

Bolivia Ecológica

EDICIÓN TRIMESTRAL REVISTA Nº 51

AÑO 2008



INTERACCIONES PLANTA-ANIMAL

- Introducción
- ¿Qué es la polinización?
- Sistema reproductivo de las plantas
- Recompensas florales
- Síndromes de polinización
- Los animales como transportadores de polen
- Las plantas
- Factores que afectan el movimiento del polen
- Impacto de las actividades humanas sobre la polinización
- ¿Qué es la frugivoría?
- La frugivoría como depredación
- La frugivoría como mutualismo
- Características de frutos y semillas dispersadas por diferentes tipos de animales
- Beneficios de la interacción para la reproducción de las plantas
- Importancia en la conservación y manejo de bosques
- Efectos de las actividades humanas sobre los procesos de dispersión
- ¿Qué es la herbivoría?
- Respuestas defensivas de las plantas frente a los herbívoros
- Teorías sobre las defensas de las plantas
- Los herbívoros
- Patrones de herbivoría
- Fenología de las plantas y herbivoría
- Efectos de la herbivoría sobre las poblaciones de plantas
- Impactos del herbivorismo sobre los cultivos
- Glosario
- Bibliografía

FUNDACIÓN SIMÓN I. PATIÑO

EDITOR

CENTRO DE ECOLOGÍA DIFUSION SIMÓN I. PATIÑO

DIRECTORA DE LA PUBLICACIÓN

Carmiña Montoya Köster

AUTORA DE LA PUBLICACIÓN

Lic. Isabel Moya

COLABORACIÓN

Ma. Cristina Torrico Laserna

FOTOGRAFÍA PORTADA

Polinización por insectos

Fernando Guerra

DISEÑO GRÁFICO

Sandra P. Heredia A.

ÍNDICE

• Introducción	pág. 1
• ¿Qué es la polinización?	pág. 1
• Sistema reproductivo de las plantas	pág. 2
• Recompensas florales	pág. 2
• Síndromes de polinización	pág. 5
• Los animales como transportadores de polen	pág. 7
• Las plantas	pág. 9
• Factores que afectan el movimiento del polen	pág. 12
• Impacto de las actividades humanas sobre la polinización	pág. 12
• ¿Qué es la frugivoría?	pág. 13
• La frugivoría como depredación	pág. 14
• La frugivoría como mutualismo	pág. 15
• Características de frutos y semillas dispersadas por diferentes tipos de animales	pág. 17
• Beneficios de la interacción para la reproducción de las plantas	pág. 20
• Importancia en la conservación y manejo de bosques	pág. 21
• Efectos de las actividades humanas sobre los procesos de dispersión	pág. 22
• ¿Qué es la herbivoría?	pág. 22
• Respuestas defensivas de las plantas frente a los herbívoros	pág. 23
• Teorías sobre las defensas de las plantas	pág. 24
• Los herbívoros	pág. 25
• Patrones de herbivoría	pág. 25
• Fenología de las plantas y herbivoría	pág. 27
• Efectos de la herbivoría sobre las poblaciones de plantas	pág. 27
• Impactos del herbivorismo sobre los cultivos	pág. 28
• Glosario	pág. 29
• Bibliografía	pág. 30

CENTRO DE ECOLOGÍA DIFUSIÓN



FUNDACIÓN SIMÓN I. PATIÑO

Independencia, Esq. Suárez de Figueroa - Tef. / Fax: (+ 591- 3) 3 37 57 26 - Casilla 1674 - Santa Cruz - Bolivia
E-mail: edifusion@fundacionpatino.org - www.cedsip.org

INTRODUCCIÓN

En la naturaleza los organismos no viven aislados, por el contrario, viven rodeados de muchos otros organismos similares a ellos o de diferentes especies. Entre esta gama de individuos, se establecen interacciones que pueden ser beneficiosas para los interactuantes (mutualismo y comensalismo) o relaciones que les afecten negativamente (depredación y competencia). Dentro de estas interacciones las que se establecen entre plantas y animales, son importantes en el mantenimiento de la biodiversidad.

En este número, describiremos tres de las interacciones planta-animal determinantes en el mantenimiento de los ecosistemas: la *polinización* llevada a cabo por animales, la *frugivoría* (posterior dispersión de semillas) y la *herbivoría*.

La supervivencia de los animales y plantas, e incluso la estructura de las comunidades en los diferentes ecosistemas, dependerán en gran medida de que estas interacciones se lleven a cabo de forma adecuada entre los diferentes organismos.

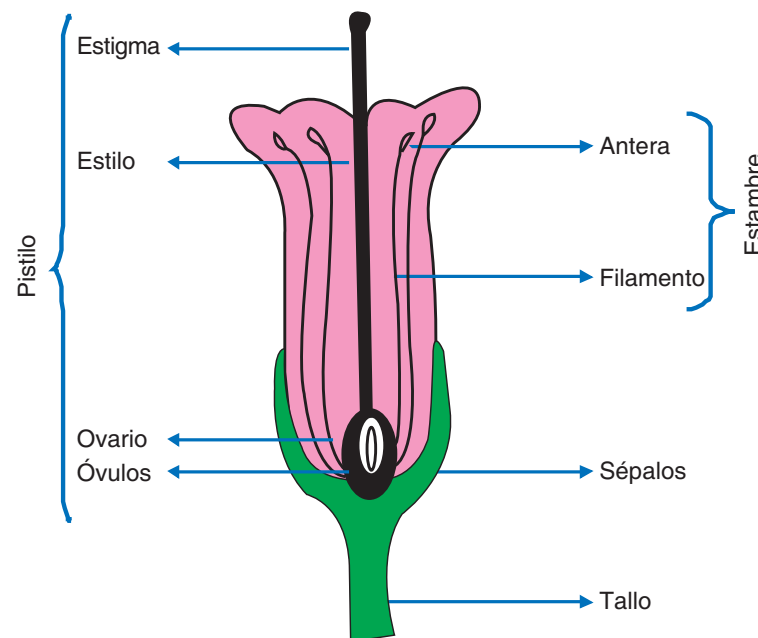
El uso efectivo de los recursos y energía, nos ayudará a entender porqué los animales y plantas interactúan entre sí. En este sentido, debemos comprender cómo los animales obtienen recursos de las plantas y cómo estas pueden ser beneficiadas o perjudicadas.

Interactuar con otros organismos implica costos y beneficios, por lo que, los intereses de plantas y animales no son los mismos. Ambos interactuantes intentarán obtener

la mayor cantidad de beneficios invirtiendo la menor cantidad de recursos y energía. Si entendemos estas relaciones desde este punto de vista, podremos también comprender porque estas interacciones planta-animal se consideran el motor en los procesos de evolución.

¿QUE ES LA POLINIZACIÓN?

La polinización es la transferencia de polen desde los estambres hasta el estigma de una flor. Las plantas para poder dispersar el polen, pueden utilizar agentes abióticos como el viento o el agua o agentes bióticos como los animales.



El esquema muestra una flor típica angiosperma que contiene órganos reproductivos femeninos y masculinos al mismo tiempo.

En los bosques de América del Sur se estima que el 98% de las plantas tienen interacciones con animales, los cuales, gracias a su capacidad de movimiento, son utilizados como transportadores de polen (Bawa, 1990). Estas interacciones, implican beneficios para las plantas y los animales:

- **Animales:** la obtención de recursos alimenticios, mientras proveen movilidad a los granos de polen.
- **Plantas:** el recibir polen de otras plantas en su estigma y exportar su polen a estigmas de plantas de la misma especie.

Todo proceso de polinización implica costos y beneficios, tanto para la planta, como para el polinizador (Fleming y Sosa, 1994).

Para las plantas la situación óptima, es recibir el servicio de polinizadores sin proveer recursos. De forma similar para los polinizadores, lo óptimo es utilizar los recursos de forma eficiente sin invertir mucha energía en su búsqueda, independientemente de si transportan o no polen.

Por tanto, para lograr un equilibrio adecuado en el proceso de polinización, tanto plantas como polinizadores han generado estrategias para ser más óptimos en la obtención de beneficios.

SISTEMA REPRODUCTIVO DE LAS PLANTAS

Es característica de las plantas angiospermas, la producción de flores para poder reproducirse, la mayoría de éstas, pro-

ducen flores que contienen ambos órganos reproductivos al mismo tiempo (hermafroditas), o flores sólo femeninas o masculinas. En otras plantas, algunos individuos sólo producen flores masculinas y otros flores femeninas (dioicas).

