.1890/12-1548.1>
- Frederickson, Megan E., Michael J. Greene y Deborah M. Gordon. 2005. "'Devil's Gardens' Bedevilled by Ants". *Nature* 437 (7058): 495-496. <https://doi.org/10.1038/437495a>
- García, José Luis. 1976. *Antropología del territorio*. Madrid: Taller de Ediciones Josefina Betancor.
- Halpin, Zuleyma Tang. 1986. "Individual Odors among Mammals: Origins and Functions". *Advances in the Study of Behavior* 16: 39-70. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60187-4](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60187-4)
- Hernandez-Valdes, Jhonatan A., Lu Zhou, Marcel P. de Vries y Oscar P. Kuipers. 2020. "Impact of Spatial Proximity on Territoriality Among Human Skin Bacteria". *npj Biofilms and microbiomes* 6 (30): 1-13. <https://doi.org/10.1038/s41522-020-00140-0>
- Hirschenhauser, Katharina, Michael Taborsk, Tânia F. Oliveira, Adelino V. M. Canário y Rui Filipe. 2004. "A Test of the 'Challenge Hypothesis' in Cichlid Fish: Simulated Partner and Territory Intruder Experiments". *Animal Behaviour* 68 (4): 741-750. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.12.015>

- Hiscox, Jennifer, Melanie Savoury, Carsten T. Müller, Björn D. Lindahl, Hilary J. Rogers y Lynne Boddy. 2015. "Priority Effects During Fungal Community Establishment in Beech Wood". *The ISME journal* 9 (10): 2246-2260. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.38>
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1977. "Colony-Specific Territorial Pheromone in the African Weaver Ant *Oecophylla Longinoda* (Latreille)". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 74 (5): 2072-2075. <https://doi.org/10.1073/pnas.74.5.2072>
- Hongjamrassilp, Watcharapong, Adam P. Summers y Philip A. Hastings. 2018. "Heterochrony in Fringeheads (*Neoclinus*) and Amplification of an Extraordinary Aggressive Display in the Sarcastic Fringehead (Teleostei: Blenniiformes)". *Journal of Morphology* 279 (5): 626-635. <https://doi.org/10.1002/jmor.20798>
- Howard, Henry Eliot. 1920. *Territory in Bird Life*. Londres: John Murray, Albemarle Street, W. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.56153>
- Laver, Peter N. y Marcella J. Kelly. (2008). "A Critical Review of Home Range Studies". *The Journal of Wildlife Management* 72 (1): 290-298. <https://doi.org/10.2193/2005-589>
- Maher, Christine R. y Dale F. Lott. (1995). "Definitions of Territoriality Used in the Study of Variation in Vertebrate Spacing Systems". *Animal Behaviour* 49 (6): 1581-1597. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)90080-2](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)90080-2)
- Malmberg, Torsten. 1980. *Human Territoriality: Survey on the Behavioural Territories in Man with Preliminary Analysis and Discussion of Meaning*. Berlin, Boston: De Gruyter Mouton. <https://doi.org/10.1515/9783110809442>
- Mazurek, Hubert. (2018). *Espacio y territorio: instrumentos metodológicos de investigación social*. La Paz: Institut de recherche pour le développement (IRD), Universidad para la Investigación Estratégica en Bolivia (U-PIEB).
- Mitchell, Michael S. y Roger A. Powell. 2004. "A Mechanistic Home Range Model for Optimal use of Spatially Distributed Resources". *Ecological Modelling* 177 (1-2): 209-232. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.01.015>
- Moorcroft, Paul R., Mark A. Lewis y Robert L. Crabtree. (2006). "Mechanistic Home Range Models Capture Spatial Patterns and Dynamics of Coyote Territories in Yellowstone". *Proceedings of the Royal Society B* 273 (1594): 1651-1659. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3439>
- Okubo, Akira y Simon A. Levin. (2001). "The Basics of Difusión". En *Diffusion and Ecological Problems: Modern Perspectives*, editado por Akira Okubo y Simon A. Levin, 10-30. Nueva York: Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-4978-6_2
- Otero, Joel Tupac, Patricia Chacón de Ulloa, Philip Arthur Silverstone-Sopkin y Tugrul Giray. 2008. "Group Nesting and Individual Variation in Behavior and Physiology in the Orchid Bee *Euglossa Nigropilosa* Moure (Hymenoptera, Apidae)". *Insectes Sociaux* 55 (3): 320-328. <https://doi.org/10.1007/s00040-008-1009-2>
- Pérez Villa, Pastor Emilio y Víctor Hugo Uribe Castrillón. 2016. "Reflexiones para conceptualizar territorio solidario". *El Ágora USB* 16 (2): 533-546. <https://doi.org/10.21500/16578031.2446>
- Powell, Roger A. 2000. "Animal Home Ranges and Territories and Home Range Estimators". En *Research Techniques in Animal Ecology: controversies and consequences*, editado por Luigi Boitani y Todd K. Fuller, 65-110. Columbia University Press. 65-110.
- Powell, Roger A. y Michael Mitchell. 2012. "What is a Home Range?". *Journal of Mammalogy* 93 (4): 948-958. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-S-177.1>
- Prieto, J. 2007. "El regreso al futuro 10 años después". *Revista Española de Quimioterapia* 20 (2): 241-244.
- RAE (Real Academia Española). sf. *Diccionario de la lengua española*, 23.^a ed. <https://dle.rae.es/territorio>
- Raw, Anthony. 1975. "Territoriality and Scent Marking by Centris Males (Hymenoptera, Anthophoridae) in Jamaica". *Behaviour* 54 (3-4): 311-321. <https://doi.org/10.1163/156853975X00290>
- Retamal Maldonado, A. y B. Echeverría Saavedra. 2017. "El territorio como dimensión fundamental para la construcción de la identidad personal". *Salud y Bienestar Colectivo* 2: 74-88.
- Rice, Elroy L. 2012. *Allelopathy*. Cambridge: Academic press.
- Schenk, H. Jochen. 2006. "Root Competition: Beyond Resource Depletion". *Journal of Ecology* 94 (4): 725-739. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01124.x>
- Schenk, H. Jochen, Ragan Morrison Callaway y Bruce E. Mahall. 1999. "Spatial Root Segregation: Are Plants Territorial?" *Advances in Ecological Research* 28: 145-180. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60032-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60032-X)
- Smith, Douglas W., Matthew C. Metz, Kira A. Cassidy, Erin E. Stahler, Richard T. McIntyre, Emily S. Almberg y Daniel R. Stahler. 2015. "Infanticide in Wolves: Seasonality of Mortalities and Attacks at Dens Support Evolution of Territoriality". *Journal of Mammalogy* 96 (6): 1174-1183. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyv125>
- Trouillet, Anne-Charlotte, Matthieu Keller, Jan Weiss, Trese Leinders-Zufall, Lutz Birnbaumer, Frank Zufall y Pablo Chamero. 2019. "Central Role of G Protein Gαi2 and Gαi2+ Vomeronasal Neurons in Balancing Territorial and Infant-Directed Aggression of Male Mice". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116 (11): 5135-5143. <https://doi.org/10.1073/pnas.1821492116>
- Turchin, Peter. (1998). *Quantitative Analysis of Movement: Measuring and Modeling Population Redistribution in Animals and Plants*. Sunderland: Sinauer Associates.

