

## 5. ANTECEDENTES

### 5.1 Efecto de borde

En la actualidad, el estudio del efecto del borde constituye un tema especialmente relevante, pues el fenómeno de la fragmentación que hoy en día sufren los ecosistemas repercute en los bosques, provocando un incremento en el borde y, en consecuencia, exponiéndolo a los efectos positivos o negativos que éste implica [López 2004] de acuerdo al organismo analizado. En 1993 el término “efecto del borde” fue utilizado por primera vez en un estudio realizado por Leopold, quien lo empleó para definir lo que resulta cuando dos ecosistemas adyacentes interactúan [López 2004, Bogaert *et al.* 2001]. También puede ser usado para referirse a cambios en la distribución de una variable como consecuencia de la transición entre hábitats [Lidicker 1999]. El borde, en sí, se define como la frontera entre dos tipos de hábitat [Ries y Sisk 2004]. De acuerdo con el tipo de hábitats colindantes, el efecto de borde puede tener un impacto positivo o negativo en las especies.

Laurence *et al.* [2001] formulan la hipótesis de que al aumentar el grado de contraste entre dos hábitats, el flujo biológico disminuye de manera proporcional al aumento de los flujos físicos como es el caso del incremento de la luz en el borde. Traducido esto al efecto de borde, encontramos que el flujo de materia y energía está relacionado con el área y el tipo de borde. A esto se le llama permeabilidad del borde [López 2004]. Este fenómeno puede disminuir el impacto de la fragmentación sobre las especies [Stamp *et al.* 1987, Lidaker 1990, López 2004]. Un ambiente permeable, también llamado ecotono, posee un borde suave; es decir que presenta un gradiente de cambio en el cual aún hay flujo biológico. Un ambiente impermeable, o borde abrupto, representa una barrera que no puede ser atravesada por los organismos especializados, también llamado matriz [López 2004]. Con base en los estudios de Lidicker [1999] se pueden diferenciar dos tipos generales de efectos de borde: el efecto matriz y el efecto ecotono. Esta diferenciación se establece advirtiendo si el borde presenta o no propiedades emergentes; es decir, que se comporte como un hábitat diferente. El efecto matriz se refiere a un cambio abrupto en el que los hábitats adyacentes son totalmente distintos uno de otro y por lo tanto no hay flujo. El efecto de ecotono es un

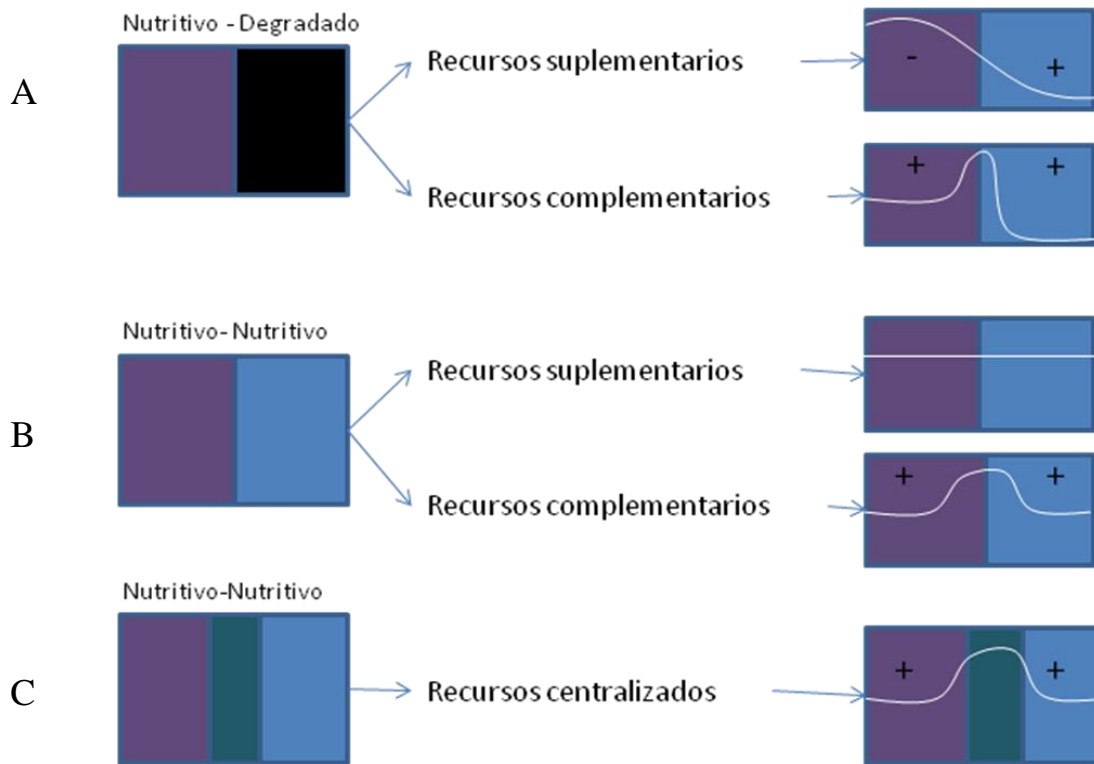
borde más sutil [López 2004, Lidicker 1999]. Los recursos en ambos hábitats pueden ser de dos tipos: complementarios, cuando los recursos son diferentes en cada hábitat; suplementarios, cuando proporcionan el mismo tipo de nutrientes a ambos lados del borde.