Las plantas deben promover el flujo de polen entre individuos y evitar la auto-fecundación, la cual, se entiende como la fecundación de los óvulos de una flor por la llegada de polen de la misma flor o de flores de la misma planta.

La consecuencia de la auto-fecundación, es la endogamia o pérdida de variabilidad genética. Para evitar la endogamia, las plantas han generado barreras, tales como:

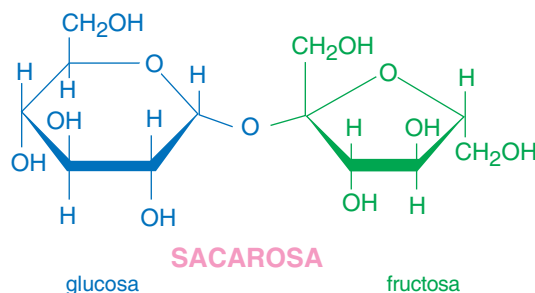
- El desplazamiento espacial de los órganos reproductivos de las flores, haciendo que la transferencia de polen de anteras a estigma de la misma flor, sea dificultoso.
- El desplazamiento temporal en la maduración de los órganos reproductivos en la planta o en la flor.
- La auto-incompatibilidad, que se traduce en la incapacidad de una planta para producir descendencia por auto-fecundación.

RECOMPENSAS FLORALES

Los animales buscan flores para obtener algún recurso, el cual usualmente es alimenticio. Los recursos más comunes son el néctar y el polen. La producción de estos recursos está relacionada al tipo de planta y su relación con los visitantes.

• Néctar

El néctar es una solución acuosa, producida por la secreción de la savia floemática, que las plantas producen para atraer a los polinizadores. Esta solución está compuesta por agua, aminoácidos y principalmente azúcares como los monosacáridos fructuosa, glucosa y disacáridos como la sacarosa (Herrera y Pellmyr, 2002).



El néctar puede ser glucosa, sucrosa o fructuosa dominante dependiendo de que azúcar se encuentra en mayor proporción.

La concentración del néctar se refiere a la cantidad de azúcares presentes, mientras más concentrado en azúcares mayor viscosidad. La proporción y cantidad en la cuál estos azúcares se encuentran en el néctar está relacionado con el tipo de polinizadores que reciben. Por su parte, la preferencia de los animales hacia algún tipo de néctar esta en función a aspectos fisiológicos y conductuales (Martínez del Río 1990).

Los murciélagos, aves y mariposas visitan flores que producen néctares más diluidos, a diferencia de las abejas que prefieren visitar flores que producen néctares más concentrados.

La cantidad de néctar que produce una flor, está relacionada con la especie de la planta, con las variaciones ambientales anuales o diarias, con la edad y tamaño de la flor y con la actividad de sus polinizadores.

Producir néctar es costoso para la planta. Lo ideal es producir sólo la cantidad necesaria para atraer a los polinizadores. Cuando una planta produce poco néctar no es atractiva para los polinizadores. Por otro lado, si produce mucho néctar, los polinizadores no necesitan visitar muchas flores para satisfacerse y como resultado la dispersión de polen es mínima (Perret *et al.*, 2001).

Es por esto, que las flores presentan estrategias para minimizar los costos de producción de néctar y maximizar la probabilidad de visitas. Por lo general, las flores producen néctar en cantidades que están por debajo de los requerimientos de los polinizadores. De esta forma, los polinizadores se ven obligados a visitar más de una flor para poder saciarse y así transportar los granos de polen de una flor a otra.

• Polen

Las flores que presentan órganos sexuales masculinos, contienen el polen dentro de estructuras llamadas anteras. A su vez, los granos de polen encierran las células sexuales masculinas, las cuales una vez que llegan al estigma son capaces de ingresar hasta el ovario para fecundar los óvulos. Las características nutricionales del polen radican en su contenido de proteínas y aminoácidos.

Aunque, la función del polen es la fecundación de los óvulos, puede también actuar como recompensa alimenticia para los polinizadores.

Para la planta el consumo de polen por parte de los animales, implica costos energéticos. Estos costos, pueden ser entendidos desde el punto de vista de la producción de polen como tal y los costos reproductivos, ya que el polen que es consumido no podrá fecundar óvulos. Para lidiar con estos costos, muchas plantas producen exceso de polen, el cual se distribuye en las anteras de las flores o producen flores masculinas o flores con polen infértil.

- **Otras recompensas**

Otras recompensas son los aceites y ceras utilizadas por insectos y abejas solitarias, para la construcción o impermeabilización de nidos y/o la producción de feromonas (Herrera y Pellmyr, 2002).

En el Neotróico, muchas especies de orquídeas, proveen terpenoides aromáticos para que los machos de abejas euglocinas los colecten (Dressler, 1982).

Para muchos insectos las flores se constituyen también en un lugar de encuentro durante el apareamiento (Gottsberger y Silberbauer-Gottsberger, 1991) o en sitios propicios para la postura de huevos donde, simultáneamente, los insectos son capaces de polinizar las flores.



Loayza, Andrea

El picaflor territorialista *Colibri coruscans*, es uno de los principales polinizadores de la especie *Nicotiana glauca* en el Valle de La Paz.



Terán, Ariel

Para las plantas del perotó (*Pseudobombax sp*) las abejas del género *Apis*, son más colectoras de polen que polinizadoras.

SÍNDROMES DE POLINIZACIÓN

La extraordinaria diversidad de recursos atrayentes que existen entre las diferentes especies de plantas, tienen por objetivo minimizar la pérdida de polen y maximizar la fecundación de los óvulos.

Desde los trabajos publicados por Darwin, se han atribuido estas características de las plantas al tipo de polinizador que reciben. En el año 1979 Faegri y Van der Pijl ordenaron estas sugerencias, llamándolas *síndromes de polinización*, definido como el conjunto de rasgos florales, colores, formas y olores, que representan adaptaciones a tipos particulares de polinizadores. Esto significa que, la selección natural favorecerá aquellos rasgos morfológicos, fisiológicos y ecológicos

de las plantas que sirvan para atraer a los visitantes florales más eficientes (Jhonson y Steiner, 2000).

Como consecuencia, y de acuerdo a este principio se espera que exista una especialización adaptativa que puede llegar incluso a relaciones de coevolución, ya que mediante el estudio de las características florales se puede saber cuales son los principales polinizadores de una determinada especie de planta y viceversa.

Sin embargo, el término síndrome debe ser utilizado con precaución considerando que, los sistemas planta-polinizador son mucho más complejos de lo que se pensaba este término tiende a simplificar la extraordinaria diversidad de interacciones entre especies que existen en la naturales.



Arteaga, Luis L. (BIOTA-DGB AP)



Proyecto epifitas (IE)



Moya, M. Isabel (BIOTA)

Las flores emiten señales visuales para atraer diferentes tipos de polinizadores: a) para picaflores, b) para insectos y c) para murciélagos

SÍNDROMES DE POLINIZACIÓN (propuesto por Faegri y Van Der Pijl, 1979).

Se asocian las características florales con los diferentes polinizadores

Síndrome	Flor					
	Animal	Antesis	Color	Olor	Forma	Néctar
Cantaridofilia	Escarabajos	Día/noche	Gris o blancas	Frutas	Flores en forma de disco o campanulada con simetría radial	A menudo ausente
Miofilia	Moscas carroñeras	Día/noche	Café o verduzco	Fétido	En forma de disco o tubular, con simetría radial	Rica en aminoácidos
Melitofilia	Abejas	Día/noche	Variable	Dulce	En forma de disco o tubo amplio con simetría radial o bilateral	Rico en sucrosa o hexosa
Falenofilia	Polillas	Noche	Blanco o verde pálido	Dulce	Tubular profunda a menudo con espolón y con simetría radial	Abundante y rico en sucrosa
Falenofilia	Mariposas	Día/noche	Variable	Dulce	Tubular profunda a menudo con espolón y con simetría radial	Rica en sucrosa o hexosa
Quiropterofilia	Murciélagos	Noche	Pardo, pálido, blancas o verdes	Rancio	Disco, cepillo o tubular profundo. Ubicadas en las puntas de las ramas, colgantes y con mucho polen.	Abundante y rica en hexosas
Ornitofilia	Aves	Día	Colores vivos como rojo o amarillo	Ninguno	Tubulares y de simetría radial o bilateral	Abundante y rica en sucrosas

Fuente: Howe y Westley, 1986.

