



UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA

FACULTAD DE CIENCIAS

POSTGRADO EN ECOLOGIA



Seminario de Grado de Doctorado

**EFFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN DE BOSQUES TROPICALES
SOBRE LOS GRUPOS FUNCIONALES DE INSECTOS
Y SUS CONSECUENCIAS SOBRE
EL FUNCIONAMIENTO DEL ECOSISTEMA**

Elaborado por:

Lic. Máyida El Souki Poche

Tutor: Dr. Rubén Candia (UCV)

Jurado evaluador:

Dr. Jorge Luis Pérez-Emán (UCV)

Dr. José Renato De Nóbrega (UCV)

Caracas 2003

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN	3
OBJETIVOS.....	5
FACTORES O CAMBIOS QUE AFECTAN LA BIOTA FRAGMENTADA	6
EECTO DE LA FRAGMENTACIÓN SOBRE LOS GRUPOS FUNCIONALES DE INSECTOS.	13
1. POLINIZADORES	13
2. HERBÍVOROS.....	21
Mariposas frugívoras	21
Herbívoros chupadores (endófagos) y masticadores (ectófagos)	27
Herbívoros consumidores y dispersadores de semillas	29
3. PARASITOIDES	32
4. DEPREDAORES	35
5. DESCOMPONEDORES	38
COMENTARIOS FINALES	54
BIBLIOGRAFÍAS	58
ANEXO: Descripción del área de estudio del Proyecto “Biological Dynamics of Forest Fragments” (BDFFP).....	65

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas manejados, tanto en los trópicos como en zonas templadas, dominan el paisaje, y los bosques primarios remanentes se encuentran en parches embebidos en el paisaje agrícola (Power 1996 y Wilcove *et al.* 1986). El paisaje moderno dominado por los humanos está típicamente caracterizado por el intensivo uso de la tierra y altos niveles de destrucción de hábitat. En regiones templadas, como en Alemania por ejemplo, la agricultura afecta más de la mitad del área dando como resultado un hábitat de mosaico claramente contrastante (Tschardtke *et al.* 2002). Sin embargo, en zonas templadas europeas muchos de los daños o fragmentaciones se iniciaron hace 5.000 años aproximadamente, debido a los cultivos y la cacería; de esta manera, mucha de la presión en el uso de la tierra se ejerce sobre “hábitats semi-naturales”, los cuales reemplazaron a los hábitats originales. En estos paisajes agrícolas, la fragmentación de hábitats remanentes es una de las mayores amenazas a la biodiversidad y un tema importante en el manejo del paisaje (Wilcove *et al.* 1986). En el trópico, el paisaje forestal ha dado lugar al paisaje agrícola en muchos lugares y los esfuerzos de conservación están principalmente enfocados sobre la protección de una gran cantidad de bosques primarios naturales. La cuenca Amazónica contiene la mitad de los bosques lluviosos tropicales de la tierra y estos experimentan una alta tasa de deforestación (Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais [INPE] 2000 en Laurance *et al.* 2001 y 2002).

Se han realizado diversos estudios del efecto de la fragmentación sobre la flora y la fauna en zonas tropicales (Schelhas y Greensberg 1996, Laurance y Bierregaard 1997), donde se han tratado de establecer algunas generalidades relacionadas a la vulnerabilidad de la biota y características de la fragmentación con el objetivo de concretar planes de manejo y conservación de los bosques tropicales. Entre los organismos que comprenden el estudio faunístico están: anfibios, aves, mamíferos e invertebrados. Estos últimos corresponden principalmente a los insectos; aunque existen una gran cantidad de estudios de campo los mismos son dispersos, haciéndose difícil establecer alguna generalización sobre los cambios que produce la fragmentación sobre la comunidad y a su vez sobre las consecuencias que puede traer en la conservación o mantenimiento de la diversidad y el funcionamiento de los parches de bosques dentro del paisaje.

Aunque los estudios de artrópodos realizados en las zonas templadas sugieren que la fragmentación de los hábitats puede tener un impacto significativo sobre la abundancia de la población y su distribución (Tschardtke *et al.* 2002), se conoce poco acerca de los efectos de la fragmentación de

los bosques tropicales sobre la fauna artrópoda. Algunos de ellos han sido obtenidos en la zona Amazónica Brasileña como parte del proyecto “Biological Dynamics of Forest Fragments Project” (BDFFP), el cual a examinado la composición de especies y procesos de los ecosistemas en bosques fragmentados con áreas entre 1 y 10.000 ha (Lovejoy *et al.* 1986, Laurance *et al.* 2002). Estos estudios han mostrado que la riqueza de especies de mariposas del sotobosque declina dramáticamente con el área del fragmento, pero la riqueza de especies total se incrementa en los fragmentos aislados debido a la invasión de mariposas típicas de la vegetación de crecimiento secundario (Brown y Hutchings 1997). La riqueza y abundancia de especies de coleópteros carroñeros y estercoleros fue significativamente más bajo en los bosques fragmentados que en los continuos, pero significativamente mayor en los fragmentos que en las áreas abiertas (Klein 1989). La abundancia de muchas especies de abejas Euglossinae disminuye en los fragmentos de bosques y la frecuencia de visitas florales fue menor en los fragmentos que en los bosques continuos (Powell y Powell 1987).

Debido al impacto sobre la diversidad, la composición de especies y la abundancia de insectos, la fragmentación puede tener igualmente un impacto significativo sobre los procesos ecológicos mediados por estos dentro de los bosques. Las mariposas y las abejas Euglossinae son importantes polinizadores de muchas plantas de bosques, por lo que cambios en la composición y abundancia de las especies puede resultar en la disminución de especies de plantas dentro de los bosques fragmentados (Lovejoy *et al.* 1986). Los estudios de zonas templadas indican que la disminución de los polinizadores en los hábitat fragmentados provoca una disminución de especies de plantas (Jennerster 1988 *en* Didham *et al.* 1996). Los insectos también juegan un rol importante en la descomposición y reciclaje de nutrientes. La baja riqueza y abundancia de los coleópteros carroñeros y estercoleros en fragmentos de bosques obtenida por Klein (1989) se tradujo en bajas tasas de descomposición de estiércol.

Aunque existe diversa documentación del rol ecológico de los insectos, es escaso el conocimiento del efecto de la fragmentación de bosques sobre las poblaciones de insectos y muchos de los datos empíricos son dispersos y contrastantes. Esta revisión la enfocaré desde el punto de vista funcional y la posible relación de la biodiversidad con la efectividad de los diversos grupos funcionales, basado en lo que se conoce de las respuestas de las comunidades de insectos al efecto de la fragmentación de bosques. En particular, hablaré de cinco grupos funcionales de insectos que han sido señalados como críticos para la conservación y funcionamiento de los ecosistemas de bosques: Polinizadores, Herbívoros, Parasitoides, Depredadores y Descomponedores. La recopilación se

concentrará en la fragmentación de varios tipos de bosques, pero haciendo énfasis en los sistemas de bosques tropicales, los cuales poseen una gran proporción de la biodiversidad terrestre (Erwin 1982 y Erwin 1991 y Gaston 1991 en Power 1996) y donde ocurre una gran complejidad de interacciones bióticas. Así mismo, se señalan evidencias aportadas por estudios en sistemas no forestales, cuando considero que la información es pertinente y apropiada.

Todo lo expuesto anteriormente tiene el objeto de: enumerar los impactos negativos de la fragmentación sobre las comunidades de insectos, mostrar la importancia de los insectos en los procesos del ecosistema, de acuerdo a los diversos estudios evaluar si es posible concluir sobre los efectos de la pérdida de biodiversidad de insectos en parches de bosques tienen consecuencias negativas sobre el funcionamiento del ecosistema y por último, enumerar las dificultades y limitaciones de estudiar comunidades de insectos.

FACTORES O CAMBIOS QUE AFECTAN A LA BIOTA FRAGMENTADA

Para poder entender más adelante los resultados obtenidos sobre los efectos que la fragmentación de bosques ha tenido sobre los grupos funcionales de las comunidades de insectos, es conveniente mencionar previamente los factores y/o características que se han estudiado y de las cuales se tiene conocimiento sobre sus efectos en la biota de los bosques que han sido fragmentados.

La fragmentación ocurre cuando una gran extensión de hábitat es transformada en un número de pequeños parches, aislados unos de otros por una matriz de hábitats distintos al original, reduciéndose el área total del mismo y produciéndose consecuencias negativas a la biota nativa. Cuando el paisaje que rodea a los fragmentos es inhóspito para las especies del hábitat original, y cuando la dispersión es baja, los parches remanentes pueden ser considerados como “hábitats islas” y las comunidades locales serán “aisladas”. Si la matriz puede soportar poblaciones de muchas especies del hábitat original, o si la dispersión entre parches es alta, las comunidades en los fragmentos serán efectivamente “muestras” de flora y fauna regional ([Wilcove et al. 1986](#), [Murcia 1995](#)).

La fragmentación de hábitat tiene dos componentes que causan extinción:

- (1) Reducción del área de hábitat total, lo cual afecta principalmente el tamaño de la población y así a las tasas de extinción.
- (2) Redistribución de las áreas remanentes en fragmentos disjuntos, lo cual afecta principalmente a la dispersión y de esta manera, a las tasas de migración.

La fragmentación puede producir tres tipos de efectos:

- Efecto de la distancia
- Efecto de área
- Efecto de borde

Estos efectos pueden producir grandes cambios en la biota en cuanto a pérdida de biodiversidad,

interrupción de interacciones, cambios en el microclima, etc. Se tratará de explicar las características de la fragmentación por separado, aunque a veces resulta difícil separar, por ejemplo, el efecto de borde del efecto de área. Entre los ejemplos de bosques tropicales, señalaré principalmente al proyecto realizado en el Amazonas Brasileño: “Biological Dynamics of Forest Fragments Project” (BDFFP), ([Lovejoy et al 1986](#) y [Laurance et al 2002](#)). La descripción del área de estudio de este proyecto se muestra en el anexo.

Efecto de la distancia

Como se ha empleado en la teoría de Biogeografía de Islas, este término se refiere a la relación inversa entre la distancia y la tasa de colonización. Sin embargo, generalmente en fragmentación el efecto de la distancia es referido como efecto del aislamiento sobre la migración. Como los parches llegan a estar más aislados, hay una distancia umbral más allá de la cual la migración esencial para la persistencia de las poblaciones llega a ser virtualmente imposible.

La dispersión dependerá de características de las especies tales como, sus tolerancias microclimáticas, requerimientos de recursos, refugio, entre otros. En el proyecto BDFF se encontró que incluso pequeños claros son barreras para muchos organismos del bosque lluvioso. Muchas aves insectívoras desaparecieron de los fragmentos y fallaron en la recolonización aún cuando la distancia de aislamiento fue de solo 80 m, y a pesar de una proliferación de crecimiento secundario alrededor de muchos fragmentos ([Laurance et al. 2002](#)). Claros de 15 a 100 m son barreras efectivas para ciertos coleópteros carroñeros y estercoleros ([Klein 1989](#)), y abejas Euglossinae ([Powell y Powell 1987](#)).

Efecto de Área

La hipótesis del área *per-se* afirma que las islas grandes tienen altas tasas de inmigración y bajas tasas de extinción (MacArthur & Wilson 1967 en [Price 1997](#)). A pesar de la comparación con la teoría de equilibrio de biogeografía de islas, muchos fragmentos de hábitats no son sistemas en equilibrio ya que el modelo de islas implica que la población interactúa solamente con tierra firme u otras islas, mientras que en los parches de bosques fragmentados la flora y la fauna indudablemente interactúa con el “mar” de ecosistemas agrícolas ([Power 1996](#)). A pesar de esto, los eventos de extinción al azar son menos probables en fragmentos grandes que en pequeños ([Tschardt et al. 2002](#)).

De acuerdo a esto y en términos generales se espera que fragmentos grandes contengan mayor diversidad de especies que fragmentos pequeños.

En la investigación BDFFP, como ejemplo para el trópico, se encontró que frecuentemente la riqueza de especies está positivamente correlacionada con el tamaño del fragmento y que los bosques intactos contienen más especies por unidad de área que los fragmentos (Laurance *et al.* 2002). Evaluando únicamente los insectos, ciertas especies de coleópteros, hormigas, abejas, termitas y mariposas son altamente sensibles al área del fragmento (Powell y Powell 1987, Vasconcelos 1988, Klein 1989, Souza y Brown 1994, Brown y Hutchings 1997, Didham 1997). En contraste, unos pocos taxa permanecieron estables o incluso incrementaron su riqueza después del aislamiento, como el caso de las mariposas que aumentaron de forma importante por la invasión de especies generalistas provenientes de la matriz circundante (Brown y Hutchings 1997). Estos resultados revelan que la respuesta de las diferentes especies y grupos taxonómicos a la fragmentación son altamente particulares y sugiere que las especies que toleran áreas pequeñas de bosques, áreas de borde y matriz son las menos vulnerables (Laurance *et al.* 2002).

Otra de las causas por las que disminuye la riqueza con el área es la pérdida de heterogeneidad del hábitat. Un aparente hábitat uniforme como un bosque, tiene algún nivel de heterogeneidad, de manera que conforma un mosaico de hábitats diferentes. En los fragmentos individuales puede faltar un intervalo de hábitat que se encuentra en el original. Las especies distribuidas en parches o especies que utilizan un intervalo de micro-hábitat son especialmente vulnerables a la extinción bajo estas circunstancias.