Ries y Sisk (2004) crearon un modelo predictivo del efecto de borde (Figura 2), a partir de estudios realizados con aves. En dicho modelo determinaron el probable efecto de borde (positivo o negativo) según el tipo y calidad de los recursos de ambos hábitats. Aun cuando este modelo fue creado para medir el efecto de borde en las aves, sus resultados pueden extrapolarse a otras especies.

Cuando un hábitat rico en recursos se encuentra junto a uno degradado, van a presentarse dos posibles efectos según el tipo de recursos. Cuando los recursos son suplementarios (mismo tipo de nutrientes), el hábitat rico va a sufrir un efecto negativo, mientras que el hábitat degradado presenta un efecto positivo. Por el contrario, cuando los recursos disponibles son del tipo complementario (nutrientes diferentes), hay un efecto positivo para ambos hábitats, creando una zona media con una mayor riqueza en especies (Figura2A). [Ries y Sisk 2004].

Por otro lado, cuando las dos zonas colindantes son igualmente ricas en nutrientes y los recursos son suplementarios, el efecto es neutro para ambos lados, y si se trata de recursos complementarios, vuelve a surgir una zona media de riqueza de recursos y por tanto de especies (Figura2B). [Ries y Sisk 2004].

Por último, cuando ambos hábitats son muy ricos, pueden llegar a formar un microambiente en la zona media. En esta zona hay una gran cantidad de recursos disponibles a los que distintas especies pueden tener acceso, por lo que muchas prefieren habitar en esta zona (Figura2C). [Ries y Sisk 2004].



**Figura 2:** Modelo del efecto de Borde [Ries y Sisk 2004].

## 5.2 Herbivoría

La herbivoría se define como el consumo de plantas realizado por animales [Strauss y Zangerl 2002]. Constituye la interacción planta-animal más frecuente, por lo que es importante en la estructuración de la vegetación [Medinaceli *et al.* 2004]. Los insectos herbívoros utilizan las plantas de diversas maneras: se considera alimentación externa cuando consumen hojas, flores y semillas; por lo contrario, se considera alimentación interna cuando forman minas o agallas [Strauss y Zangerl 2002].

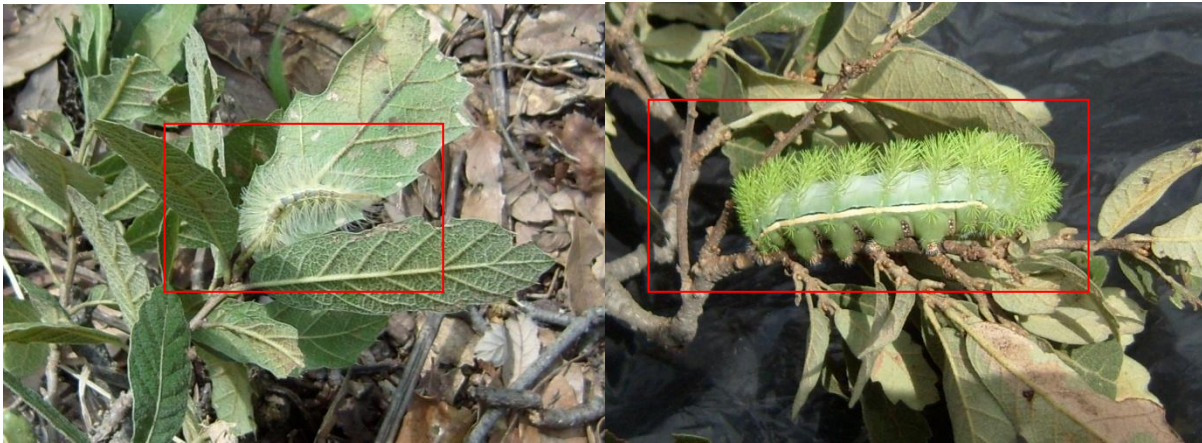
La herbivoría puede verse afectado- por diversos factores como la cantidad de luz u otros factores abióticos [Liang y Stehlik 2009, Baraza *et al.* 2004] el tamaño de la planta [Medinaceli *et al.* 2004], el tejido en el cual se está ejerciendo dicha herbivoría [Baraza *et al.* 2004], la calidad del recurso [Murakami *et al.* 2005] entre otros. Todos estos factores influyen de distinta manera según la planta y los herbívoros que se le encuentran asociados.