LOS ANIMALES COMO TRANSPORTADORES DE POLEN

Entre los animales considerados polinizadores, están los insectos (himenópteros, lepidópteros, dípteros y coleópteros). También, se encuentran vertebrados como aves y murciélagos y en menor proporción mamíferos arborícolas como roedores o marsupiales pequeños. Todos estos animales, son diferentes en sus estrategias de localización y utilización de los recursos ofertados por las plantas. Muchos animales, llegan a ser polinizadores legítimos de las plantas, mientras que otros, se comportan como ladrones de néctar.

Las diferencias de utilización de los recursos, determinan los patrones de deposición de polen en las diferentes plantas y consecuentemente el flujo de polen y variabilidad genética de las poblaciones de plantas.

• Eficiencia de los polinizadores

La eficiencia de un polinizador se define como, el efecto que tiene dicho animal sobre la reproducción exitosa de una planta (Herrera 1987). Dicha eficiencia se mide en términos del número de granos de polen depositados o transportados por un polinizador, el número de flores visitadas por planta, el número de visitas que realiza por flor, la distancia de vuelo y sus patrones de movimiento.

Todos estos aspectos, están determinados por el comportamiento, el tamaño y el grado de contacto que tienen los polinizadores con las partes reproductivas de la flor. Por otro lado, también está la calidad del polen



Guerra, Fernando



Guerra, Fernando



Tuttle, Merlin D. (BCI)



Rochta, Omar (BIOTA-DGB AP)

La polinización puede ser llevada a cabo por una diversidad grande de animales, desde insectos hasta aves y murciélagos

acarreado, la cual depende de las plantas donadoras y de no acarrear simultáneamente polen de otras especies de plantas.

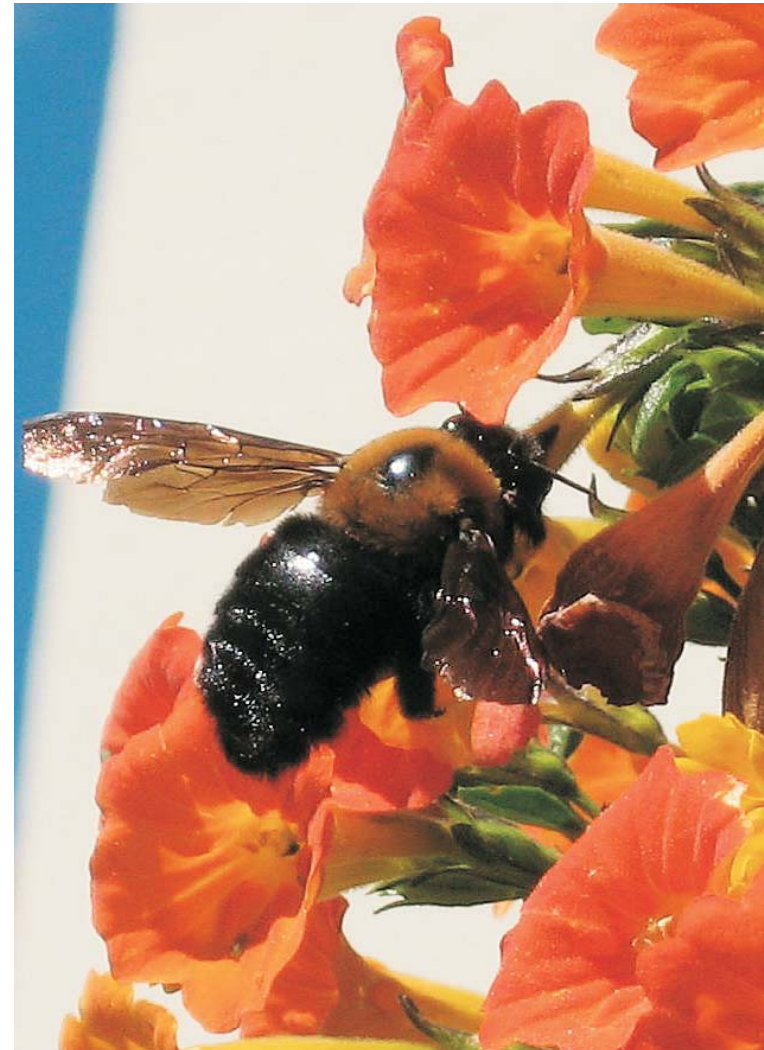
En términos generales, la eficiencia de los polinizadores afectará la dispersión de polen y los patrones de deposición de polen en partes reproductivas de la flor, afectando la estructura genética de las poblaciones de plantas (Linhart y Feinsinger 1980).

- **Ladrones de néctar**

Se entiende por ladrones de néctar a todos los animales que utilizan los recursos que las plantas ofrecen, como el néctar o el polen, de tal manera que no contribuyen en la reproducción de la planta.

En el Valle de La Paz por ejemplo, algunas especies de abejorros beben el néctar de las flores perforándolas con su probóscide, sin hacer contacto con sus órganos reproductivos.

Otro ejemplo, son algunos picaflores, que visitan flores del perotó (*Pseudobombax longiflorum*) en la Amazonia boliviana, los cuales al no hacer contacto con las estructuras reproductivas de la flor pueden ser considerados ladrones de néctar (Moya 2007).



Moya, M. Isabel (BIOTA)

La perforación que el abejorro realiza para poder acceder al néctar, produce heridas en la flor, que puede tener efectos negativos, disminuyendo su probabilidad de ser visitada por los polinizadores verdaderos.

• Comportamiento de forrajeo

Los animales, al momento de buscar alimento pueden encontrar sitios con elevada o baja disponibilidad de recursos, lo que les lleva a tomar una serie de decisiones tales como:

- ▶ ¿Qué planta visitar?
- ▶ ¿Cuánto tiempo permanecer en ella?
- ▶ ¿Cuál será la siguiente planta a visitar?
(respecto a la primera: pueden ser plantas de la misma especie o de diferente especie).

Todas estas decisiones, pueden producir marcadas diferencias en el movimiento de polen entre las poblaciones de plantas. Por ejemplo, algunas especies de plantas polinizadas por picaflores ofertan abundante néctar, lo que promueve que estas aves establezcan sus territorios.

Este comportamiento, implica costos energéticos para el animal. Por una parte, costos de oportunidad ya que en vez de alimentarse ocupan su tiempo en la defensa y por otro lado, están los costos de la defensa como tal. Para la planta el establecimiento de un territorio puede favorecerla, ya que aumenta las visitas por flor y la constancia de los polinizadores. Sin embargo, el movimiento de polen se restringe espacialmente, disminuyendo el flujo de genes y aumentando el grado de endogamia.

En este sentido, el comportamiento de alimentación de los polinizadores tiene implicancias importantes para las plantas y, a su vez, la forma en que las flores son presentadas a los polinizadores afectan su comportamiento.

LAS PLANTAS

Biológicamente, el proceso de polinización para las plantas, está determinado por funciones femeninas y masculinas.

Las funciones femeninas, están relacionadas a la fecundación de los óvulos de la flor y posterior formación de las semillas, las masculinas se refieren a la producción de semillas como resultado de la exportación de polen a estigmas de flores de plantas de la misma especie (Jhonson y Steiner, 2000 y Murcia, 2002). Es así que, la presencia de animales, como transportadores del polen determina su éxito reproductivo y por tanto, las plantas deben asegurar la permanencia de esta relación.

• Las flores y su presentación a los visitantes

La forma en que las flores se exhiben para atraer a los polinizadores va a determinar su probabilidad de ser o no visitada.

Las plantas para ser fácilmente localizables pueden producir varias flores al mismo tiempo, ubicar las flores en sitios muy visibles, o simplemente producir flores coloridas y/o con olores intensos.

Por tanto, cuanto más llamativa sea la señal más aumenta la probabilidad de ser visitada por animales que se encuentran en búsqueda de alimento. Por ejemplo, plantas polinizadas por murciélagos como algunas especies de la familia Bombacaceae, optimizan la visibilidad de sus flores perdiendo las hojas en períodos de floración.

Otras plantas, como la Balsa producen flores grandes, expuestas para poder ser encontradas y visitadas por los murciélagos con facilidad.