Efecto de Borde

La fragmentación de bosques expone a los organismos que permanecen en el fragmento a las condiciones de un ecosistema circundante diferente y que consecuentemente ha sido llamado “efecto de borde”. El efecto de borde es el resultado de la interacción entre dos ecosistemas adyacentes, cuando los dos están separados por una transición abrupta (Murcia 1995). El efecto de borde altera el gradiente físico, distribución de especies y muchos procesos ecológicos y del ecosistema (Murcia 1995, Gascon *et al.* 2000, y Tscharntke *et al.* 2002). Cambios microclimáticos próximos al borde, tales como, disminución de la humedad, incremento de la radiación, y gran variabilidad de la temperatura pueden afectar negativamente a las especies adaptadas a la humedad y oscuridad del interior del bosque (Lovejoy *et al.* 1986, Laurance *et al.* 2002,).

En el proyecto BDFFP, en general, hubo especies favorecidas y otras afectadas por el borde, las primeras correspondieron a especies típicas de áreas abiertas y de sitios de crecimiento secundario; así, entre las especies de plantas las más características fueron las lianas, y en cuanto a la fauna, aquellas que forrajean en “gap” (claros producidos en el interior del bosque por la caída de árboles) y que son de hábitats generalistas (insectos, aves, murciélagos). Entre las especies que respondieron negativamente al borde se encuentran, aves insectívoras del sotobosque, ranas y insectos (Laurance *et al.* 2002); estos últimos corresponden a, moscas, abejas, avispas (Fowler *et al.* 1993) coleópteros (Didham *et al.* 1998) y mariposas (Brown & Hutchings 1997), los cuales disminuyeron sus abundancias en las zonas próximas al borde. Entre las especies de insectos que respondieron positivamente al borde están algunas termitas, cicadélidos, insectos escamas, áfidos (Fowler 1993) y mariposas afines a la luz (Brown & Hutchings 1997), las cuales aumentaron sus abundancias en las zonas próximas al borde.

El grado de penetración de los efectos del borde varía de acuerdo a si se trata de efectos abióticos o biológicos. Murcia (1995) describe estos procesos como:

- Efectos abióticos: que involucran cambios en las condiciones ambientales como resultado de la proximidad a la matriz disímil.
- Efectos biológicos directos: los cuales se refieren a los cambios en la abundancia y distribución de las especies causadas directamente por las condiciones físicas próximas al borde y determinada por las tolerancias fisiológicas de las especies.
- Efectos biológicos indirectos: son los que involucran cambios en las interacciones de las especies, tales como depredación, herbivoría, dispersión y consumo de semillas.

El grado de penetración de los efectos del borde varía ampliamente desde 10 - 60 m hasta grandes escalas espaciales (Km.) (Laurance *et al.* 2002, Laurance 2000); sin embargo, esto va a depender del organismo considerado; por ejemplo, Laurance (2000) habla del efecto que se produce a gran escala a los vertebrados con gran movilidad. Pero también, los efectos del borde pueden ir avanzando progresivamente hacia el interior del fragmento o del bosque continuo; Janzen (1986) habla del “avance del borde” que consiste en la penetración de los efectos del borde a grandes distancias dentro del bosque, como resultado directo o indirecto de las actividades humanas (ganadería, tala selectiva) que abren el dosel cerrado, esto a su vez va a depender de la matriz circundante, como por ejemplo, las especies que conforman el crecimiento secundario.

En la **figura 1** se muestran algunos efectos estudiados en el proyecto BDF y sus distintas distancias de penetración (Laurance *et al.* 2002). La mayoría de los efectos ocurrieron a los 100 m, tanto abióticos como biológicos; es importante resaltar que el efecto del viento fue el que tuvo mayor grado de penetración.

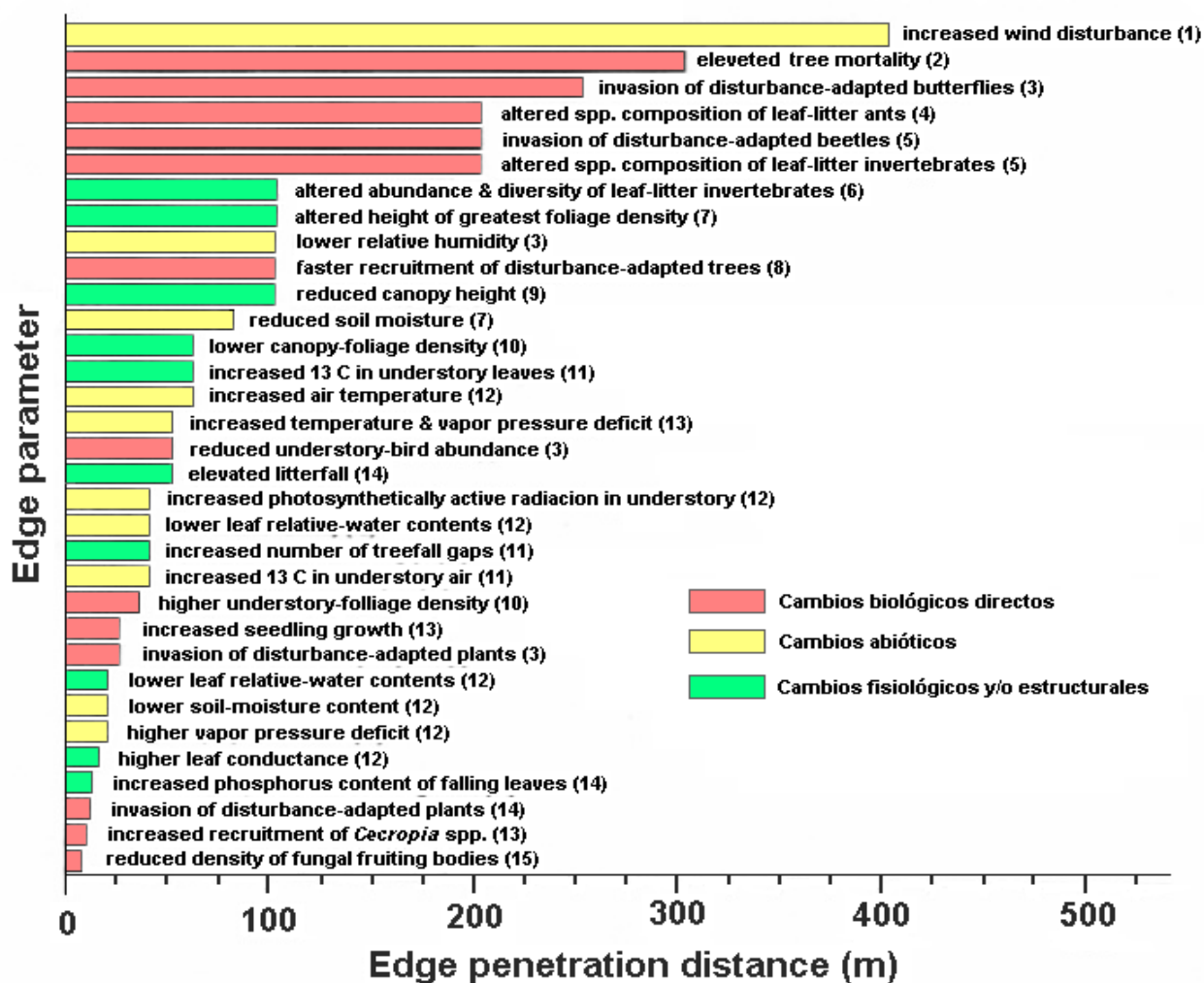


Figura 1. Distancia de penetración de diferentes efectos de borde en los bosques remanentes del proyecto “Dinámica Biológica de Bosques fragmentados” (BDF). Fuente de datos: (1) Lewis 1998; (2) Laurance *et al.* 1998b, 2000; (3) Lovejoy *et al.* 1986; (4) Carvalho & Vasconcelos 1999; (5) Didham 1997b; (6) Didham 1997a; (7) Camargo & Kapos 1995; (8) Laurance *et al.* 1998c; (9) Camargo 1993; (10) Malcolm 1994; (11) Kapos *et al.* 1993; (12) Kapos 1989; (13) Sizer & Tañer 1999; (14) Bierregaard *et al.* 1992; (15) R. K. Didham, datos no publicados. (Tomado de Laurance *et al.* 2002).

Sin embargo, en la **figura 1** no se distinguen procesos biológicos indirectos, unos importantes son los siguientes estudios, no citados en la figura 1: (a) el aumento en la tasa de descomposición en las zonas próximas al borde ([Didham 1998](#)), (b) que el incremento de la abundancia de insectos en el borde sea debida a la disminución de la intensidad de depredación en el sotobosque y sobre artrópodos de la hojarasca debido al colapso del ensamblaje de aves insectívoras, murciélagos y hormigas ([Lovejoy et al 1996](#), [Fowler et al. 1993](#)).

También, el efecto de borde debe tener alguna dinámica temporal, es decir, algún cambio en el tiempo; generalmente, al inicio de la fragmentación el borde es abierto y permeable, luego se va “sellando” gradualmente. Esta dinámica del borde ha sido una de las principales dificultades para generalizar acerca de los procesos del borde ([Murcia 1995](#)), entre muchos otros factores. [Laurance et al. 2002](#) enumera tres fases en términos de la permeabilidad del borde:

■ Fase inicial de aislamiento (< de 1 año después de la formación del borde): el gradiente entre el interior del bosque y el borde es abrupto, con altas temperaturas, condiciones secas e incremento de la luz y penetración del viento en el fragmento. Hay una alta mortalidad de árboles, muchos mueren en pie. Hay una alta acumulación de hojarasca, debido a que se produce estrés por la sequía y se produce la caída de hojas para conservar agua, o reemplazar hojas adaptadas a la sombra por adaptadas a la luz. En esta fase muchas poblaciones de animales fluctúan ampliamente y disminuyendo las más sensibles.

■ Fase de cierre del borde (1 - 5 años después de la formación del borde): aumenta la vegetación secundaria y crecimiento de ramas laterales que progresivamente sellan el borde. El gradiente microclimático del borde se hace más complejo. Las plantas del interior próximas al borde mueren o se aclimatan fisiológicamente a las condiciones del borde. Hay un aumento de claros por la caída de árboles en los primeros 100 a 300 m, en parte como resultado del incremento del viento. En algunos casos las plantas y animales afines al borde incrementan considerablemente, y las especies del interior del bosque desaparecen.

■ Fase posterior al cierre (> de 5 años de la formación del borde): los cambios relacionados al borde son en gran parte estabilizados, aunque los cambios externos de uso de la tierra (fuego o crecimiento secundario) pueden interrumpir este equilibrio ([Gascon et al. 2000](#)). El viento permanece elevado en el borde a pesar de estar parcialmente sellado por el crecimiento secundario. La proliferación de lianas contribuye a la muerte de árboles de manera que la tasa

de recambio de árboles incrementa en las proximidades del borde, además del reclutamiento e incremento de especies pioneras de corta vida. Las especies de plantas pioneras reemplazan las hojas rápidamente y contribuyen a la acumulación de hojarasca próxima al borde. Aunque el cierre del borde ocurre rápidamente en estos bosques, este sigue siendo dinámico y vulnerable al clima comparado con el interior del bosque.

Como vemos el efecto de borde es uno de los efectos más complejos de la fragmentación y que en muchas ocasiones en diversos estudios se confunde con el tamaño del fragmento ya que están muy correlacionados; por ejemplo, en un fragmento pequeño de 1 ha, como el del proyecto BDFF, es posible que muchos de los resultados obtenidos sean productos de los cambios en el borde más que producto del tamaño de fragmento. [Murcia \(1995\)](#) explica que este es otro de los problemas al estudiar los efectos de borde, pues existen problemas como las de falta de réplicas, diferentes tipos de borde producto de la distinta naturaleza de los bosques, de la vegetación circundante (matriz), así como de la dinámica temporal que esta presenta.

EECTO DE LA FRAGMENTACIÓN SOBRE LOS GRUPOS FUNCIONALES DE INSECTOS

1. POLINIZADORES

Se ha encontrado que los cambios inducidos por la fragmentación en la estructura del grupo polinizadores pueden tener consecuencias en el flujo genético de las poblaciones de plantas y en las dinámicas de las poblaciones de animales. Se conocen muchos grupos de animales que polinizan plantas, pero la gran mayoría de las especies de plantas de los bosques lluviosos tropicales son polinizadas por insectos y entre estos las abejas constituyen quizás el grupo más importante en cuanto a número y diversidad de plantas que polinizan (Bawa 1990, Kearns *et al.* 1998).

Se ha mostrado que la polinización se ve afectada directamente por la fragmentación a través de la reducción en la abundancia y riqueza de especies de polinizadores (Powell y Powell 1987, Becker *et al.* 1991), y también indirectamente por la alteración de su comportamiento y patrones de vuelo (Scott 1975). Por ejemplo, Powell y Powell (1987) concluyen que la abundancia y riqueza de abejas Euglossinae (abejas polinizadoras de orquídeas) disminuyen en bosques fragmentados de pequeño tamaño en el Amazonas Brasileño (Figura 1.1, Anexo [BDFFP]); así mismo, se encontró que dos especies de abejas muy abundantes en áreas abiertas no fueron atraídas por los sebos químicos dentro de los bosques (Figura 1.1), de manera que puede que no actúen como polinizadores alternativos de las especies extintas en los fragmentos de bosque.