### 5.2.1 Herbivoría externa

La herbivoría externa se refiere al aprovechamiento de hojas, semillas, flores y frutos de una planta por parte de animales [Strauss y Zangerl 2002]. Por ejemplo, se han realizado diversos estudios sobre la herbivoría en semillas y la capacidad de un individuo joven de sobrevivir a la presión ejercida por la herbivoría según la cantidad de luz de la zona. Uno de estos es el realizado por Baraza *et al.* (2004), en el cual encontraron que la cantidad de luz disponible afecta al desarrollo de *Q. pirenaica* así como a sus defensas. En dicho estudio, indican que los encinos que se desarrollaban bajo la sombra tenían mayor cantidad de biomasa aunque su altura era menor mientras que los encinos con alta disponibilidad lumínica se desarrollaban más alto y poseían mayor cantidad de defensas químicas en contra de los herbívoros, resultando en mayor cantidad de herbivoría bajo la sombra [Baraza *et al.* 2004]. Los organismos que crecieron bajo la luz solar tenían mayor cantidad de taninas y menos nitrógeno lo que les proporciona mayor resistencia a los herbívoros [Baraza *et al.* 2004]. Un caso similar se presentó al estudiar la relación entre la sombra y la cantidad de herbivoría sobre jengibre silvestre el cual presentó mayores niveles de herbivoría en zonas con mayor cobertura de dosel [Liang y Stehlik 2009]

En otro estudio, Medinaceli (2004), reporta que algunas especies que crecen en los claros de bosque presentan mayor grado de herbivoría que las que se presentan bajo el dosel. Sin embargo, en este estudio se observó que no había diferencias significativas entre la herbivoría de zonas con diferente cantidad de exposición a la luz solar [Medinaceli *et al.* 2004]. Lo que sí resultó significativo fue el tamaño de la planta, pues las plantas de mayor tamaño presentaban así mismo mayor herbivoría [Medinaceli *et al.* 2004].

En el caso de los encinos, se ha reportado que sus principales herbívoros pertenecen a los órdenes lepidóptera (Figura 3) e Hymenóptera en sus fases larvales [Summerville *et al.* . 2003]. Otro orden de importancia, en cuanto a sus interacciones de herbivoría sobre *Quercus*, es Coleóptera [Summerville *et al.* . 2003].



**Figura 3:** Dos especies de lepidópteros alimentándose de encinos durante este estudio. Foto original de Florencio Luna.

Repetidos estudios mencionan a los lepidópteros como el grupo de organismos que ejercen mayor influencia en la herbivoría externa. Los encinares de Missouri (EUA) se ven afectados por al menos 125 especies siendo los lepidóptera los que dominan dicha comunidad de herbívoros [Hochwender *et al.* 2003]. En un estudio realizado en matorrales del bosque de niebla veracruzano, los lepidópteros representaron al orden de insectos herbívoros más importantes con el 88% de este tipo de herbivoría [Williams-Linera y Herrera 2003]. Del gran número de insectos asociados a los encinares, las larvas de lepidópteros defoliadores pueden, bajo ciertas circunstancias, convertirse en una plaga [Extremera *et al.* 2004].

Se ha visto que las larvas de Lepidóptera varían su distribución espacial en una misma zona de acuerdo con la calidad de las hojas de los encinos. En el estudio de Murakami *et al.* (2005), sobre *Quercus crispula*, encontraron que las hojas jóvenes son de mayor calidad para las larvas, por lo que estas hojas son las predilectas para comer y por tanto presentan mayor herbivoría. Por el contrario, las hojas adultas son más difíciles de comer; así, la distribución de las larvas de lepidópteros cambia de acuerdo a los nuevos brotes de hojas. [Murakami *et al.* 2005].

Además, la herbivoría también puede afectar el éxito reproductivo de la planta. Hochwender *et al.* (2003) encontraron que altos niveles de herbivoría (aproximadamente del 20%) pueden ser los causantes de un mayor número de semillas “abortadas” en *Q. alba*.

Una situación similar la encontró Crawley (1985) al examinar *Q. robur*. Aunque puede haber más factores que influyen este fenómeno, el papel potencial de los altos niveles de herbivoría en la disminución del éxito reproductivo de los encinos hace de vital importancia el estudio y entendimiento de la herbivoría con respecto al borde en un ambiente fragmentado.