- **Interacciones que se establecen entre las flores, cuando atraen a los polinizadores**

Cuando alrededor de una determinada planta, se encuentran muchas plantas floreciendo, ya sean de la misma especie o de diferentes especies, dos interacciones son las que se pueden establecer. Una es la competencia por los polinizadores y las plantas, para evitar o minimizar esta competencia, han desarrollado algunas estrategias ecológicas y morfológicas.

El desplazamiento de fenologías entre las floraciones de las plantas es una estrategia muy efectiva a través de la cuál, las plantas florecen en distintos momentos.

Otra estrategia, es el desplazamiento de morfologías de los órganos reproductivos en las flores. En este caso, las plantas de diferentes especies depositan el polen en distintos lugares del cuerpo del polinizador, minimizando la pérdida de polen, por deposición en estigmas de plantas de otras especies.



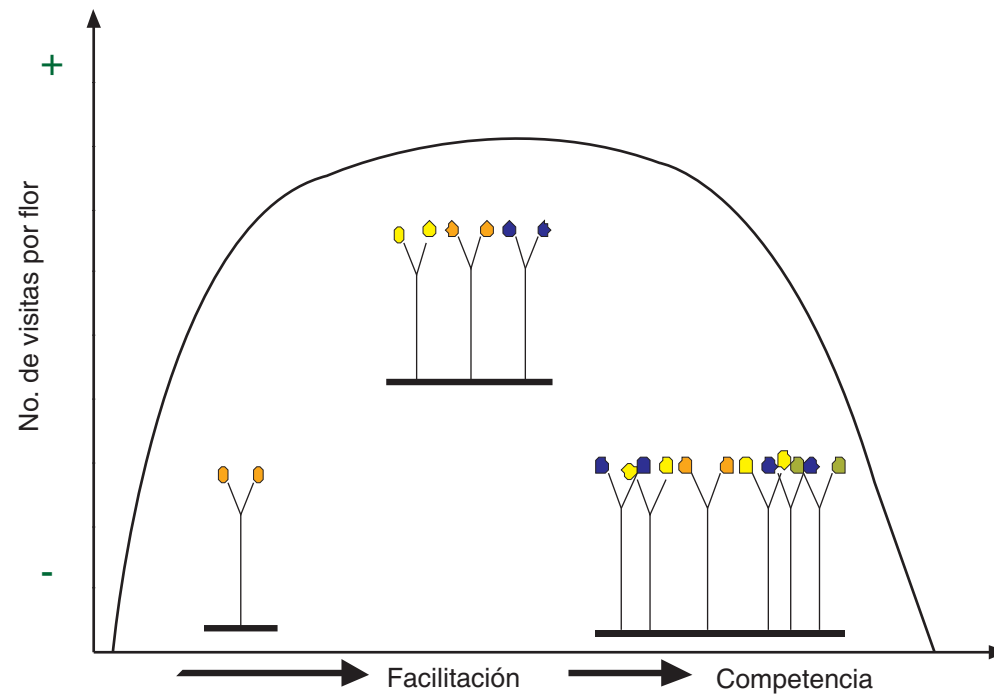
Tuttle, Merlin D. (BC)

Las flores llamativas como las de la Balsa, son fácilmente localizables por los murciélagos polinizadores.

Otra interacción que se puede llegar a establecer entre las plantas es la facilitación, la cual tiene un efecto positivo para aquellas que producen pocas flores y que por lo mismo pueden pasar inadvertidas para los polinizadores.

En este caso, los polinizadores son atraídos por el conjunto de flores ofertadas en el ambiente, haciendo que la probabilidad de cada flor de ser visitada sea mayor.

FACILITACIÓN Y COMPETENCIA



Los niveles intermedios en abundancia de flores son ideales ya que la probabilidad de visitas por flor es mayor.

FACTORES QUE AFECTAN EL MOVIMIENTO DE POLEN

La manera en que el polen se mueve en el espacio, determinará la estructura genética de las poblaciones de plantas. Es así que, la forma en que las plantas se distribuyen en el espacio, la presencia de vecinos y el comportamiento de los polinizadores, son aspectos que determinan este movimiento.

• Patrones de vuelo de los polinizadores

La distancia que los polinizadores llevan el polen, puede influir en el movimiento de polen entre plantas de una misma especie. Dos aspectos en estos patrones de vuelo son importantes: la distancia de vuelo y la dirección que el polinizador toma para buscar su próxima planta.

Pensando siempre en la optimización de la energía utilizada en la búsqueda de alimento, los polinizadores en general tienden a realizar vuelos cortos, siendo los vuelos muy largos poco frecuentes. Por tanto, producir bajos niveles de néctar puede ser ventajoso para la planta, obligando a los polinizadores a moverse más para poder satisfacer sus necesidades.

• Vecindario floral

La composición (diversidad de especies de plantas) y el tamaño (abundancia de individuos por especie) del vecindario floral, es determinante para la interacción planta polinizador, influyendo en la calidad de la reproducción de las plantas.

Se pueden establecer distintos vecindarios florales, por ejemplo individuos situados cerca de flores de la misma especie, cerca de plantas de diferentes especies o individuos aislados totalmente.

Estos vecindarios, tienen efectos directos en la probabilidad que las flores tienen de recibir visitas. Por tanto, los vecindarios muy grandes y diversos, implican mayor cantidad de polen moviéndose, pero también, mayor probabilidad de que este polen se pierda en visitas a flores de plantas de diferentes especies.

En cambio, vecindarios pequeños y poco diversos, implican mayor probabilidad de visitas por flor y mayor posibilidad de recibir polen de plantas de la misma especie. Sin embargo, por la poca cantidad de individuos la probabilidad de endogamia es mayor. Por tanto, los niveles intermedios en composición y tamaño del vecindario floral tienden a ser los óptimos.

IMPACTO DE LAS ACTIVIDADES HUMANAS SOBRE LA POLINIZACIÓN

Hemos visto que la polinización de plantas por animales, es uno de los procesos clave, que garantiza la reproducción de las plantas con flores y el mantenimiento de la biodiversidad.

Distintas actividades humanas tales como la fragmentación del hábitat, la modificación de hábitats naturales, el cambio climático y la introducción de especies exóticas, representan una amenaza para las poblaciones de plantas, de los polinizadores o de las interacciones como tal.

La fragmentación de hábitat, genera cambios en la abundancia y composición de la oferta floral y como consecuencia, puede también generar cambios en la abundancia y composición de las comunidades de polinizadores. En muchos casos, la fragmentación reduce la diversidad de los polinizadores y como resultado existe una reducción en las tasas de polinización, afectando negativamente ecosistemas naturales y productivos (Klein *et al.*, 2007).

Otra causa de la pérdida de polinizadores es la utilización de plaguicidas en el manejo de sistemas agrícolas convencionales. Por tanto, la seguridad alimentaria debido a la reducción de polinizadores se ha constituido en una preocupación mundial, si consideramos que entre el 30 y 60 % de los cultivos que proporcionan alimentos a la humanidad, dependen de la polinización de animales.

Esta preocupación, se ve reflejada en la reunión preparatoria rumbo a la Conferencia de las Partes (2008) del Convenio de Diversidad Biológica, que se llevó a cabo en la ciudad de Roma. En dicha reunión se recomienda a la FAO que en coordinación con la secretaría ejecutiva de las partes, gobiernos y organizaciones relevantes, continúen con la implementación de la “Iniciativa Internacional para la Conservación y Uso Sostenible de los Polinizadores, en la Agricultura”.

En este sentido, Bolivia propuso generar una línea base de información, relacionada con la problemática a nivel de país, basada en investigación científico técnica y en las diversas realidades de la agricultura boliviana (extensiva,

de subsistencia, monocultivos, policultivos, etc.; Dirección General de Biodiversidad y Áreas Protegidas 2008).

A partir de esta propuesta, las líneas de acción sugeridas como país son las siguientes:

- Recopilación y sistematización de la información, sobre polinizadores en Bolivia.
- Cuantificación y cualificación, de los servicios ofrecidos por los polinizadores en la agricultura.
- Efectos de la agricultura extensiva y convencional, sobre los polinizadores nativos.
- Efecto de los polinizadores introducidos, sobre polinizadores nativos.
- Efecto de los desastres naturales (cambio climático) sobre polinizadores nativos.
- Efecto de los desastres antrópicos (deforestación y/o quemas) sobre polinizadores nativos.