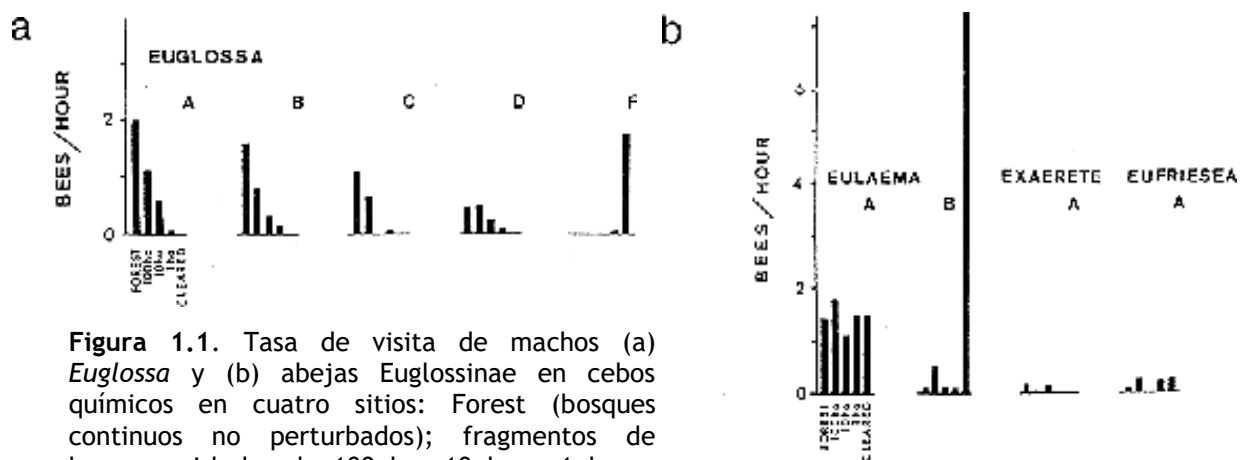


Figura 1.1. Tasa de visita de machos (a) *Euglossa* y (b) abejas Euglossinae en cebos químicos en cuatro sitios: Forest (bosques continuos no perturbados); fragmentos de bosques aislados de 100 ha, 10 ha y 1 ha; y Cleared (área de 500 ha recientemente deforestada). Las letras A-F corresponden a las distintas especies del género.

Posteriormente, y dentro del mismo proyecto, [Becker et al. \(1991\)](#) muestrearon igualmente a este grupo abejas especialistas, pero solo dos de las reservas fueron las mismas utilizadas por [Powell y Powell \(1987\)](#) (1 ha y 100 ha, [anexo](#)). Encontraron que *Euglossa chalybeata* y *Euglossa stilbonata* fueron las más dominantes, al igual que en el estudio anterior, solo que esta vez su abundancia fue superior. En los dos estudios se capturaron 16 especies pero solo 9 fueron comunes a ambos, probablemente debido a que los atrayentes químicos fueron diferentes, según mencionan [Becker et al. \(1991\)](#) y [Cane \(2001\)](#), aunque también es probable que hayan existido variaciones espaciales.

En el estudio de [Becker et al. \(1991\)](#) se encontró que seis años después de la deforestación los fragmentos de bosques de 10 ha y 100 ha registraron las mayores abundancias de las dos especies de abejas comunes en comparación con los bosques continuos. Estos autores sugieren que la perturbación inmediata causada por el corte masivo de la vegetación y no la fragmentación fue la responsable de las bajas abundancias de *Euglossa* en los fragmentos pequeños en el estudio de [Powell y Powell \(1987\)](#). Adicionalmente, [Becker et al.](#) notaron que la matriz de crecimiento secundario en los lugares que habían sido cortados entre 5 y 8 años antes, proveen sitios diversos para los nidos y es rico en fuentes de resina utilizadas para la anidación.

Se podría pensar que las especies abundantes en el área abierta podrían actuar como polinizadores sustitutos de las especies extintas en los fragmentos de bosques pequeños, sin embargo, según el resultado de [Powell y Powell \(1987\)](#) una franja de área abierta estrecha (100 m) resultó ser una barrera efectiva para el movimiento de cuatro especies de abejas entre un fragmento de 10 ha y un bosque continuo. Los autores explican que probablemente se deba a las altas temperaturas y baja humedad presentes en el claro en comparación con el bosque. Este resultado es contrario al obtenido por [Aizen y Feinsinger \(1994a\)](#) en el estudio de la fragmentación de bosque seco subtropical en Argentina (Chaco Serrano) donde la frecuencia de visitas a dos especies de plantas (leguminosas: *Cercidium* y *Prosopis*,) y la riqueza taxonómica (obtenidas mediante trampas de atracción) de las abejas nativas disminuyen a medida que el tamaño del fragmento es menor; mientras que, la especie exótica *Apis mellifera* fue abundante en los bosques de fragmento pequeños y en la matriz agrícola. Los autores dan dos explicaciones a este resultado:

- 1) Las abejas del género *Apis* en el neotrópico hacen sus nidos en una variedad de condiciones, teniendo un gran radio de forrajeo y recurriendo preferencialmente a parches discretos de vegetación en un paisaje de dos dimensiones. Esta característica es suficiente para explicar la dominancia en pequeños fragmentos.

- 2) El radio típico de forrajeo y especialización en los requerimientos para la anidación varía ampliamente en las abejas nativas neotropicales, conduciendo probablemente a una variedad de respuestas especie-específicas a la fragmentación; esto podría explicar la disminución de la riqueza con el tamaño del fragmento. De manera que las abejas exóticas compensaron numéricamente la disminución de la actividad de las abejas nativas en los parches pequeños.

Pero, ¿Puede esta disminución de las especies polinizadoras nativas afectar la reproducción de las plantas (producción de frutos y semillas)? Y si es así, ¿las abejas melíferas introducidas aminoran esta posible disminución de la polinización?

[Aizen y Feinsinger \(1994 b\)](#) haciendo estudios sobre estas mismas plantas encontraron poca consistencia del efecto de la fragmentación sobre el número de granos de polen que los insectos reparten en los estigmas de *Cercidium*, *Prosopis*, y otras especies de plantas polifílicas (polifilia: grado de inter-cambiabilidad de polinizadores efectivos) consideradas en el estudio. Las 16 especies de plantas examinadas experimentaron **a)** disminución de la efectividad de la polinización relacionado a la fragmentación, medida como número de tubos polínicos en los estilos florales, y **b)** disminución en la producción de semillas. Entre otras explicaciones, el cambio en la naturaleza del polinizador puede tener un efecto sobre la calidad del polen; las abejas melíferas tienden a permanecer en un mismo árbol, excluyendo otros visitantes de flores, aumentando la probabilidad de endogamia, mientras que las especies de abejas nativas, avispas y moscas, se mueven entre varios árboles haciendo más efectivo el entrecruzamiento. Sin embargo, la magnitud de esta disminución fue menos fuerte que la magnitud del cambio en la fauna de polinizadores. La sensibilidad de las plantas polifílicas nativas, al menos en la fragmentación de Chaco Serrano, puede estar totalmente desacoplada del cambio producido en su fauna visitante de flores.

Es importante tomar en consideración otros factores que implica la fragmentación del bosque rodeada de una extensa matriz agrícola. Los fragmentos de bosques sirven como recurso de combustible leñoso (leña) para las personas de la localidad, además de forrajeo y sombra para el ganado. El pisoteo del ganado puede afectar el reclutamiento de semillas y plántulas, y posiblemente este factor sea más importante en la demografía de las plantas que el cambio en la producción de semillas debido a la polinización ([Aizen y Feinsinger 1994 b](#)).

Las prácticas agrícolas no solamente pueden afectar el reclutamiento de semillas, sino también directamente a los polinizadores debido a la utilización de fertilizantes químicos, pesticidas y herbicidas; estos últimos, reducen la disponibilidad de néctar en las plantas. El pastoreo por el ganado afecta a los polinizadores a través de la remoción del recurso alimenticio, destrucción de nidos bajo el suelo y los potenciales sitios de anidación (Kearns *et al.* 1998). Aunque la utilización de fertilizantes y pesticidas se efectúa en el área abierta, los efectos de estas prácticas penetran totalmente en los parches de bosque pequeños y pueden abarcar grandes distancias hacia el interior del mismo por el efecto de borde (Murcia 1995, Gascon *et al.* 2000, Laurance 2000).

Probablemente si estos factores no estuvieran presentes la polinización tendría un papel importante en la reproducción de las plantas. Steffan-Dewenter y Tschardtke (1999) utilizaron una aproximación experimental para separar la limitación de la polinización en poblaciones de plantas aisladas de otros factores que cambian posiblemente con la fragmentación; este estudio se realizó en Alemania en praderas calcáreas fragmentadas por una intensa actividad agrícola. En dos especies de plantas colocadas en materos a diferentes distancias desde la pradera, el número de: semillas por fruto, semillas por planta y frutos por plantas disminuyeron significativamente con el incremento de la distancia. Si bien en número total de insectos observados no cambió con la distancia, si lo fue la composición de los visitantes de flores, donde, a menores distancias abundaron abejas solitarias y a mayores distancias moscas (Syrphidae). De acuerdo a esto las abejas parecen ser polinizadores más eficientes.

Sin embargo, existe evidencia de que la iniciación del fruto está limitada por el polen, mientras que la maduración y producción de semillas está limitada por el recurso (Horvitz y Schemske 1988), por lo que el efecto de la reducción de la polinización es más difícil de detectar. De acuerdo a esto, es importante destacar que en los resultados de Aizen y Feinsinger (1994 b) el número de tubos polínicos por estigma en *Cercidium*, *Prosopis* disminuyó significativamente al disminuir el tamaño del fragmento, por lo que los polinizadores tienen algún efecto importante.

La eficiencia de la polinización también va a depender del sistema reproductivo de la planta (auto-compatible o auto-incompatible); así, en los resultados de Aizen y Feinsinger (1994 b), las abejas melíferas resultaron ser los polinizadores sustitutos de las abejas nativas y otros polinizadores en parches pequeños, pero estas abejas introducidas pueden producir endogamia en las plantas, ya que su actividad de forrajeo se circunscribe principal y frecuentemente al dosel de un solo árbol, desfavoreciendo a las plantas auto-incompatibles.

En el estudio de [Murren \(2002\)](#) evaluaron varios componentes de la ecología reproductiva de la epífita *Catasetum viridiflavum* con entrecruzamiento obligado, la cual es polinizada por la abeja Euglossinae *Eulaema cingulata*, conformando un sistema de polinización específico. Durante la construcción del Canal de Panamá se crearon varias islas que inicialmente era de bosque continuo. Se seleccionaron 5 bosques de tierra firme y 10 islas con áreas entre 1ha y 10 ha, aisladas hace aprox. 80 años y separadas de tierra firme por distancias entre 100 y 500 m. El número de abejas capturadas con trampas de cebos aromáticos entre islas y tierra firme no varió significativamente. Todas las abejas que llegaban a los cebos de las islas venían a través del agua, sugiriendo que estas islas pequeñas no mantienen poblaciones residentes de estas abejas. El número de polinios (2 paquetes de polen que conforman un polinario) removidos como una medida del éxito reproductivo de las flores masculinas no fue diferente entre islas y tierra firme. En las flores femeninas las inflorescencias, flores abierta y frutos tampoco varió entre islas y tierra firme en dos años de estudio. Estos resultados combinados indican que la visita del polinizador en las islas es necesaria para que los eventos reproductivos sean similares o tengan el mismo éxito que los de tierra firme.

Comparando con los estudios de Brasil y Argentina, en primer lugar se observa que no se trata de las mismas especies, aunque este género se reportó en los estudios de Brasil, indicando que no todas las especies de Euglossinae responden de la misma forma a las áreas abierta ([Figura 1.1](#)). Pero también, el área abierta es diferente, aquí no hay problemas de fertilización o empobrecimiento de los suelos o tala selectiva, de manera que las islas ofrecen suficientes árboles para que las epífitas se establezcan.

Por otra parte las condiciones microclimáticas de la matriz del lago no deben ser iguales a la de una matriz agrícola, aunque la radiación es igual, el lago debe producir alguna mayor humedad. Además, estas islas tienen aproximadamente 80 años de establecidas y probablemente se haya alcanzado una estabilidad poblacional entre las abejas y las epífitas.

De acuerdo a estos resultados, parece prematuro hacer conclusiones acerca del efecto de la fragmentación sobre los polinizadores; hasta ahora hay que tomar en consideración las características de la matriz (crecimiento secundario, cultivos, ganadería, tala selectiva, entre otros), permeabilidad de la misma, y la dinámica poblacional de las plantas y polinizadores inmediatamente después de una perturbación ([Becker et al. 1991](#), [Aizen y Feinsinger 1994 b](#), [Murren 2002](#)). Otra característica muy importante a considerar en los insectos es el recurso, tomando en

cuenta los distintos requerimientos de acuerdo a sus ciclos de vida; por ejemplo, para las mariposas y polillas, el requerimiento mínimo para el hábitat debe incluir plantas como alimento para las larvas (hojas) así como recurso alimenticio para los adultos (néctar, frutos, etc.) (Cane 2001).

Un hábitat para cualquier especie de abeja debe consistir, como mínimo, de parches con recursos florales además de sitios convenientes para la anidación, todo esto dentro del rango de vuelo de las mismas (Cane 2001).

La distribución y dinámica poblacional de especies de abejas en hábitats naturalmente en parches puede producir alguna comprensión, no total, de los factores asociados con la fragmentación (Bowers 1985). Para las abejas, los sustratos convenientes para anidar están invariablemente distribuidos en parches y frecuentemente separados de sus plantas hospederas, por lo que se requiere de cierta habilidad de dispersión; en una revisión del rango de hogar y distancias comunes de 10 de estas especies, se obtuvo un radio máximo de 2,8 Km con una media de 1,5 Km (Cane 2001).