### 5.2.2 Herbivoría interna

#### **Minas**

Las minas son un tipo de herbivoría interna que se caracteriza por el hecho de que estas se localizan entre las capas de la epidermis de la hoja [Strauss y Zangerl 2002], donde las larvas de insectos forman canales alimenticios dejando la capa externa de la planta intacta [Jolivet 1998]. Existen diversos tipos de minas, sin embargo no se puede identificar a los mineros a partir de éstas por lo que se debe recurrir a la observación de las larvas y pupas [Jolivet 1998]. Se sabe que la mayor parte de los organismos mineros son larvas del orden lepidóptera [Sato, 1990] consideradas larvas internas. Para los encinos, menciona a la familia Tischeriidae (Lepidóptera) [Sato 1990, Csóka 2003] como uno de los principales mineros que afecta a la gran mayoría de las especies de encinos de Europa y América [Csóka, 2003].

Hay gran cantidad de estudios realizados donde la distribución de las minas se analiza con relación a la cobertura arbórea y a la cantidad de la luz, encontrándose tres fenómenos: mayor herbivoría cercana a claros de bosque, mayor herbivoría bajo la sombra y sin una distribución preferencial de acuerdo a la cantidad de luz. Estos fenómenos parecen estar influenciados por la especie de lepidóptera, ya que hay algunas con actividad diurna y otras con actividad nocturna. Las especies nocturnas no tienen referencia sobre la cantidad de luz al ovopositar por lo cual no presentan un patrón definido, en cambio, las especies con actividad diurna si generan un patrón de cercanía a la luz o a la sombra según sus preferencias. [Connor 2006].

## Agallas

Las agallas son otro tipo de herbivoría interna en el cual ocurre un crecimiento anormal del tejido de la planta, causado por algún tipo de organismo que irrita a la planta en cuestión, y posiblemente provoca la producción de hormonas de crecimiento [Jolivet 1998]. Aunque pueden aparecer en cualquiera de sus tejidos [Jolivet 1998], las *agallas* siempre se encuentran unidas a las venaciones de la planta [Strauss y Zangerl 2002], formando una estrecha relación entre el hospedero y el huésped [Espirito-Santo y Fernandes 2007]. Existen diferentes tipos de agallas, dependiendo del organismo que la genera; así, podemos encontrar: acarocercia (formada por ácaros), bacteriocercia (causada por bacterias), mycocercia (originada por hongos), nematocercia (provocada por nematodos), y entomocercia (generada por insectos) [Jolivet 1998]. Estas últimas son de importancia fundamental para el presente estudio, ya que, Jolivet (1998) reporta que los insectos y los ácaros representan en conjunto el 80% de las agallas producidas por artrópodos.

La característica principal de las agallas es el hecho de que su formación involucra un proceso activo de diferenciación en el crecimiento de los tejidos de la planta [Stone y Schönrogge 2003], el cual se desencadena cuando el ovopositor de un insecto, en el caso de las entomocercias, deposita sus huevos dentro de la hoja, generando una desviación de los factores de crecimiento [Jolivet, 1998]; es decir, un crecimiento irregular. Originalmente se pensaba que las agallas eran dañinas para el hospedero, por constituir un parásito que se alimenta de los tejidos nutritivos de la planta, pero más adelante se consideró el hecho de que en realidad resultan beneficiosas como medio de protección, pues encapsulan a los patógenos en una pequeña zona, evitando la expansión del daño [Jolivet 1998]. En esta cápsula, el hospedero proporciona al huésped un microhábitat nutritivo [Stone y Schönrogge 2003]. Además se ha descubierto que en algunos casos se pueden crear relaciones mutualistas como ocurre en las agallas formadas por las avispas del higo y las polillas de la yuca, las cuales se han convertido en vectores de polinización [Stone y Schönrogge 2003].

Se estima que hay 13,000 especies de insectos productores de agallas [Stone y Schönrogge 2003], los cuales poseen una relación altamente especializada con su hospedero, ya que, a causa del estrecho contacto que involucra la formación de una agalla, estos

organismos solamente se relacionan con unos cuantos hospederos [Espirito-Santo y Fernandes 2007, Stone y Schönrogge 2003]. En el caso de los encinos, las agallas son producidas por cinípidos, del orden Hymenóptera, los cuales producen las agallas llamadas manzanas, en virtud de que al crecer pasan del color amarillo al rojo [Jolivet 1998]. Las manzanas siempre se sitúan en la superficie inferior de la hoja [Jolivet 1998].

En estudios realizados sobre la correlación entre los insectos productores de agallas y la riqueza de la planta, se ha encontrado una relación positiva entre ambas [Espirito-Santo y Fernandes 2007]. Por ejemplo, en un estudio realizado en un bosque seco de México encontraron que la radiación de insectos formadores de agallas está relacionada con la riqueza de las plantas. Esto ocurre particularmente en árboles y matorrales, pues son los hospederos de elección [Cuevas-Reyes *et al.* 2004].