¿QUÉ ES LA FRUGIVORÍA?

La frugivoría, es el consumo de frutos carnosos por parte de los animales. El estudio de esta interacción abarca las causas que provocan que los animales presenten este hábito alimenticio y las consecuencias que de él derivan, por ejemplo la dispersión de semillas (Restrepo, 2002).

En América del Sur se ha estimado que más del 50% de las plantas, dependen de animales frugívoros para la dispersión de sus semillas (Howe y Smallwood, 1982). Como ocurre en los sistemas planta polinizador, la frugivoría implica costos y beneficios para los organismos involucrados.

Es así que, los animales invierten energía en las estrategias de búsqueda de alimento y sus beneficios son la obtención de este recurso. Por su parte, las plantas se benefician de esta interacción cuando las semillas contenidas en los frutos son eficientemente liberadas, en lugares propicios para su germinación.

Para lograr esto, las plantas invierten energía y recursos en la producción de frutos atractivos visual, olfativa y nutricionalmente para los animales.

LA FRUGIVORÍA COMO DEPREDACIÓN

La frugivoría puede ser entendida como depredación cuando los frutos ofrecidos por las plantas, atraen a animales que dañan los embriones contenidos en las semillas, afectando de forma negativa la reproducción de las plantas. Por esto, las plantas han evolucionado para poder defenderse de estos animales capaces de dañar las semillas. Por su parte, estos animales también han evolucionado para poder evadir estos mecanismos de defensa y poder adquirir los nutrientes, sin aportar ningún beneficio a las plantas (Herrera, 1982).

Entre los animales más comunes que intervienen en esta interacción, están los insectos frugívoros, algunos de los

cuales, son capaces de consumir y/o destruir por completo los embriones, reduciendo el número de semillas sanas. Finalmente, la presencia de insectos en los frutos puede también afectar el comportamiento de los vertebrados frugívoros, haciendo que los frutos sean más o menos atractivos para éstos.

• Defensas de las plantas frente a frugívoros

Ante la amenaza de que sus semillas sean depredadas, las plantas han generado mecanismos de defensa, que aseguren el bienestar de sus embriones. Entre estos mecanismos, el más costoso es el aborto de frutos inmaduros, que ocurre sólo cuando el embrión de la semilla, está muy dañado por la actividad de los insectos (Restrepo, 2002).

Otras plantas, presentan mecanismos de defensa químicos y/o físicos (Herrera, 1982). Entre las defensas físicas están la presencia de espinas, pelos, protuberancias, cáscaras y cubiertas duras y gruesas. La oferta y presentación de los frutos hace que éstos sean más o menos accesibles para los frugívoros depredadores. Entre las defensas químicas está, la producción de frutos con baja concentración de nutrientes o con componentes secundarios que afectan negativamente el ciclo de vida de los depredadores.

• Estrategias de los frugívoros para contrarrestar las defensas

Los animales frugívoros depredadores han desarrollado estrategias para contrarrestar las defensas de las plan-

tas. Generar interacciones simbióticas con otros organismos es una de ellas. Por ejemplo, las larvas de las moscas de la fruta necesitan algunas proteínas para desarrollarse y cuando las plantas no las sintetizan las bacterias albergadas en sus sistemas digestivos son capaces de proveerlas (Aluja 1994).

Otro mecanismo es asociarse a muchas especies de plantas, para poder complementar su dieta y tener la certeza de conseguir alimento durante todo el año.

LA FRUGIVORÍA COMO MUTUALISMO

Cuando la interacción planta-frugívoro favorece a ambos organismos, se puede entender la frugivoría como un mutualismo. En este caso, las plantas invierten energía en ofertar frutos llamativos y accesibles para los animales y el beneficio que obtienen es la diseminación de sus semillas, una vez que la estructura carnosa ha sido digerida.

• Estrategias vegetales para atraer frugívoros

Recompensas de los frutos para los frugívoros dispersores: la principal recompensa que las plantas ofrecen, son frutos que contienen compuestos nutricionales necesarios para el desarrollo de los frugívoros dispersores.

En general, las plantas producen frutos, con alto contenido de carbohidratos y lípidos y/o proteínas, además de agua, fibra y componentes nutritivos, cuya metabolización es rápida y genera energía (Howe y Westley, 1987).



Kopp, David

Las parabas al momento de alimentarse destrazan y matan el embrión contenido en las semillas.



Arteaga, Luis L.

Los guacharos (*Steatornis caripensis*) son considerados las únicas aves frugívoras nocturnas. Se alimentan de frutos de palmeras y son excelentes dispersores de semillas.

• Síndromes de dispersión

Los síndromes de dispersión, se refieren a la combinación de características como el color, forma, textura, aroma y presentación que los frutos muestran para atraer a grupos particulares de frugívoros eficientes al momento de dispersar sus semillas (Herrera y Pellmyr, 2002).

En este sentido, frutos maduros de color rojo o negro atraen efectivamente a las aves, mientras que, aquellos que presentan colores menos llamativos como el verde, pero con aromas fuertes atraen a frugívoros nocturnos, como los murciélagos.

El tamaño del fruto es también una característica importante, ya que limita la ingestión de estos frutos por frugívoros más pequeños. Por ejemplo, frutos consumidos por mamíferos tienden a ser más grandes, que los consumidos por aves.

El término síndrome debe ser utilizado con precaución, ya que si bien puede ser una referencia útil para entender un determinado sistema planta-animal, en la naturaleza es poco real dividir las interacciones en categorías estrictamente diferenciadas.



Los frutos emiten señales visuales y olfativas para atraer diferentes frugívoros: a) y b) atraen aves, c) atraen murciélagos.

CARACTERÍSTICAS DE FRUTOS Y SEMILLAS DISPERSADAS POR DIFERENTES TIPOS DE ANIMALES

Animal	Fruto			
	Color	Aroma	Forma	Recompensa
Mamíferos que almacenan	Café	Leve o aromático	Nueces indehiscentes	Semilla
Aves que almacenan	Verde o café	Ninguno	Semillas redondas o nueces	Semilla
Mamíferos arborícolas	Amarillo, verde, blanco o café	Aromático	Semilla arilada o drupa	Pulpa con proteínas, azúcares o almidón
Murciélagos	Amarillo, pálido o verde	Rancio	Variada a menudo colgante	Pulpa rica en lípidos o almidón
Mamíferos terrestres	Verde o café	Ninguno	Nueces indehiscentes vainas o cápsulas	Pulpa rica en lípidos o almidón
Aves exclusivamente frugívoras	Negro, azul, rojo, verde o púrpura	Ninguno	Drupas grandes o semillas ariladas	Pulpa rica en lípidos o almidón
Aves frugívoras no exclusivamente	Negro, azul, rojo, naranja o blanco	Ninguno	Drupas pequeñas o medianas, semillas ariladas o bayas	Pulpa rica en azúcares o almidón

Fuente: Howe y Westley, 1986.

Cuando los dispersores son monos el síndrome es llamado Primatocoria, si son murciélagos Quiropterocoria y si la dispersión es realizada por aves Ornitocoria.

- **Los animales frugívoros como dispersores de semillas**

Los animales crean mecanismos de tipo morfológico, fisiológico y comportamentales para poder obtener y aprovechar de forma eficiente los nutrientes contenidos en los frutos, utilizando la menor cantidad de energía y tratando de obtener los mayores beneficios.

Comportamiento de forrajeo: el comportamiento de los frugívoros dispersores, determinará la distribución de las semillas y consecuentemente definirá las condiciones bajo las cuales las plántulas vivirán o morirán.

Dependiendo de los hábitos comportamentales de los frugívoros y de su capacidad de movimiento, las semillas pueden ser transportadas lejos o cerca del árbol madre, pueden ser llevadas a sitios propicios como claros de bosque o a sitios no aptos para la germinación como roquedales.

En este sentido, los vertebrados voladores como las aves y murciélagos, son considerados buenos dispersores, ya que eliminan las semillas viables y gracias a su capacidad de movimiento, alejan las semillas de la planta madre.