Muchas especies de abejas anidan bajo el suelo, otras por encima del suelo, frecuentemente en túneles pre-existentes en troncos o ramas en descomposición. Unas pocas especies no tienen preferencias específicas para la anidación. Dentro de esta amplia categoría, ellas pueden ser especialistas, principalmente entre grupos con requerimientos para anidar, como por ejemplo la textura, humedad, salinidad y aspecto del suelo, llegando a ser en ocasiones más importantes que el recurso floral (Cane 2001).

Si el recurso para la **anidación** es más importante que el recurso floral ¿la fragmentación modifica este recurso afectando a la fauna de polinizadores y a su vez a las plantas?

En el estudio de Aizen y Feinsinger (1994 a), solo dos taxa de abejas *Dialictus* y *Augochlora*, fueron detectados en los tres bosque continuos. Aunque estos dos géneros son generalistas florales, *Dialictus*, el cual anida en el suelo, estuvo presente en las muestras de todos los fragmentos y en la matriz agrícola; mientras que *Augochlora*, con dos subgéneros que anidan en trozos de árboles y troncos, tuvieron bajas abundancias en los fragmentos pequeños y en la matriz agrícola. ¿Pueden estas respuestas contrastantes a la deforestación, reflejar el hecho de que los fragmentos pequeños y la matriz aún contienen suelos que son convenientes para *Dialictus*, pero no troncos para *Augochlora*?. Posiblemente estos resultados aportan algún indicio (Cane 2001).

Si el recurso **floral** es más importante, entonces, podría ocurrir el efecto inverso, es decir, ¿el efecto de la fragmentación sobre las plantas podría afectar a la fauna de polinizadores?

Con la fragmentación de hábitats probablemente ocurran cambios en la disponibilidad de recursos para las plantas, causando cambios en el tamaño de la población y densidad de plantas en flor (Young *et al.* 1996; Cunningham 2000), afectando posiblemente a los polinizadores. Sin embargo, la restricción del flujo de polen resultante de la fragmentación puede reducir tanto la variabilidad genética de la progenie y la efectividad genética de la densidad poblacional (particularmente en especies leñosas) causando reducción del “fitness” por el intracruzamiento y cambios en la estabilidad a largo plazo de las poblaciones insulares (Bawa 1990), aunque hay pocos estudios a largo plazo y de gran escala para confirmar estas conclusiones.

Según Murren (2002) para la toma de decisiones en el manejo de áreas fragmentadas, es crucial realizar estudios comparativos de la ecología reproductiva de las plantas en sistemas continuos y fragmentados, conocer la interconexión entre los sitios, o tener datos de muchas formas de crecimiento (árboles, epifitas, hierbas) y diferentes sistemas reproductivos, conocer el rango de respuesta de las plantas a la perturbación del hábitat, así como los patrones espaciales y temporales de los sucesos reproductivos.

Otros temas donde es necesario profundizar es en la efectividad del tipo de trampa para captura y la identificación de los grupos al nivel de especie. Por ejemplo, en el trabajo de Aizen y Feinsinger (1994 a) a pesar de que los géneros *Dialictus* y *Augochlora* fueron los más frecuentes en las trampas, no estuvieron presentes en las muestras de observación con mediciones de frecuencia de visita a las dos leguminosas; mientras que las abejas melíferas por ejemplo fueron poco abundantes en todas las trampas de todos los hábitat.

Los tipos de trampa utilizadas en este estudio fueron las amarillas, las cuales no representaron muy bien a los polinizadores que visitan a las dos leguminosas (*Cercidium*, *Prosopis*), por lo que no se pueden hacer comparaciones de la frecuencia de visitas con los patrones de abundancia en el paisaje.

En el estudio de Powell y Powell (1987) solo se registró el tiempo de llegada y de partida de las abejas en las trampas, pero no se hicieron capturas, trayendo como consecuencia problemas en la

identificación (algunas especies resultaron miméticas). Además, los cebos utilizados en las trampas por [Powell y Powell \(1987\)](#) y [Becker et al. \(1991\)](#) fueron diferentes complicando las comparaciones entre ambos estudios.

Otro aspecto importante es la identificación taxonómica; en el trabajo de [Aizen y Feinsinger \(1994 a\)](#) por ejemplo, hay un pobre conocimiento de la fauna de abejas que habitan en los bosques secos subtropicales. Quizás esta sea la consecuencia de que solo 3 de 43 taxa capturados en las trampas fueran identificados al nivel de especie y casi la mitad al nivel de familia. Aunque este estudio está enfocado solo sobre dos especies de plantas, mucha información biológica se pierde con la designación de morfoespecie.

La importancia de la conservación de los polinizadores no solo radica en la importancia para la persistencia de diversas poblaciones de plantas sino también en los servicios que puede prestar a los cultivos de la matriz agrícola. La polinización es imprescindible para la producción de semillas (ejemplo; alfalfa), incrementar la calidad y número de las semillas (girasol), para la producción y calidad de frutos (huertos de frutos, melones, tomates), creación de híbridos de semillas (híbridos de semillas de girasol), y para incrementar la uniformidad en la maduración de la cosecha (colza) ([Kearns et al 1998](#)).

En cuanto a los estudios de otros insectos polinizadores diferentes a las abejas, no existen los referentes a grupos funcionales y hay muy pocos sobre patrones de riqueza y diversidad en hábitats fragmentados; algunos han sido agrupados taxonómicamente y mezclados con grupos herbívoros en general, entre ellos las mariposas; sobre estas existen algunos estudios sobre patrones de las comunidades, pero sin diferenciación en grupos funcionales, donde se mezclan las que se alimentan de frutos y las que se alimentan de néctar ([Brown y Hutchings 1997](#), [Ricketts et al. 2001](#), [Shahabuddin et al. 2000](#)). Sin embargo, el efecto de la fragmentación sobre mariposas polinizadoras ha sido poco estudiado. Además de las mariposas, en el grupo de las avispas es muy conocida la relación del género *Ficus* y las avispas Agaonidae; respecto a los dípteros ([Keam 2001](#)), coleópteros ([Young 1988](#)) y trips, estos poseen especies polinizadoras pero se conoce poco acerca de la estructura de estos grupos y los factores que influyen el número y diversidad de sus especies interactuando, siendo muchos de ellos generalistas en su acción ([Bawa 1990](#)).

2. HERBIVOROS

Este grupo es el más difícil de definir como un gremio, dada la gran diversidad de relaciones de consumo que los insectos mantienen con las diversas estructuras anatómicas de las plantas, lo cual permite subdividir en varios grupos al mismo. A ello debemos sumar la forma de consumir el recurso. Visto así, el grupo de los herbívoros se divide en chupadores (homópteros y algunas familias de hemípteros) y masticadores (hormigas, ortópteros, algunas familias de coleópteros); algunos coleópteros consumidores de semillas, en ocasiones, son incluidos en este último. Dada la diversidad de subgrupos del gremio de los herbívoros, hablaré de 4 subgrupos: Mariposas consumidoras de frutos, insectos chupadores, masticadores y consumidores de semillas. La información sobre efectos de la fragmentación de bosques por la actividad agrícola sobre los herbívoros, es muy escasa y la existente está enfocada principalmente a patrones de diversidad y no sobre el efecto en la herbivoría como tal, indicando la necesidad de más estudios sobre estos grupos desde el punto de vista funcional.

Mariposas frugívoras

En el proyecto BDFFP, inmediatamente después del aislamiento de las reservas en 1980 y la quema del bosque circundante, Brown (*en* [Lovejoy et al. 1986](#)) notó una disminución en el número de especies de Ithomiinae (polinizadores según [DeVries et al. 1997](#), [DeVries y Walla 1999](#)), Satyrinae (Frugívoras según [DeVries et al. 1997](#), [DeVries y Walla 1999](#)) y otras mariposas del sotobosque. Sin embargo, luego de un año el número de especies de mariposas se incrementó a un nivel considerablemente alto comparado al anterior. Los autores atribuyen este incremento a la invasión de las áreas con crecimiento secundario de plantas. Las especies de mariposas fueron principalmente las afines a la luz. El número de especies encontradas en estas reservas continuó incrementando durante los 4 años posteriores al aislamiento.

La lista de especies encontradas durante el trabajo diario de campo puede haber provocado una sobrestimación de la riqueza debido a la combinación de los diferentes hábitats en una reserva (borde y crecimiento secundario, pastos), a la aplicación de censos (lo cual puede duplicar el número de especies encontradas) y al tiempo transcurrido desde el corte y la quema ([Lovejoy et al. 1986](#)).

La recopilación de todo este estudio de mariposas se muestra en [Brown y Hutchings \(1997\)](#), cuya investigación abarca 15 años de muestreos en las 25 reservas: 10 de 1 ha, 8 de 10 ha, 4 de 100 ha y

3 de 1000 ha (BDFFP) (**Figura A1 en Anexo**). Uno de los resultados fue que la riqueza general en todas las reservas es mayor que la riqueza de la fauna típica de los bosques continuos (**Figura 2.1**). En los bosques continuos que carecen de claros internos hubo menor riqueza total de especies que en las reservas continuas con claros internos. En cuanto al aislamiento, las reservas completamente aisladas (■) frecuentemente tuvieron riquezas tan bajas como en los bosques continuos sin claros. Pero por el contrario, si están rodeadas por bosques de alto crecimiento secundario (□), la riqueza de las mariposas es mayor, similar a la riqueza de los bosques continuos con grandes claros (◻). El efecto del área fue de mínimo a insignificante; los Lycaenidae presentaron un efecto más notable, pero no fue significativo.

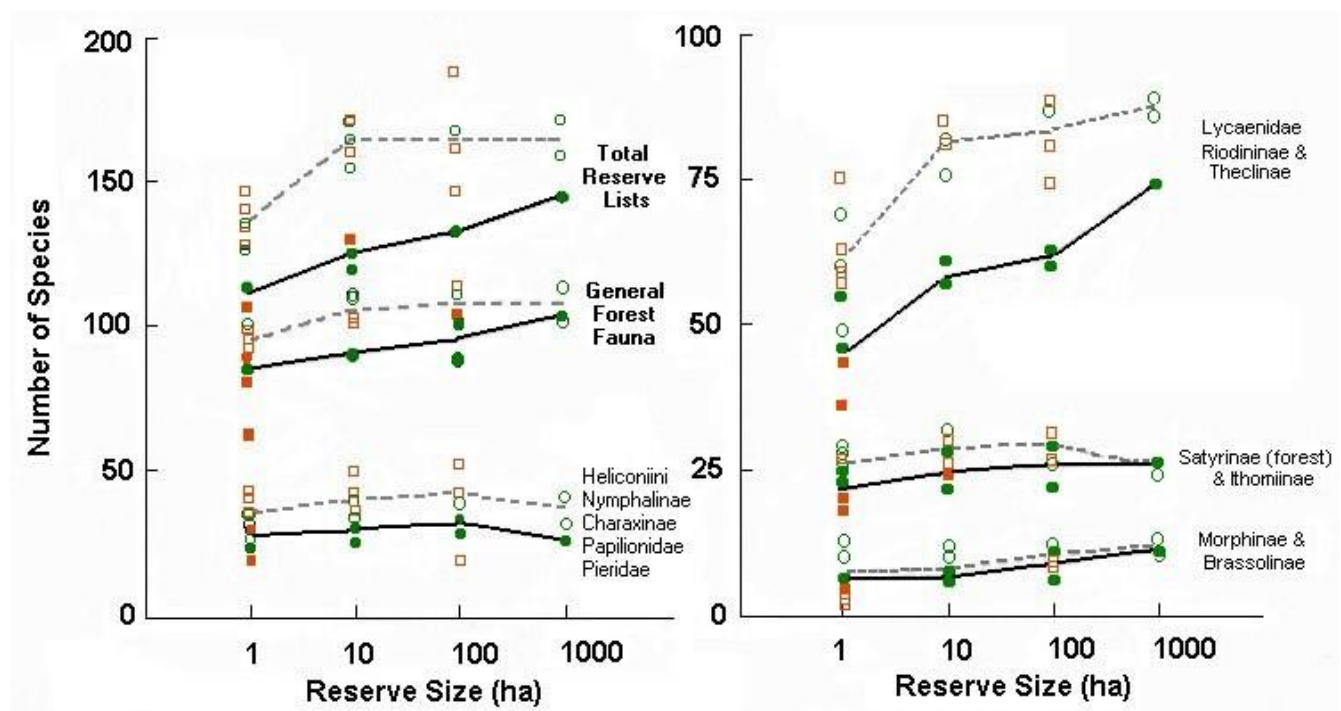


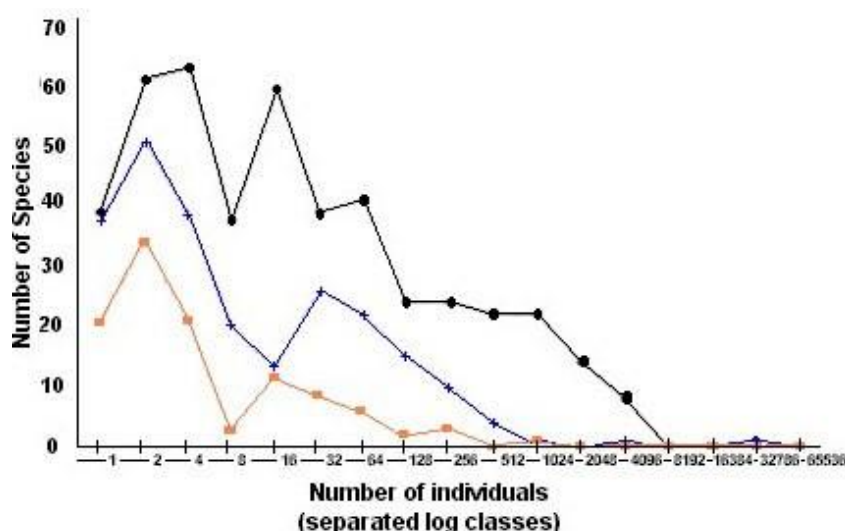
Figura 2.1. Número de especies de mariposas registradas en las reservas de diferentes áreas y estatus de aislamiento. (●): bosques homogéneos y continuos; (■): reservas completamente aisladas, (◻): reservas con grandes claros internos, y (□): reservas semi-aisladas conectadas a bosques continuos por alto crecimiento secundario en uno o dos bordes. Las líneas sólidas unen los símbolos con bajo aislamiento y las líneas punteadas sitios con aislamiento. Muestreos de número de mariposas registradas en 30 a 44 horas por reserva. (Tomado de [Brown y Hutchings 1997](#)).