- Wang, Xiaohui, Qian Li, Junkang Sui, Jiamiao Zhang, Zhaoyang Liu, Jianfeng Du, Ruiping Xu, Yanyan Zhou y Xunli Liu. 2019. "Isolation and Characterization of Antagonistic Bacteria *Paenibacillus jamilae* HS-26 and Their Effects on Plant Growth". *BioMed Research International* 2019: 1-13. <https://doi.org/10.1155/2019/3638926>
- Weber, William David, Nicola M. Anthony y Simon P. Lailvaux. 2021. "Size but Not Relatedness Drives the Spatial Distribution of Males Within an Urban Population of *Anolis Carolinensis* Lizards". *Ecology and Evolution* 11 (6): 2886-2898. <https://doi.org/10.1002/ece3.7248>
- Wilson, Edward. O. 2000. *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge: Harvard University Press.
- Worton, Bruce J. 1987. "A Review of Models of Home Range for Animal Movement". *Ecological Modelling* 38 (3-4): 277-298. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(87\)90101-3](https://doi.org/10.1016/0304-3800(87)90101-3)
- Xu, You, Xin Chen, Le Ding y Chui-Hua Kong. 2023. "Allelopathy and Allelochemicals in Grasslands and Forests". *Forests* 14 (3): 562. <https://doi.org/10.3390/f14030562>
- Zha, Xi, Lei Wang, Zhuo-Lei Jiao, Rong-Rong Yang, Chun Xu y Xiao-Hong Xu. 2020. "vMhvl-Projecting Vglut1+ Neurons in the Posterior Amygdala Gate Territorial Aggression". *Cell Reports* 31 (3): 107517. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2020.03.081>

Joel Tupac Otero Ospina

Posdoctorado en CSIRO Plant Industry, Canberra, Australia. Doctor en Ecología por la Universidad de Puerto Rico, recinto de Río Piedras. Biólogo por la Universidad del Valle. Profesor titular de la Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira, donde dicta cátedras relacionadas con la ecología. Coordinador del Grupo de Investigación en Orquídeas y Ecología Vegetal.