Por otro lado, al ser los frutos un recurso fluctuante en el tiempo (entre años y estaciones) y el espacio (dentro y entre hábitats; (Herrera *et al.*, 1998 y Arteaga, 2007) los frugívoros deben lidiar con esta incertidumbre en la oferta de frutos. La forma más común, es complementar su dieta con otro tipo de recursos por ejemplo, en la sabana bolíviana, murciélagos frugívoros como *Carollia perspicillata*

o *Artibeus jamaicensis* incluyen en su dieta el néctar de flores, como las del Perotó (*Pseudobombax longiflorum*).



Tuttle, Merlin D. (BCI)

En las sabanas tropicales las flores de las bombaceas son fuente de alimento para muchos organismos, entre ellos las aves y murciélagos.



Wallace, Robert (WCS)



Kopp, David



Wallace, Robert (WCS)



Tuttle, Merlin D. (BCI)

Los vertebrados frugívoros, como tucanes, marimomos, tapires y murciélagos, son considerados excelentes dispersores de semillas.

Efectividad de dispersión: la efectividad de la dispersión de semillas depende de la calidad y de la cantidad de semillas dispersadas. Esto significa que, un dispersor es efectivo cuando elimina semillas viables, las deposita en sitios adecuados para su germinación y la cantidad de semillas transportadas incide positivamente en el éxito reproductivo de las plantas.

Dispersión secundaria o indirecta: la dispersión de semillas secundaria, se refiere al movimiento de semillas por organismos que no intervinieron en la primera fase de obtención del fruto y liberación de las semillas. Uno de los ejemplos mas comunes es el de los escarabajos peloteros o coprófagos.

Estos escarabajos, aprovechan las heces de mamíferos que se encuentran en el suelo para alimentarse y reproducirse. Reúnen la materia fecal, que en muchas ocasiones contienen semillas, armando una especie de pelota que es transportada hasta un lugar propicio, luego esta bola es enterrada. Es así que, las semillas son movidas a un nuevo sitio. Esta interacción es importante, ya que modifica los patrones de deposición de semillas y puede llegar a incidir en la tasa de germinación de éstas.



Guerra, Fernando

Los escarabajos peloteros (coprófagos) contribuyen a la dispersión secundaria de semillas.

BENEFICIOS DE LA INTERACCIÓN PARA LA REPRODUCCIÓN DE LAS PLANTAS

Si entendemos que la relación entre animales dispersores y plantas, es en general de naturaleza mutualística, ambos grupos se ven beneficiados de su participación.

Para las plantas los beneficios están directamente relacionados con su reproducción, asociados al movimiento de sus semillas.

Dependiendo de la eficiencia de los frugívoros, los beneficios para la planta son:

- ▶ La liberación de las semillas de las partes carnosas del fruto, a través de su paso por el tracto digestivo. En estos casos, los frugívoros pueden influir en la tasa de germinación de las semillas (Howe y Smallwood, 1982).
- ▶ La reducción de la mortalidad de las semillas, alejándolas de las plantas progenitoras. Para evitar la competencia con nuevas plantas, algunas especies producen químicos que los incorporan al suelo y son capaces de inhibir la germinación de semillas de otras especies (alelopatía) o de la misma especie (autoalelopatía). Así también, muchos enemigos de semillas o plántulas se encuentran en mayor abundancia cerca de las plantas madre, por tanto, alejando las semillas de éstas, se evita su depredación.
- ▶ El incremento del flujo genético, ya sea modificando la tasa de reclutamiento dentro de la población o la tasa de colonización de nuevos sitios.
- ▶ El depósito de las semillas en hábitats o microhábitats vacantes, que sean adecuados para su establecimiento.

IMPORTANCIA EN LA CONSERVACIÓN Y MANEJO DE BOSQUES

La biología de la dispersión de semillas es altamente relevante en el manejo de bosques tropicales, ya que está estrechamente ligada a los procesos de sucesión y regeneración de éstos.

La regeneración natural de la selva con especies de árboles y plantas nativas, depende esencialmente de la capacidad de cada especie para dispersar sus semillas, colonizar o recolonizar algún sitio.

En este sentido, el conocimiento del proceso de dispersión de semillas por animales es muy importante para entender la reproducción, colonización y establecimiento de especies de plantas tropicales a través de la sucesión vegetal, que es un proceso gradual mediante el cual cambia el número de individuos de cada especie en una comunidad y son sustituidos por nuevas especies, remplazando a las anteriores.

En bosques intervenidos (por tala de árboles o agricultura) la presencia de árboles semilleros y de frugívoros dispersores va a determinar procesos de regeneración de estos bosques.

Las prácticas de manejo basadas en principios biológicos pueden acercarse más al manejo forestal sostenible que las prácticas de manejo forestal motivadas por consideraciones económicas (Guariguata y Pinard, 1998).

EFFECTO DE LAS ACTIVIDADES HUMANAS SOBRE LOS PROCESOS DE DISPERSIÓN

Las actividades humanas, como la agricultura, ganadería y explotación forestal constituyen la principal causa de la fragmentación del paisaje y de la pérdida del hábitat para la mayoría de las especies. Tal fragmentación se considera como uno de los principales factores ambientales, que amenazan la conservación y supervivencia de especies y poblaciones vegetales y animales en todo el mundo.

Las interacciones entre plantas y animales frugívoros dispersores se ven también afectadas por esta actividad y por consiguiente los procesos de dispersión de semillas pueden modificarse en intensidad y calidad debido a cambios en la composición y abundancia de las especies que interactúan.

¿QUÉ ES LA HERBIVORÍA?

La herbivoría es considerada un tipo de depredación, donde los herbívoros remueven sólo parte de cada presa (en este caso las plantas) y no provocan su muerte en el corto tiempo (Begon *et al.*, 2006).

En este sentido, la herbivoría es la relación que se establece entre las plantas y los animales herbívoros, aunque no es una relación de beneficio mutuo como en la polinización o frugivoría.

En este caso el beneficio para los animales es la obtención del recurso alimenticio, invirtiendo la menor cantidad de energía posible en la búsqueda y aprovechamiento de estos

recursos, mientras que para las plantas esta relación no es beneficiosa ya que la inversión de recursos y energía está relacionada para poder defenderse de los herbívoros y de esta forma asegurar su supervivencia.



Guerra, Fernando

Algunas orugas que se alimentan de hojas, se mimetizan para no ser blanco fácil de los depredadores. Esta oruga en particular imita la cara de una víbora con la parte posterior de su cuerpo.

RESPUESTAS DEFENSIVAS DE LAS PLANTAS FRENTE A LOS HERBÍVOROS

Para entender cómo funcionan los sistemas planta-herbívoro dos preguntas son fundamentales:

- ¿Cómo las plantas escapan al herbivorismo?
- ¿Por qué los animales comen algunas plantas y otras no?

Si bien a estas preguntas no se han encontrado respuestas en todos los sistemas, actualmente se reconoce que las defensas que las plantas utilizan para poder evitar la herbivoría pueden ser un camino para responder estas interrogantes.

Se conoce que las plantas utilizan diferentes tipos de defensas, entre las cuales podemos citar:

• Defensas químicas

En términos generales la defensa química se basa en la producción de metabolitos secundarios como los terpenos y taninos, los cuales son producidos en concentraciones altas, para lo cual la planta invierte gran parte de recursos (Coley, 1983).

Existe una gran variedad de estos metabolitos secundarios, entre ellos tenemos los aminoácidos tóxicos, venenos como el cianuro, compuestos que interfieren en el desarrollo de los herbívoros (Harbone, 1988) y alcaloides como la

cafeína y la nicotina, cuya función es la de atacar el sistema nervioso de los insectos (Hartman, 1991).

• Defensas físicas

Las defensas físicas se basan en la presencia de estructuras externas defensivas en tallos, hojas, frutos y flores. La presencia de espinas en la superficie de la planta es un mecanismo muy común especialmente cuando se trata de evitar la herbivoría por animales grandes. Otras estructuras comunes, son los vellos en las hojas, los cuales en concentraciones grandes evitan que los insectos lleguen al tejido foliar, o si presentan glándulas en la punta son capaces de excretar sustancias urticantes, alejando de esta forma a los herbívoros.

• Calidad nutritiva de las hojas

Para los herbívoros el tener una dieta adecuada es fundamental, ya que se traduce en un crecimiento rápido, logrando de esta forma, que las etapas más vulnerables como la larval duren períodos de tiempo cortos. En este sentido, los herbívoros prefieren hojas tiernas y ricas en agua y nutrientes, característica de las hojas jóvenes a diferencia de las hojas maduras que tienden a ser menos digeribles por el engrosamiento de sus paredes celulares, o la producción de cristales inorgánicos, que hacen que la pared celular sea indigerible para los animales.