Los autores sugieren que la heterogeneidad ambiental es un factor más importante que el tamaño del fragmento en la determinación de la diversidad de los insectos herbívoros. También dicen que para sostener un gran número de especies en reservas aisladas, estas deben ser lo suficientemente

grandes (100 - 1000 ha) para incluir un número de claros internos de tamaño razonable (0,02 - 0,12 ha) y de varias edades sucesionales, con el fin de resistir el efecto negativo del borde. Su respuesta al dilema de reservas “SLOSS” (Single Large O Several Small) es que ambas son necesarias.

Hay que acotar que los bosques referidos como continuos, no quiere decir que no posean claros, sino que no los encontraron durante el recorrido, indicando que un bosque continuo se caracteriza por presentar la dinámica natural de claros (gap) (Whitmore 1992). Por otra parte, el muestreo fue por observación haciendo un recorrido de 5 - 20 Km por una senda interna y por el borde de cada reserva, tratando de cubrir 5 horas de observación efectiva. De esta manera, las reservas de pequeño tamaño fueron cubiertas repetidas veces durante un día de trabajo, mientras que las reservas grandes fueron censadas extensivamente, con pocos puntos visitados más de dos veces, por lo que el esfuerzo de muestreo es diferente.

Los ecosistemas tropicales se caracterizan por poseer una gran cantidad de especies raras y como son sensibles a la extinción generalmente son importantes desde el punto de vista de la conservación; por esta razón, frecuentemente se utiliza la riqueza de especies para hacer comparaciones (Peet 1974). Pero las especies raras probablemente estén ausentes en muestras pequeñas, por lo que la riqueza de especies es altamente sensible al tamaño de la muestra, y por eso se recomienda la corrección para diferentes tamaños de muestras mediante la técnica de rarefacción y la curva de acumulación de especies (Heck *et al.* 1975, DeVries *et al.* 1997).



En el trabajo de Brown y Hutchings (1997) se encontró una gran cantidad de especies raras (Figura 2.2), que sumado a la forma de muestreo, muestra que es posible que la comparación de riqueza de especies no sea conveniente.

Fig. 2.2 Distribución de 455 especies de mariposas entre categorías de abundancia (datos transformados al log en base 2). La curva superior de círculos sólidos está basada en todos los individuos registrados en un período de 15 años; la curva media con cruces está basada en todos los individuos registrados en una reserva de 100 ha en el mismo periodo; y la curva inferior de cuadrados sólidos representa un censo de un día en una reserva de 10 ha. (Tomado de Brown y Hutchings (1997).

En un estudio sobre mariposas Nymphalidae (frugívoras) en un gradiente de perturbación de un bosque amazónico: bosque primario, secundario, bosque con tala selectiva y borde, la riqueza de especies del hábitat menos perturbado fue baja y hubo pocas especies únicas, mientras que los hábitat más perturbados (secundario y borde) poseían alta riqueza de especies y mayor cantidad de especies únicas (**Tabla 2.1 y Figura 2.3**). Aunque estas diferencias fueron débiles, en una práctica de conservación basado en la riqueza de especies, se podría argumentar a favor de la preservación de bosques secundarios y hábitats de borde que los primarios (DeVries *et al.* 1997). Sin embargo, esta visión puede ser inadecuada; cuando el tamaño de la muestra se estandarizó por rarefacción o se construyó la curva de acumulación de especies por hábitat el resultado fue contrastante, el borde altamente perturbado tuvo pocas especies comparado con el bosque primario y el de tala selectiva, mientras que el bosque de crecimiento secundario tubo una leve mayor riqueza (**Fig. 2.4, 2.5A y B**) (DeVries *et al.* 1997).

Tabla 2.1. Distribución de la riqueza de especies totales (130 especies) entre los hábitats y las especies únicas de hábitats particulares. (Tomado de DeVries *et al.* 1997)

Habitat	Unique	Total
Primary	6	82
Higrade	6	85
Secondary	10	97
Edge	11	86

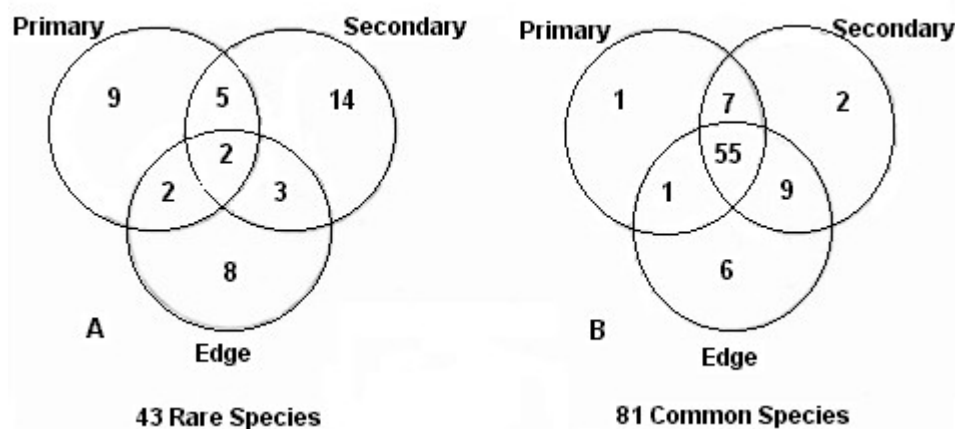


Figura 2.3 Sobreposición de especies entre los tres hábitats. Para claridad del grafico el hábitat semi-perturbado (higrade) fue omitido de este análisis, dando un total de 124 especies. **A:** especies raras representadas por menos de tres individuos, **B:** especies comunes representadas por más de 4 individuos. (Tomado de DeVries *et al.* 1997).

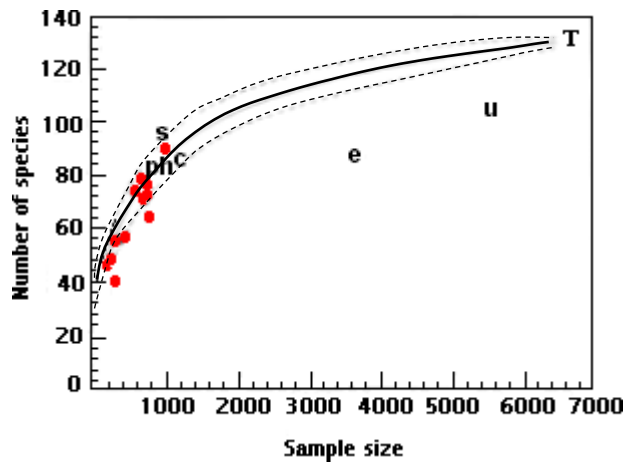


Figura 2.4. Curva de rarefacción (curva sólida) y con un intervalo de aproximadamente del 95% de confianza (curva punteada) para la comunidad total de ninfálidos frugívoros comparado con la riqueza de especies observada en las subdivisiones de la comunidad a lo largo de las tres dimensiones: altura, hábitat y tiempo. T = comunidad total, c = dosel, u = sotobosque, p = primario, s = secundario, h = (higrade) semi-perturbado, e = borde; puntos sólidos = meses. (Tomado de DeVries *et al.* 1997).

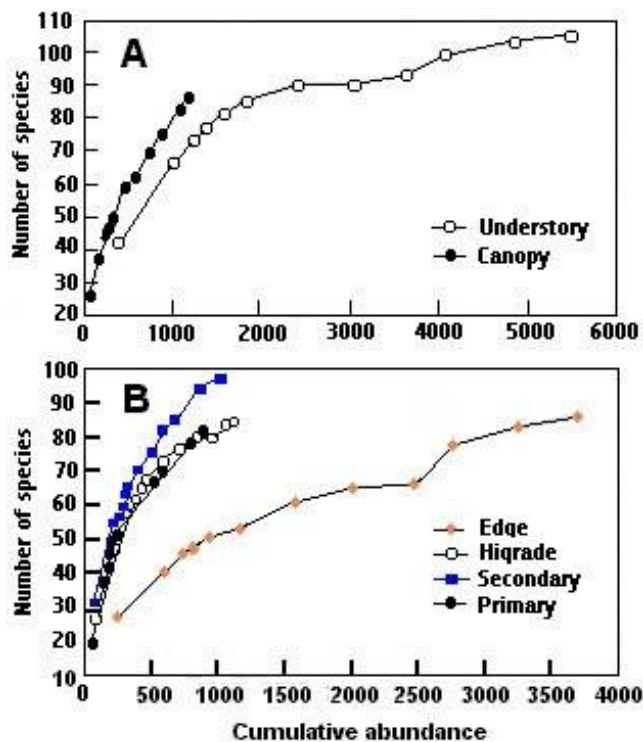


Figura 2.5. Curva de acumulación de especies mostrando las especies totales versus abundancia acumulativa individual a través del tiempo en A, dosel y sotobosque, B los cuatro hábitats. (Tomado de DeVries *et al.* 1997).

DeVries *et al.* (1997) también encontraron una alta variación de la diversidad de la comunidad de Nymphalidae en cuanto a la altura de la vegetación (sotobosque y dosel), hábitat (Bosque primario, B. secundario, B. con tala selectiva y Borde) y estacionalidad (diferencia mensual en un año). Esto indica que un conjunto de pequeñas muestras de un hábitat de sotobosque en un mes, puede capturar una pequeña fracción de la riqueza total de especies de la comunidad.

Aunque en el trabajo de [Brown y Hutchings \(1997\)](#) se hace alguna distinción estacional ([Figura 2.2](#)), no se especifica el cambio anual; además, no se hace una distinción vertical o no se incluye el dosel en el muestreo sino únicamente el sotobosque, de manera que muy probablemente se está perdiendo información de un compartimiento con alta diversidad de mariposas, y sea el bosque continuo el que posea la mayor diversidad de especies de mariposas.

El conocimiento de la estructura de la comunidad de insectos y de cualquier otro organismo en el bosque continuo es muy importante a la hora de evaluar el efecto real de la fragmentación. [DeVries et al. \(1997\)](#) encontraron variación espacial (horizontal y vertical) y temporal; sin embargo, este estudio se realizó en una zona con perturbación agrícola. Para comparar estos resultados con los de un bosque natural y sin perturbación, realizaron otro estudio en un sitio alejado de perturbación agrícola, en donde consiguieron igualmente variaciones espaciales y temporales de los Nymphalidae ([DeVries y Walla 1999](#)). Otro resultado que llama la atención al comparar la zona perturbada con la no perturbada es el de la riqueza total, la cual fue menor en la zona no perturbada aplicando la curva de rarefacción; esto se debe a que la distribución de abundancia de la zona perturbada tuvo mayor varianza, de manera que en el cálculo del valor esperado por muestra habrá más riqueza de especies por muestra pequeña en la zona perturbada que en la no perturbada, indicando la importancia de evaluar el efecto de la perturbación en la distribución de abundancia de las especies.

Posteriormente, [DeVries y Walla \(2001\)](#) extendieron el estudio anterior a un periodo de 5 años donde encuentran que el efecto de la variación temporal es mayor que el espacial, pero que esta variabilidad temporal afecta a su vez a la variabilidad vertical, donde la abundancia y riqueza del dosel se incrementó con la llegada de la estación lluviosa mientras que disminuyó en el sotobosque. Tres posibles causas son las responsables de este efecto: migraciones multi-especies, pequeñas ventanas de sol en el dosel y disponibilidad de fuentes de frutos naturales. Sin embargo, los autores acotan que estos patrones fueron medidos con trampas de atracción y que no se midieron otras variables como plantas hospedadoras, intensidad de luz, sitios de apareamiento, entre otros.

Al igual que como vimos en los polinizadores, la evaluación del recurso también es importante al evaluar el mantenimiento de las poblaciones de mariposas en hábitat fragmentados. El recurso no solo implica alimento sino, refugio, sitios de oviposición, condiciones microclimáticas, entre otros. En el estudio la especie *Hamadryas februa* (Nymphalidae, frugívora) en bosques fragmentados en la represa de Guri en Venezuela, la densidad de plantas hospedadoras y el área de las islas fueron las

variables más importantes en determinar la densidad de adultos de dicha especie, pero no estuvo relacionado con el evento reproductivo (Shahabuddin *et al.* 2000). Además, la alta tasa de movilidad entre las islas fue el otro factor importante en la determinación de la persistencia de la población de mariposas en las islas.

Herbívoros chupadores (endófagos) y masticadores (ectófagos)

Los trabajos sobre estos grupos de insectos en bosques tropicales fragmentados son prácticamente inexistentes, a pesar de que las plagas de los cultivos adyacentes han sido muy estudiadas y probablemente algunas de ellas provengan de estos bosque fragmentados. El único trabajo en un bosque tropical donde se estudia de forma indirecta lo que ocurre con los herbívoros endófagos es el de Benítez-Malvido *et al.* (1999). La fragmentación de bosques es capaz de romper interacciones que se dan normalmente dentro de un bosque continuo. En un experimento de interacción: plántula-herbívoros y hongos en tres especies de Sapotaceae (proyecto BDFFP, Anexo), Benítez-Malvido *et al.* (1999) encontraron que la fragmentación afectó esta interacción, ocurriendo mayor infestación y mayor daño por herbivoría en los bosques continuos que en los fragmentos. Los resultados sugieren que la reducida actividad de los herbívoros fue la principal causa responsable del bajo daño asociado a las plántulas en los fragmentos, más que debido una disminución general en las condiciones de crecimiento de estas, causadas por alteraciones microclimáticas u otros cambios ecológicos. El efecto de estas infestaciones sobre el desarrollo de las plantas y sobre procesos del ecosistema se desconocen, pero se requieren más estudios para evaluar la generalidad e implicaciones de estos cambios.

Las especies pertenecientes a un mismo grupo funcional pueden responder de manera diferente a la fragmentación, por ejemplo, en un experimento de campo a pequeña escala con cultivo de brócoli y distintos niveles de fragmentación (Figura 2.6), los áfidos respondieron solamente al porcentaje de cobertura de la cosecha, mientras que larvas de mariposas Pieridae no, y los coleópteros Chrysomelidae tuvieron una respuesta interactiva al porcentaje de cobertura de la cosecha y a la fragmentación (Banks 1998). Este experimento sugiere que no hay una generalización acerca del efecto de la escala. Una posible razón para que las mariposas no respondan a la cobertura del recurso es la alta movilidad de las hembras adultas y su buen poder sensitivo, lo que hace que posiblemente la localización de plantas de brócoli sea igual a pesar de la fragmentación. En contraste, los áfidos son transportados principalmente por el aire y su capacidad de vuelo es en la mayoría de los casos limitada. Así mismo, debido a que tanto las ninfas como los ápteros tienen

movimiento limitado desde su planta hospedadora natal, el movimiento característico de oviposición/colonización por adultos probablemente impacte la distribución final. Por otra parte los adultos de coleóptera se dispersan de forma intermitente (en saltos) de una planta a otra, por lo que se puede esperar que sea afectado por el grado fragmentación de la planta hospedadora.

Así como es importante la habilidad de dispersión de los herbívoros también es importante su grado de especialización, las comunidades de insectos endófagos (chupadores) comprenden más especialistas que los insectos ectófagos (masticadores) y además son menos móviles (Cornell 1989).

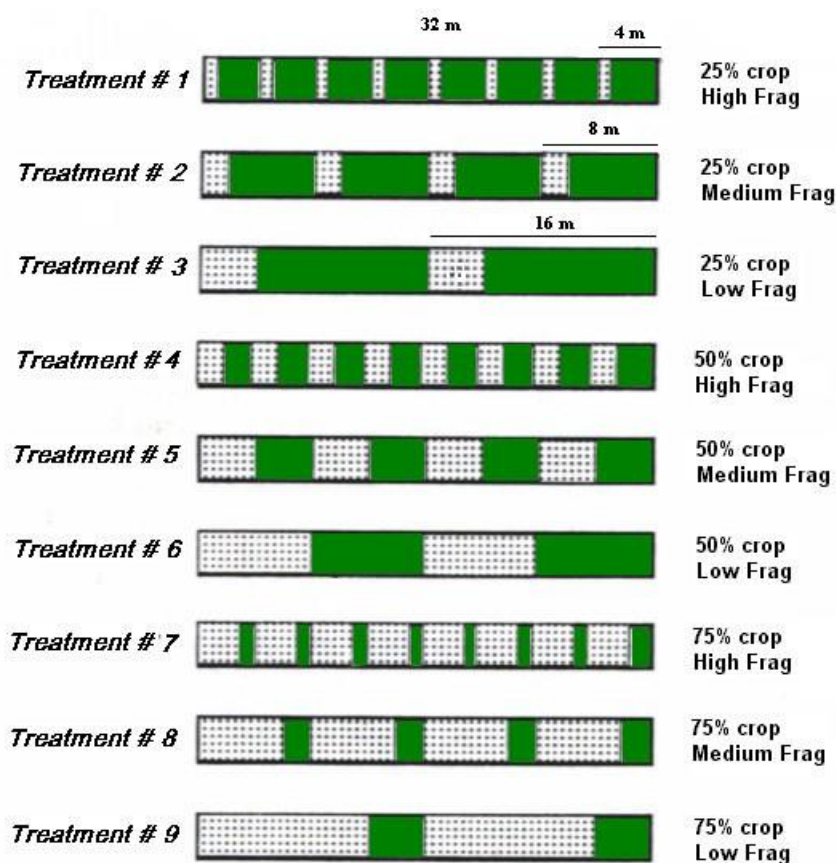


Figura 2.6. Diagrama esquemático del arreglo de los nueve tratamientos. El área punteada representa parches de brócoli, el área verde denota maleza. La notación de la derecha de cada franja indica porcentaje de arreglo de brócoli, *Frag* se refiere al grado de fragmentación de los parches de brócoli dentro del arreglo. (Tomado de Banks 1998).

Zabel y Tscharntke (1998) estudiaron la respuesta de herbívoros especialistas y depredadores en hábitats dominados por plantas de *Urtica dioica*, encontrando una respuesta diferencial en ambos grupos. El área del hábitat afectó a los herbívoros especialistas, mientras que el aislamiento (mayores distancias entre los parches) afectó a los depredadores (los resultados de los depredadores son abordados en la sección 4). Generalmente se espera que la fragmentación del hábitat sea de mayor importancia para los especialistas que para los generalistas, ya que los primeros dependen de condiciones que son menos probables que ocurran en parches pequeños. Para los herbívoros

especialistas u otros insectos especialistas, la fragmentación del paisaje produce un patrón de hábitat-islas, mientras que para los generalistas estas islas pueden estar conectadas por un hábitat potencialmente aprovechable, percibiéndolo más bien como un hábitat continuo.

Aunque estos estudios no son en bosques o parches de bosques a gran escala, pueden dar una idea de cómo se afectarían las poblaciones de herbívoros dentro de los parches de bosques; los cambios serían principalmente debidos al grado de especialización de la especie, a su capacidad de dispersión y a la disponibilidad de plantas hospedadoras que se encuentren en un parche de área pequeña.

De cualquier forma, no es muy evidente el efecto de la fragmentación sobre los herbívoros ya que otros factores pueden estar influenciando la densidad de los mismos como: tasas de inmigración, emigración, microclima y depredación y/o parasitismo. En la siguiente sección veremos que hay estudios que han demostrado que la respuesta de los herbívoros a la fragmentación es frecuentemente impredecible debido al efecto no uniforme sobre los diferentes niveles tróficos en una comunidad ([Kareiva 1987](#), [Kruess y Tscharntke 1994](#), [Zabel y Tscharntke 1988](#)).

Herbívoros consumidores y dispersadores de semillas

El impacto de la pre-dispersión y consumo de semillas por los insectos ha sido poco cuantificado, aunque estudios han mostrado que el consumo de semillas por insectos limita el reclutamiento y abundancia de sus árboles hospedadores ([Louda 1982](#), [Farnsworth y Ellison 1997](#)). Una disminución de la comunidad de insectos consumidores de semillas producto de una perturbación puede conducir a una dominancia de las plantas hospedadoras. [Wright \(2002\)](#) cita que la limitación del reclutamiento es uno de los posibles mecanismos que limita la interacción entre muchas especies de árboles tropicales; pero esto no es concluyente.

Burkey (1993 [en Didham et al. 1996](#)) mostró que el consumo de semillas fue significativamente bajo próximo al borde del bosque (**Figura 2.7**). Desafortunadamente estos resultados combinan el consumo de semillas por varios animales, no solo por insectos; hacer una inferencia acerca del efecto de la fragmentación de bosques sobre los insectos consumidores de semillas es imposible. La sobrevivencia de plántulas germinadas puede ser grande en el borde del bosque, aunque esto puede ser regulado por influencias microclimáticas adversas, o por denso-dependencia negativa ([Wright 2002](#)). La respuesta diferencial de los depredadores de semillas en las condiciones del borde puede conducir a cambios en la heterogeneidad espacial y/o supervivencia de sus plantas hospedadoras en

bosques fragmentados.

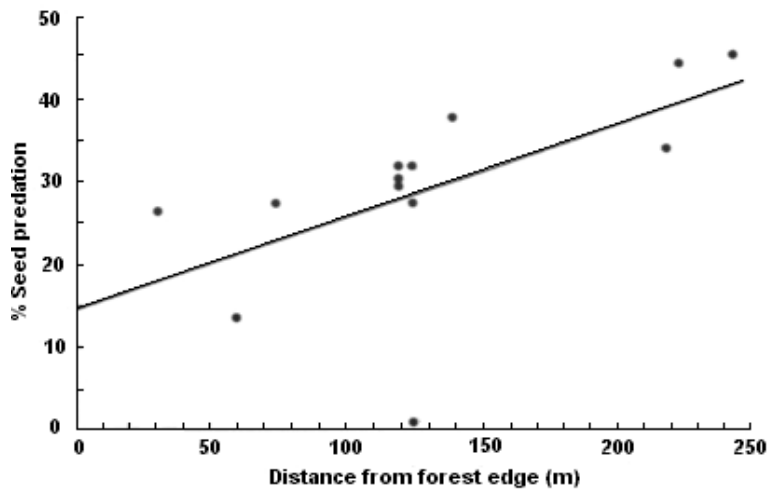


Figura 2.7. Disminución en la tasa de consumo de semillas (proporción de semillas de *Brosimum alicastrum* consumidas experimentalmente por todos los consumidores de semillas insectos y no insectos) en función de la distancia desde el borde en bosques fragmentados, Los Tuxtlas, México. (Tomado de [Didham et al. 1996](#)).

Muchas especies de hormigas que hacen sus nidos en ramas y troncos en el suelo del bosque actúan como consumidores y dispersadores de semillas a la vez. [Levey y Byrne \(1993\)](#) describieron el rol de las hormigas de hojarasca *Pheidole* spp. en la dinámica del banco de semilla de varios arbustos en un bosque lluvioso de Costa Rica. Estas hormigas cosechan las semillas en ramas o troncos parcialmente descompuestos. Muchas de las semillas cosechadas son consumidas, pero algunas son situadas en condiciones viables sobre los sitios de acumulación de desecho en los nidos. De 24 a 38% de las colonias presentaron semillas cosechadas y 25 a 32% semillas en los sitios de desecho. Otro experimento con colonias cautivas demostró que 6% de la cosecha de semillas de 2 especies de arbustos fueron depositadas en los sitios de desecho. Debido a que las semillas generalmente tienen una viabilidad mayor que el tiempo de residencia del nido, las semillas no quedan atrapadas en el interior de estas. La plantación experimental de plántulas de una especie de arbusto sobre 2 tipos de sustrato (desecho de hormigas v.s. superficie de suelo) bajo 2 niveles de luz (equivalente a pequeños y grandes claros) demostraron que el rápido crecimiento y la mayor sobrevivencia fue sobre desecho de hormigas bajo un típico nivel de luz equivalente a un claro pequeño. Los niveles de luz típicos de grandes claros no son necesariamente ventajosos para el establecimiento de estas plantas.

Estos resultados ilustran la dinámica natural del banco de semillas de un suelo tropical y la complejidad de la interacción planta-animal que allí ocurre. Las hormigas son simultáneamente

antagónicas y mutualistas hacia las semillas, consumiéndolas, pero beneficiando significativamente a otras. Esta interacción es extremadamente común (densidad de *Pheidole* > 300 ind./m²) y probablemente influencia el patrón de reclutamiento en plantas (Levey y Byrne 1993).

El efecto de borde puede afectar la distribución de este grupo de hormigas. Carvalho y Vasconcelos (1999), en el estudio conducido como parte del proyecto BDFFP en Brasil, estudiaron hormigas que nidifican en ramas y troncos en el suelo, en dos tipos de bordes, uno que rodea a un bosque continuo y otro a un fragmento de 100 ha; para ello establecieron transectas a 9 distancias desde el borde al interior del bosque (5, 20, 40, 60, 100, 200 ...500 m). La comunidad de hormigas vario en su composición con la distancia desde el borde hacia el interior, en parte estas respuestas fueron producto de los cambios estructurales como el de la profundidad de la hojarasca, la cual disminuyó desde el borde hacia el interior del bosque. Las hormigas pueden tener una preferencia diferencial hacia las distintas profundidades o espesores de la hojarasca, aunque otros factores como microclima y productividad del sotobosque pueden ser igualmente importantes en los cambios de esta composición.

Carvalho y Vasconcelos (1999) también encontraron pocas especies de hormigas y baja densidad de nidos en el fragmento comparado con el bosque continuo. Aunque son necesarias más replicas, otros estudios sobre hormigas del amazonas (Vasconcelos y Delabie en prensa en Carvalho y Vasconcelos 1999) y coleópteros de la hojarasca (Didham 1997) han mostrado alteraciones en la abundancia, riqueza y composición de especies en comparación con los bosques continuos. Existe alguna evidencia que sugiere que las poblaciones locales de estas hormigas son mantenidas por inmigración desde una fuente poblacional externa (Byrne 1994) y si es así, la población en fragmentos aislados podría incrementar su riesgo de extinción. Tal efecto probablemente puede ser disminuido si se permite la regeneración de bosque en áreas que han sido aclaradas, debido a que el crecimiento secundario puede ser utilizado por muchas especies de hormigas de los bosques (Vasconcelos 1999, Roth et al. 1994).