TEORÍAS SOBRE LAS DEFENSAS DE LAS PLANTAS

Actualmente, se reconocen tres teorías sobre las diferentes defensas que las plantas presentan, y están planteadas tomando en cuenta el costo energético, que para las plantas representa el producir estas defensas.

- **Teoría de la notoriedad de las plantas** (Feeny, 1976) plantea que la cantidad de recursos que una planta invierte para defenderse, depende de cuán visible es para los herbívoros. Especies más visibles (las más comunes o las más longevas) utilizan mecanismos de defensa cuantitativos, invirtiendo gran cantidad de recursos para producir compuestos como los taninos y lignina, que reducen la digestibilidad del material vegetal (Barone y Coley, 2002). Por otro lado, las especies menos visibles deben confiar en escaparse de los herbívoros y producir defensas cualitativas o químicas, como la producción de toxinas que son menos costosas para la planta.

- **Teoría de la disponibilidad de recursos o hipótesis de asignación de los recursos** (Coley *et al.*, 1985) indica que las plantas que tienen tasas de crecimiento lento y que viven en ambientes con escasos recursos, invertirán recursos en producir defensas cuantitativas contra los herbívoros, a diferencia de las plantas de crecimiento rápido (pioneras) que invertirán defensas cualitativas. Esta teoría considera que las defensas cuantitativas, como la producción de lignina y polímeros, es costosa pero la planta invierte recursos sólo una vez en su producción, mientras que las toxinas, aunque son moléculas más pequeñas, se están sintetizando y destruyendo constan-

temente, por lo que a la larga, su costo energético, es mucho mayor (De Mores *et al.*, 1998).

- **Teoría de la escasez-accesibilidad** (Grubb, 1992) para entender porqué algunas plantas invierten más energía en defensas que otras, se deben considerar varios factores como ser: la productividad del hábitat, la accesibilidad de los herbívoros a las plantas, proporción del paisaje que se encuentra cubierto por una especie vegetal, la arquitectura de la especie, patrones fenológicos, valor nutritivo de la planta y el tipo de herbívoros presentes en un determinado lugar.



Guerra, Fernando

Las estructuras más notorias de una planta, como las flores, son susceptibles a ser localizadas con facilidad y depredadas por los herbívoros.

LOS HERBÍVOROS

Los animales herbívoros, difieren no sólo en el tamaño y número, sino también, en el tipo de daño que infligen a las plantas.

Entre éstos, los insectos son un grupo importante en las interacciones planta-herbívoro, tienden a ser más especializados que los mamíferos herbívoros y debido a su tamaño pequeño, y tiempo de vida corto, tienen rápidas tasas de evolución (Herrera y Pellmyr, 2002). Estos animales pueden consumir anualmente el 75% del área foliar total de la comunidad de plantas en los bosques tropicales (Barone y Coley, 2002).

Por otro lado, están los herbívoros grandes como los mamíferos, éstos atacan principalmente a las plántulas, influyendo negativamente en su supervivencia y crecimiento.

Dependiendo de la forma en la cual atacan a las plantas, los herbívoros pueden clasificarse en: masticadores, barrenadores y succionadores (ver cuadro pág. 25).

A medida que las plantas perfeccionan sus defensas, los herbívoros encuentran formas de evadirlas, por ejemplo, muchos insectos a través de adaptaciones bioquímicas, conductuales y mecánicas son capaces de eliminar la toxicidad de las sustancias producidas por las plantas e incluso pueden llegar a utilizarlas en su beneficio.

El ejemplo más clásico es el de las mariposas Monarca, que depositan sus huevos en el algodoncillo, cuando sus

larvas eclosionan consumen la planta tóxica. Luego, las orugas y, posteriormente las mariposas adultas almacenan el veneno del algodoncillo en sus tejidos, como defensa contra sus propios depredadores. De esta forma, si un pájaro ingiere una mariposa Monarca sufre diversos trastornos gástricos y vómitos, por lo que los colores anaranjados y negros, típicos de estas mariposas, son evitados por estas aves (Seigler, 1991).

PATRONES DE HERBIVORÍA

La herbivoría no es la misma en todos los bosques, e incluso varía en un mismo bosque, esta variación depende de muchos factores. Por ejemplo, en los bosques que se encuentran en localidades con estación seca prolongada, donde las plantas pierden sus hojas, las tasas de herbivoría son mayores que en los bosques más húmedos, donde las plantas producen hojas durante todo el año.

En un mismo bosque las plantas no experimentan tasas de herbivoría similares, por tanto, plantas de sotobosque son más atacadas que las plantas de dosel y especies de árboles pioneros de crecimiento rápido experimentan mayor grado de herbivorismo que especies tolerantes a la sombra.

Dentro de una misma planta, también se pueden observar diferentes grados de herbivoría, por ejemplo las hojas jóvenes y en proceso de expansión sufren mayores tasas diarias de herbivoría, que las hojas maduras (Barone y Coley 1996).

ANIMALES HERBÍVOROS CONSIDERANDO EL TIPO DE DAÑO QUE EJERCEN SOBRE LAS DIFERENTES ESTRUCTURAS DE LAS PLANTAS

Herbívoro	Tipo de daño
 Masticadores	Estos animales cuentan con un aparato bucal masticador con el que cortan las hojas, roen los bordes o hacen perforaciones. Entre los más comunes están los vertebrados como rumiantes y los insectos como las hormigas, saltamontes y larvas de lepidópteros.
 Barrenadores y minadores	Son los insectos, principalmente larvas, que hacen túneles en las hojas y tallos de las plantas alimentándose de sus tejidos internos. Los daños que producen en la planta pueden llegar a matarla.
 Succionadores o chupadores	Estos insectos para alimentarse chupan la savia de las hojas u otras partes de la planta. Este tipo de alimentación, puede producir en las plantas enanismo o marchites. El daño es principalmente por la remoción de savia o por el daño mecánico al tejido de la planta. Los insectos chupadores o succionadores más comunes, son los áfidos y homópteros.

FENOLOGÍA DE LAS PLANTAS Y HERBIVORÍA

La fenología es considerada como un mecanismo de escape al herbivorismo en el tiempo. Este mecanismo es favorable para las plantas cuando sus patrones de producción de semillas y o primordios florales no son regulares. Esto significa, la presencia de temporadas en las que producen muy pocos primordios foliares o semillas y otras temporadas, en las que esta producción es muy alta, de tal manera, que un herbívoro cuyo estado larvario no coincide exactamente con la producción de hojas nuevas no logra sobrevivir.

También, puede ocurrir que la producción de hojas nuevas se presente cuando las poblaciones de herbívoros están inactivas o son poco densas, permitiendo que sobreviva la mayor parte de los primordios. Por tanto, como la producción de recursos no es predecible en el tiempo hay un mantenimiento de bajas densidades en la población de herbívoros, haciendo posible que un gran porcentaje de los órganos producidos por la planta escapen a la depredación (Barone y Coley, 2002).

EFFECTOS DE LA HERBIVORÍA SOBRE LAS POBLACIONES DE PLANTAS

El efecto de los herbívoros sobre las poblaciones de plantas puede ser muy variado y depende del tipo de tejido vegetal que se ha removido y del momento, en relación al desarrollo de la planta, en el que a ocurrido el ataque.

La defoliación, la pérdida de savia por succión, el daño en flores y frutos y la podación de las raíces, presentan dife-

rentes efectos sobre la sobrevivencia y reproducción de una planta.

Los herbívoros afectan la tasa de crecimiento de la planta reduciendo el área fotosintética, alterando el balance de carbohidratos e interfiriendo con el consumo de agua y nutrientes. Es así que, los efectos de la herbivoría sobre las plantas, están relacionados a la reducción en la tasa de crecimiento de las plantas y a afectar el éxito reproductivo de éstas modificando su producción de flores, néctar, polen o semillas (Granados - Sanchez *et al.*, 2008).



Guerra, Fernando

Los herbívoros son capaces de reducir la capacidad fotosintética de las hojas al reducir notablemente su superficie.