3. PARASITOIDES

Es difícil separar los herbívoros de los parasitoides en los estudios sobre fragmentación ya que la mayoría tratan el efecto de la fragmentación en la interacción herbívoro-parasitoide; por lo tanto, en esta sección se expondrán otros ejemplos de lo que ocurre con algunas poblaciones de herbívoros, principalmente especies endófagas. Además, los pocos trabajos que existen sobre el efecto de la fragmentación en insectos parasitoides son en praderas de zonas templadas, los trabajos en bosques son casi inexistentes y los más similares son los estudios en agroecosistemas.

Es poco probable que todos los insectos sean afectados por igual. Se cree que los enemigos naturales de los insectos fitófagos son más susceptibles a la extinción o disminución de su población que los insectos que ellos parasitan ([Krues y Tscharncke 1994, 2000](#)). La pérdida de himenópteros parasíticos puede “liberar” a las poblaciones de herbívoros del control de los parasitoides, provocando un efecto desfavorable sobre el “fitness” de las plantas. La Salle y Gauld (1991 en [Didham et al. 1996](#)) sugieren que cientos de artrópodos que dependen de árboles cítricos pueden ser afectados por la remoción de parasitoides y que tal efecto puede ser pronunciado en un hábitat fragmentado.

En el análisis de una comunidad de herbívoros (taladradores y consumidores de semillas) y sus enemigos naturales sobre una sola especie de planta (trébol: *Trifolium pratense*) en un paisaje agrícola con praderas fragmentadas, [Krues y Tscharncke \(1994\)](#) encontraron que el aislamiento afectó negativamente la abundancia de herbívoros; además, el aislamiento redujo más las poblaciones de coquitos Apionidos taladradores que a los Apionidos consumidores de semillas. Esto último probablemente debido a que hubo mayor proporción de hembras con alas cortas en los taladradores, mientras que los consumidores de semillas poseían alas grandes y por lo tanto fueron capaces de cambiar de recurso. La riqueza de especies de parasitoides así como el porcentaje de parasitoidismo disminuyó con las mayores distancia a la pradera, pero este efecto fue mucho más marcado que en los herbívoros. El área también tuvo efecto, las praderas de menor área tuvieron menor riqueza de parasitoides.

Posteriormente [Kruess y Tscharncke \(2000\)](#) encontraron que las especies sobre el tercer nivel trófico se caracterizaron por ser poblaciones pequeñas y variables y fueron más afectadas por la fragmentación que las especies sobre un segundo nivel trófico. Tanto el área de las praderas fragmentadas (0,03 - 90 ha) como el aislamiento (leguminosas hospedadoras en grupos de macetas a distancias de 0 - 500 m) afectaron la riqueza de herbívoros y parasitoides disminuyendo con las

menores área, y con las mayores distancias, pero el efecto fue mayor en los parasitoides. El requerimiento mínimo de área fue mayor para los parasitoides que para sus hospedadores. El porcentaje de parasitismo sobre tres especies de herbívoros se vió negativamente afectado por la menor área y el mayor aislamiento.

Como vemos en ambos estudios la fragmentación de hábitat afectó más a los enemigos naturales que a sus hospedadores fitófagos, donde no solo se afectó la diversidad, sino también la tasa de parasitismo. El aislamiento de unos pocos de metros (100 - 200 m) afectó negativamente los procesos de colonización de los insectos y desestabilizó la interacción herbívoro parasitoide; jugando la capacidad de vuelo un papel importante. Estos resultados también soportan la conclusión general que la fragmentación de hábitat en un paisaje agrícola libera a los herbívoros de sus parasitoides.

Sin embargo, estos estudios fueron llevados a cabo en un sistema relativamente simple y en un ambiente de praderas de zona templadas, donde, el efecto del aislamiento se efectuó con las plantas hospederas en parcelas de 1,2 m² o en materos colocados a diferentes distancias. ¿Pudiera esto darnos una idea de algún tipo de respuesta de lo que podría ocurrir en un bosque tropical con una alta complejidad trófica, al ser fragmentado?

Surgen varias preguntas: ¿Qué ocurriría en un bosque tropical donde existe una alta riqueza de especies de parasitoides y principalmente raras?, ¿Cuál es el grado de especialización de estos parasitoides o cuál es la proporción especialistas/generalistas? ¿Cuáles grupos de parasitoides son más eficientes, con miras a evaluar sus beneficios en los cultivos circundantes?

El efecto que produce la fragmentación en una comunidad de parasitoides en un bosque natural no se conoce; sin embargo, desde el punto de vista de control de plagas, los parasitoides han sido muy estudiados. Los parasitoides en particular responden fuertemente al incremento en la complejidad arquitectural de las plantas. [Hawkins y Lawton \(1987\)](#) mostraron que la diversidad de parasitoides es baja en monocultivos (monocots) y hierbas, y es alta en arbustos y árboles. Ellos sugieren, que los árboles y arbustos pueden tener alta diversidad de parasitoides debido a que ellos soportan más especies de herbívoros que sirven como hospedadores alternativos y atraer más parasitoides polífagos. Además, también es conocido que los adultos de muchas especies de parasitoides explotan las plantas por alimento usando néctar o secreción de áfidos e insectos escamas ([Weseloh 1976](#), [Barbosa et al. 2001](#) y bibliografía citada en este artículo).

De acuerdo a esto se podría pensar que a una gran escala espacial la diversidad de parasitoides y la intensidad de parasitismo deben ser mayores en paisajes de parches de bosques aislados o parches de crecimiento secundario embebidos en una matriz agrícola que un simple cultivo agrícola extenso. [Marino y Landis \(1996\)](#) encontraron que en paisajes más complejos (menor tamaño del campo de cultivo, mayor perímetro de setos, entre otros) tuvieron mayor porcentaje de parasitismo en el cultivo de maíz que en un paisaje simple (mayor área de cultivo y bordes arbóreos más estrechos y de menor longitud). Los autores explican que los cultivos de maíz proveen pocos hospedadores alternativos y poco recurso alimenticio para los parasitoides adultos. La severidad microambiental en el cultivo de maíz puede afectar negativamente a los parasitoides. Se conoce que el microclima puede influenciar en la distribución de los parasitoides ([Price 1997 y Landis y Haas 1992](#)).

En teoría, se espera que la mayoría de los parasitoides sean severamente afectados por la fragmentación principalmente debido a que en su mayoría son especies raras con mayor riesgo de extinción. A pesar de su importancia en el control de plagas, [Krues y Tschardtke \(1994\)](#) encontraron que los parasitoides con amplia distribución fueron los parasitoides más efectivos, si lo vemos desde el punto de vista de los servicios del ecosistema a los cultivos circundantes. De cualquier modo una gran disminución en la riqueza de especies raras de parasitoides es muy probable que se vea reflejado en brotes poblacionales de herbívoros, ya que generalmente la riqueza de estas especies es muy alta. Por esto, son importantes los estudios de patrones espaciales y temporales de la diversidad e interacciones parásito-hospedador, generalistas y especialistas, dentro de bosques continuos, su interacción con el paisaje agrícola, su capacidad de colonizar y su eficiencia como enemigos naturales en parches de bosques.

4. DEPREDADORES

Los insectos depredadores son importantes controladores de las poblaciones de herbívoros, especialmente de insectos plagas. Por ejemplo, las familias Nabidae (Hemiptera), Chrysopidae (Neuroptera) y Coccinellidae (Coleóptera) puede suprimir poblaciones de áfidos en cultivos de cereales, aunque algunas veces el control es ineficiente. La diversidad de especies de plantas puede influenciar la abundancia de los enemigos naturales de los áfidos, por pues les provee alimento (polen, néctar y presas alternativas) y refugio ([Elliot et al. 1998](#)). De acuerdo a esto, la complejidad estructural del paisaje también es importante para los depredadores. La dispersión varía dependiendo de la especie y de la actividad, algunos depredadores de áfidos vuelan grandes distancia hasta alcanzar la madurez sexual, pero exhiben un vuelo más restringido durante la depredación, y otros aparentemente nunca vuelan a grandes distancias.

Sin embargo, los depredadores, aunque les corresponde un nivel trófico superior, no son necesariamente afectados de igual forma que los parasitoides. En el estudio de [Zabel y Tscharntke \(1998\)](#), el resultado más importante fue la susceptibilidad diferencial de los herbívoros y depredadores a la fragmentación, donde el área del hábitat afectó a los herbívoros especialistas, mientras que el aislamiento afectó a los depredadores.

Resumiendo las cuatro hipótesis que se han venido formulando en la bibliografía tenemos:

- 1) Rareza: las poblaciones en un nivel trófico superior pueden ser más pequeñas que sus presas haciéndolas más vulnerables a la extinción estocástica.
- 2) Variabilidad: la variabilidad de las poblaciones es frecuentemente alta para los enemigos naturales y por lo tanto se traduce en un alto riesgo de extinción.
- 3) Poder de dispersión: algunos depredadores y parasitoides pueden fallar en colonizar hábitats aislados debido a su baja habilidad de dispersión.
- 4) Nivel trófico: los colonizadores pertenecientes a niveles tróficos superiores están en desventaja debido a que dependen de que sus presas se establezcan exitosamente, principalmente si son especialistas.

Según la explicación de [Zabel y Tscharntke \(1998\)](#), las poblaciones de depredadores generalmente

no son pequeñas (hipótesis 1) o más variables (hipótesis 2) que sus presas. En general, los parasitoides difieren de los depredadores en que los primeros son mucho más específicos y tienen muy bajas densidades poblacionales, aún en un paisaje continuo.

Un grupo de depredadores muy importante en bosques tropicales son las hormigas, las cuales han sido muy bien estudiadas, incluyendo ecosistemas agrícolas y de bosques (Wilson 1987, Perfecto y Snelling 1995, Roth *et.al* 1994, Power 1996). Las hormigas tienden a dominar, tanto en abundancia como en riqueza, la fauna total de artrópodos; cuando a la diversidad de hormigas arbóreas se le suma la diversidad de hormigas del suelo, esta incrementa considerablemente, siendo inclusive dominantes en biomasa (Wilson 1987, Vasconcelos 1999).

La comunidad de hormigas tiene un rol importante en el control de insectos herbívoros tanto en parches de bosque como en agroecosistemas tropicales (Power 1996). Sin embargo, su importancia no solo radica en el control de los herbívoros, sino también afectando el flujo de energía (Lugo *et al.* 1973), reciclaje de nutrientes, fertilidad y estructura del suelo (Levey y Byrne 1993), impacto sobre la flora, pudiéndose convertir en plagas (Vasconcelos 1999, Roth, *et.al* 1994) y consumidores y dispersadores de semillas (Carvalho y Vasconcelos 1999, Levey y Byrne 1993). Esto hace que sea difícil abordar los cambios en la estructura de sus comunidades desde el punto de vista funcional, pues la mayoría de los estudios han sido realizados sobre patrones de diversidad, sin hacer distinciones de su rol ecológico.

Las hormigas depredadoras que se mueven fácilmente en sistemas agrícolas provienen, probablemente, de hábitats generalistas como muchas de las hormigas forrajeras del suelo. En varios estudios se ha encontrado una reducción de la riqueza de especies cuando los bosques son aclarados para uso agrícola; sin embargo, hay un número de especies que resisten a la perturbación y que se distribuyen en los campos agrícolas, siendo de hábitats generalistas y que se pueden mover libremente entre todos los hábitats (Power 1996, Roth *et al.* 1994).

Una comparación de la fauna de hormigas en dos agroecosistemas anuales en México provee una importante evaluación del rol potencial de los bosques en aumentar el control biológico en los sistemas agrícolas (Risch y Carroll 1982). Las hormigas forrajeras del suelo fueron muestreadas en dos policultivos de maíz-fríjol-calabaza, uno rodeado por un bosque de 40 años (bosque milpa) y uno rodeado por crecimiento secundario de un año (campo milpa). Durante el siguiente año de plantación, el número de especies de hormigas en el cultivo rodeado por el bosque aumentó de 3 a 14 especies; mientras que la riqueza de hormigas en el cultivo rodeado por el campo disminuyó de 3

a 1 especie. El muestreo de los hábitat circundantes detectaron 28 especies en el bosque y 6 en el campo de 1 año de crecimiento secundario.

Sin embargo, la diversidad de depredadores no necesariamente se correlacionó con la eficiencia como agentes de control biológico. En el agroecosistema de México, la eficiencia de forrajeo de hormigas, medida por la ocupación y tasa de remoción de cebos, fue más alta en el campo milpa que el bosque milpa ([Risch y Carroll 1982](#)). De forma distinta a la diversidad de la comunidad de hormigas del bosque, la comunidad de hormigas del campo estuvo dominada por una sola especie abundante y altamente agresiva: *Solenopsis geminata*. Esta hormiga prefiere hábitats abiertos y coloniza campos agrícolas nuevos rápidamente, pero no persiste en el hábitat donde se permite la sucesión. Esta especie puede forrajear a altas temperaturas, ya que construye una estela en la superficie del suelo al ir forrajeando, creando un microambiente más fresco; sin embargo, la sombra puede reducir el calor y secar los sitios de nidificación ([Perfecto y Snelling 1995](#)).