Finalmente, la herbivoría es capaz de determinar la forma en que una población o comunidad vegetal cambia a través del tiempo y el espacio. La teoría propuesta por Janzen, 1970 y Connell, 1971 es la que mejor explica la influencia de los herbívoros. Esta teoría propone que, las posibilidades de una plántula de sobrevivir cerca de adultos de la misma especie es menor que cuando la plántula se establece lejos de los parentales.

Una de las respuestas para este modelo se expone en función a que hay mayor abundancia de herbívoros cerca de plantas adultas, por lo que las plántulas que se establecen ahí presentarían una tasa de herbivoría mayor, impidiendo en muchos casos que se desarrollen.

IMPACTOS DEL HERVIBORISMO SOBRE LOS CULTIVOS

El herbivorismo, en los cultivos se constituye entre los mayores conflictos, que se establecen con las poblaciones humanas.

Los herbívoros son capaces de alterar los cultivos a tal magnitud, que pueden haber pérdidas totales de áreas cultivadas. El daño que los herbívoros producen en los cultivos lleva a las personas a utilizar métodos poco amigables para lidiar con el problema. El ejemplo más claro es el uso de plaguicidas, que tienen efectos negativos para la salud de las personas que consumen los productos cultivados y también de los productores.

Es así que, los cultivos mixtos y pequeños son menos sensibles a ser atacados por los herbívoros, en comparación a los monocultivos y a los cultivos más grandes los cuales tienden a albergar mayor diversidad de herbívoros (Barone y Coley, 2002).

Esto nos lleva a pensar, que para reducir la incidencia en las tasas de herbivoría se debería considerar establecer cultivos mixtos y pequeños, y de esta forma reducir la utilización de sustancias tóxicas para lidiar con el problema.

GLOSARIO

Angiospermas: plantas vasculares con flores que contienen los óvulos en una cavidad cerrada llamada ovario, la cuál luego de la fecundación se transforma en fruto.

Anteras: parte distal del estambre que contiene los sacos polínicos donde se originan los granos de polen.

Comensalismo: asociación entre miembros de diferentes especies, en la cual uno de ellos resulta beneficiado y ninguno perjudicado.

Depredación: explotación o uso directo de un organismo por otro, en la que el depredador caputura, mata y devora individuos de otra especie para su alimento.

Estigma: extremo superior del pistilo, provisto generalmente de células papilares con un humor azucarado y pegajoso que sirve para retener el polen y que germine en él.

Fenología: Estudio de las fenofases reproductivas de las plantas, por ejemplo, la floración, fructificación, periodos de caída de hojas y periodos estériles.

Feromona: hormona producida por los animales que al ser secretada influye sobre el comportamiento o el desarrollo de otros individuos de la misma especie.

Floema: tejido vascular que conduce a través de la planta alimentos sintetizados, como azúcares, proteínas y algunos iones minerales.

Inflorescencia: ramificación de flores

Mutualismo: relación en la cual ambas especies se benefician.

Polen: conjunto de granos diminutos contenidos en las anteras de las flores que, por medio del viento, agua, insectos y las aves llega a los órganos femeninos de la planta y las fertiliza.

Terpenoides: hidrocarburos no saturados que se encuentran en los aceites y en las resinas vegetales.

BIBLIOGRAFÍA

- Aluja, M. 1994. Bionomic and management of *Anastrepha*. *Annual Review of Entomology*. 39: 155-178.
- Arteaga, L.L. 2007. Fenología y producción de semillas de especies arbóreas maderables en un bosque húmedo montano de Bolivia (PN ANMI Cotapata). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*. 21: 55-66.
- Barone, J.A. y P.D. Coley. 2002. Herbivorismo y las defensas de las plantas. En: Guariguata M. y G. Kattan (edts.) *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Editorial LUR. 692 pp.
- Bawa, K.S. 1990. Plant-pollinator interaction in tropical rain forest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21:399-422.
- Begon, M., R. C. Townsend y J.L. Harper. 2006. *Ecology from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing. 738 p.
- Coley, P.D. 1983. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. *Ecology* 64: 426-433.
- Coley, P.D., J.P. Bryant y F.S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Conell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals in rain forest trees. Pp. 298-312. *En*: P. Den Bour y P. Gradwell (eds). *Dynamics of Populations*. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- De Mores, C.M., W.J. Lewis, P.W. Paré, H.T. Alborn, J.H. Tumlinson. 1998. Herbivore infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, 393: 570-573.
- Dressler, R.L. 1982. Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Ecology and Systematics*. 13: 373-394.
- Faegri, K. y L. van der PIJL. 1979. *The principles of pollination ecology*. 3^{ra} edición revisada. Pergamon Press, Oxford y Nueva York.
- Feeny, P.P. 1976. Plant apparency and chemical defense. Pp. 1-40, en J. Wallace y R.L. Mansell (eds). *Biochemical Interactions Between plants and insects*. *Recent Advances in Phytochemistry*. 10. Plenum Press. USA.
- Fleming, T. y V. Sossa. 1994. Effect of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy*, 75(4): 845-851.
- Gottsberger, G. y I. Silberbauer-Gottsberger 1991. Dispersal and distribution in the cerrado vegetation of Brazil. *Sonderbände des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*. 7:315-352.

- Granados – Sanchez, D., P. Ruiz-Puga y H. Barrera-Escorcia. 2008. Ecología de la herbivoría. Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente. 14(1): 51-64.
- Grubb, P.J. 1992. A positive distrust of simplicity-lessons from plant defences and from competition among plants and animals. *Journal of ecology*. 80:585-610.
- Guariguata, M.R. y M.A. Pinard. 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: implications for natural forest management. *Forest Ecology and Management*. 112: 87-99.
- Harbone, J.B. 1988. Introduction to ecological biochemistry. Academia Press, UK.
- Hartman, T. 1991. Alkaloids. Pp. 79-123. En: en G.A. Rosenthal y M.R. Berenbaum (eds). *Herbivores: their interactions with secondary metabolites*. Vol. 1, Second edition. Academic Press, USA.
- Herrera, C.M. 1982. Defense of ripe fruits from pests: its significance in relation to plant-disperser interactions. *American Naturalist*. 120: 218-241.
- Herrera, C.M., P. Jordano, J. Guitián y A. Traveset. 1998. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationships to pollination and seed dispersal. *American Naturalist*. 152: 576-594.
- Herrera, C.M. y O. Pellmyr 2002. *Plant-Animal Interactions*. Ed. Blackwell Science Ltda. 313 p.
- Howe, H.F. y J. Smallwood 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 13:201-228.
- Howe, H.F. y L.C. Westley. 1987. *Ecological Relationships of plants and animals*. Oxford University Press, New York. 273 p.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist* 104:501-528.
- Johnson S.D. y K.E. Steiner 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 140-143.
- Klein, A.M., B.E., Vaissiere. J.H. Cane, I. Steffandewenter, S.A. Cunningham, C. Kremen y T. Tscharntke. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274: 303-313.
- Linhart, Y.B. y P. Feinsinger. 1980. Plant-hummingbird interactions: effects of island size and degree of specialization on pollination. *Journal of Ecology* 68: 745-760.
- Martínez del Río, C. 1990. Sugar preferents in hummingbirds; the influence of subtle chemical differences on food choice. *Condor* 92: 1022-1030.

- Moya, M.I. y M. TSchapka. 2007. Los murciélagos como polinizadores efectivos. Pp. 33-38. En: Historia natural, Distribución y Conservación de los Murciélagos de Boliva (Aguirre LF. ed.). Centro de Ecología y Difusión Fundación Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.
- Murcia, C. 2002 Ecología de la polinización. En: Guariguata M. y G. Kattan (eds.) Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. Editorial LUR. 692 pp.
- Perret, M., A. Chautem, S. R. Speichiger, M. Peixoto y V. Savolainen. 2001. Nectar Sugar Composition in Relation to Pollination Syndromes in Sinningieae (Gesneriaceae). *Annals of Botany* 87: 267-273.
- Restrepo, C. 2002. Frugivoría, en Guariguata M. y G. Kattan (eds.) Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. Editorial LUR.
- Seigler, D.S. 1991. Cyanidae and cyanogenic glycosides. Pp. 35-78. En: G.A. Rosenthal y M.R. Berenbaum (eds). *Herbivores: their interactions with secondary metabolites*. Vol. 1, Second edition. Academic Press, USA.



Guerra, Fernando

Orugas que se alimentan de hojas.