En el bosque milpa en México, *S. geminata* dominó la comunidad de hormigas inmediatamente después de la plantación, pero disminuyó gradualmente a medida que la cosecha maduraba durante el año. Así, el bosque milpa tuvo mayor biodiversidad que el campo milpa, pero el potencial para el control biológico efectivo pareció ser más alto en el agroecosistema rodeado por campo que el rodeado por bosque ([Risch y Carroll 1982](#)). Sin embargo, hay que ser cuidadoso en este estudio solo se incluyó un sistema de cada tipo sin replica; son necesarios otros estudios a través de intervalos de agroecosistemas anuales y diferentes tipos de vegetación circundante ([Power 1996](#)).

De cualquier forma, esto puede indicar que la sola medida de la diversidad no nos revela el verdadero impacto o modificación de la estructura de la comunidad de insectos en bosques fragmentados, sino que es necesario también el estudio del rol ecológico de los grupos y su efectividad dentro del ecosistema.

5. DESCOMPONEDORES

Un gran grupo de organismos descomponedores controlan el suministro de nutrientes, haciéndolo limitante e influenciando así fuertemente la productividad primaria. La perturbación de la comunidad descomponedora tiene un alto impacto sobre el suministro y retención de nutrientes y de allí sobre la estabilidad del ecosistema (Didham *et al.* 1996). Los estudios que han investigado la respuesta de los descomponedores a la fragmentación de hábitat y su aislamiento, han revelado marcados cambios en la abundancia y diversidad de especies, pero raramente han medido los impactos cuantitativos de la pérdida de biodiversidad sobre los procesos de descomposición.

Termitas

Las termitas son el grupo más importante de insectos descomponedores en los bosques tropicales. Algunas estimaciones sugieren que las termitas procesan entre 40-50% de la hojarasca total en algunas áreas (Bandeira 1991 *en* Didham *et al.* 1996). La sensibilidad de las comunidades de termitas a la perturbación ha sido bien documentado (Eggleton *et al.* 1995, Jones *et al.* 2003).

En el amazonas central, Souza y Brown (1994), como parte del proyecto BDFF, registraron una considerable disminución del número

especies de termitas con la fragmentación (Figura 5.1), además de una respuesta diferencial de los cuatro grupos tróficos: los que se alimentan de la **hojarasca**, los que se alimentan del **suelo** (partículas minerales del suelo mezclado con materia orgánica), los que se alimentan de **madera**, y los que se alimentan de la fase **intermedia** (mezcla de madera y suelo) (Figura 5.2). La distribución de las colonias de termitas en los bosques no perturbados es muy variable

y heterogénea; por lo tanto, la pérdida de especies en los fragmentos pequeños puede no deberse únicamente a la fragmentación. La fragmentación puede promover la desaparición de especies por dos vías: excluyendo la población por eliminación del área donde se ubicaba, o por degradación de las especies desde el estatus de “abundante” a “rara”, y de “rara” a “extinta”.

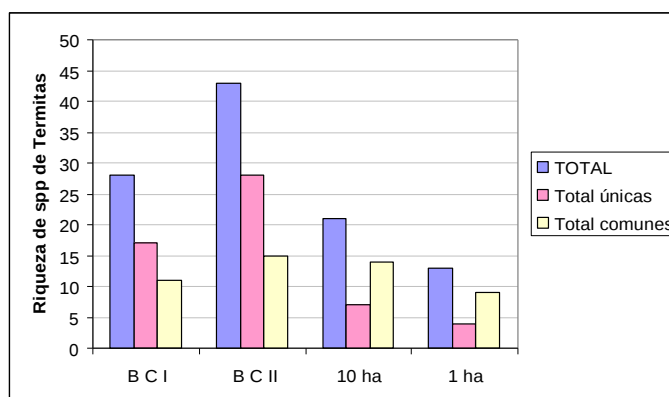


Figura 5.1. Riqueza de especies de termitas en 4 sitios: B C I= Bosque Continuo I, B C II= Bosque Continuo II, 10 ha y 1 ha= fragmento de bosque de 10 ha y 1 ha respectivamente. (Datos tomados de Souza y Brown 1994).

Sin embargo, la respuesta diferencial de los diferentes grupos tróficos a la fragmentación sugiere que la pérdida de especies puede deberse también a la falta de recursos convenientes, cambios en el microclima, y a eventos de extinción estocásticas como resultado de un bajo tamaño poblacional. Aunque todos los grupos tróficos disminuyeron su riqueza, los que se alimentan del suelo parecieron ser más susceptibles a la fragmentación que los que se alimentan de la hojarasca o de la fase intermedia. Esto puede ser el resultado de una mayor esclerotización, resistente a la desecación natural de los que se alimentan de hojarasca, o el desproporcionado incremento en el recurso alimenticio (hojarasca fina) en pequeños bosques fragmentados. Además, los patrones de uso de las termitas cambian en los fragmentos pequeños debido a la alta frecuencia de troncos podridos por el incremento de la caída de árboles y el daño a plantas circundantes, lo que hace que se incremente el recurso de los que se alimentan de madera.

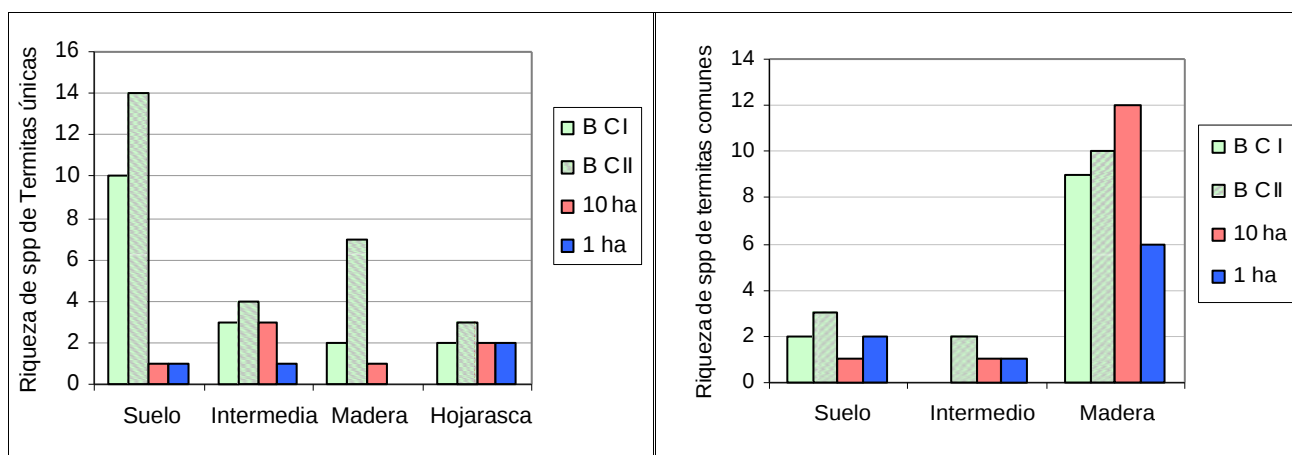


Figura 5.2. Riqueza de especies de termitas únicas de cada sitio (Izq.) y comunes en varios sitios (Der.) de 4 grupos tróficos: los que se alimentan del **suelo**, los que se alimentan de la fase **intermedia** (ver texto), los que se alimentan de **madera**, y los que se alimentan de **hojarasca**. En 4 sitios: B C I y B C II= Bosque Continuo I y II, 10 ha y 1 ha= fragmento de bosque de 10 ha y 1 ha respectivamente. (Datos tomados de Souza y Brown 1994).

Por otra parte, el efecto de la fragmentación de bosques sobre la tasa de descomposición de hojarasca fue investigado por [Didham \(1998\)](#) en el mismo sitio de estudio y proyecto. La tasa de descomposición se midió en 7 distancias (0 - 420 m) a lo largo de transectas en: (a) el interior de un bosque continuo (2 transectas) (b) desde el borde al interior de un bosque continuo (2 transectas) y (c) desde el borde al interior de dos fragmentos de 100 ha. (**Figura A1 [anexo], 5.3 y tabla 1**). Adicionalmente, para evaluar parches de bosques pequeños, se midió la descomposición en el centro de dos fragmentos de 10 ha y de 1 ha.

No hubo cambio significativo en la tasa de descomposición al aproximarse al borde en el bosque continuo (**Figura 5.4 A**) ([Dirham 1998](#)), aunque los efectos bióticos y abióticos del borde son casi las

más importantes perturbaciones en estas grandes áreas de bosque continuo (Lovejoy *et al.* 1986). No se puede saber con certeza si la tendencia a disminuir de la tasa de descomposición en el borde es un artefacto o una tendencia biológica real; sin embargo, es consistente con el microclima caliente y seco del borde de un bosque tropical (Kapos *et al.* 1997) y en consecuencia la disminución de la actividad de los hongos, organismos importantes en la descomposición (Didham 1998). También, el autor argumenta la posibilidad de necesitar más de 100 días de experimentación para que se pueda producir una diferencia entre sitios del borde, en donde se llevaría a cabo la descomposición de material vegetal más recalcitrante. En contraste a el bosque continuo, hubo un incremento significativo de la tasa de descomposición en las proximidades del borde en el fragmento de 100 ha (Figura 5.4 B). Ni el gradiente abiótico del borde en cuanto a: temperatura del aire, tasa de evaporación y contenido de humedad; ni el gradiente biótico en: profundidad y biomasa de hojarasca, y densidad total de invertebrados, estuvieron correlacionadas con la tasa de descomposición agrupando todos los sitios o por transectas individuales.

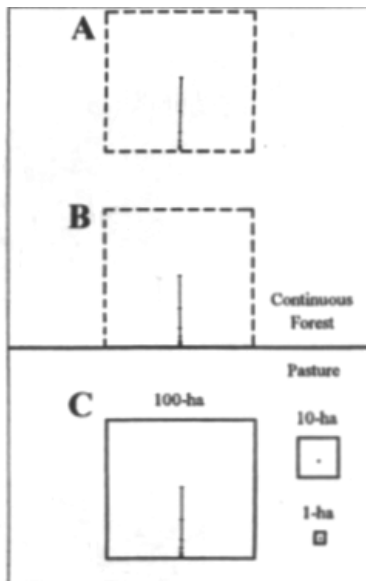
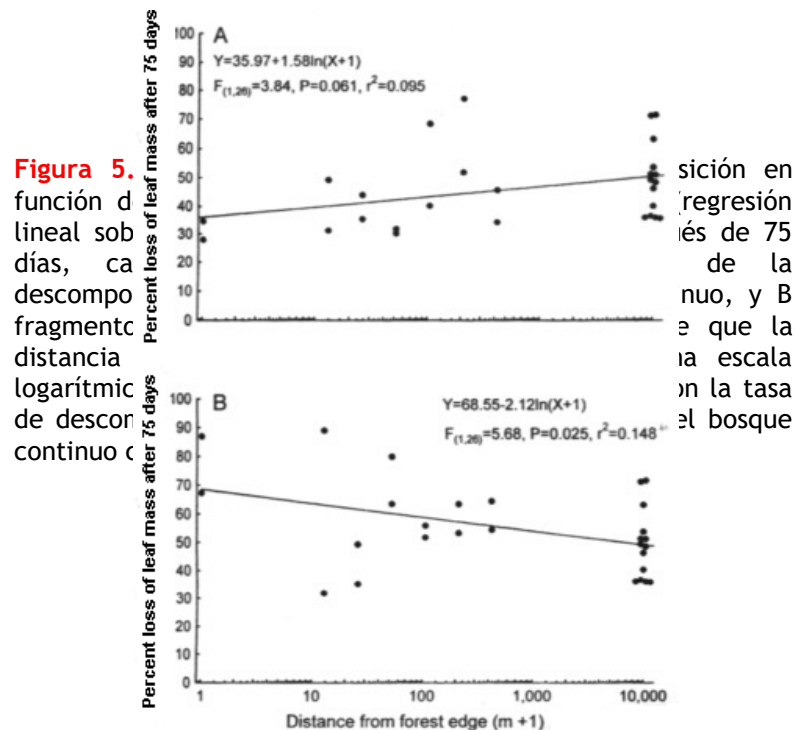


Figura 5.3. Protocolo de muestreo: transectas muestreadas a siete distancias (0, 13, 26, 52, 105, y 420 m) en A Interior de un bosque continuo (interior), B borde de un bosque continuo (borde), y C fragmentos de 100 ha. Las distancias entre los sitios fueron 2 - 50 Km. (Tomado de Didham 1998).



En ausencia de una correlación significativa para la tasa de descomposición y los factores bióticos y/o abióticos, la explicación “nula” es que la aparente respuesta del borde en el fragmento de 100 ha es falsa, y no tiene significancia biológica. También hubo una inusual tasa de descomposición a 210 m en el borde 1 del bosque continuo; esto fundamenta la idea de que sitios al azar pueden tener usualmente altas tasas de descomposición, pero la razón de esto no se entiende aún (Didham 1998). El punto importante parece ser el de que la fragmentación de los bosques incrementa la variabilidad e impredecibilidad de la tasa de descomposición próxima al borde. Los procesos abióticos no pueden explicar la disparidad entre los bordes, así que los cambios en la actividad de la fauna de descomponedores son, casi ciertamente, el centro del tema. El candidato más obvio para la remoción por parches de tal cantidad de hojarasca son las termitas que se alimentan de esta, y que pertenecen al género *Syntermes*, la cual puede consumir entre 40 y 50% de la hojarasca en bosques del Amazonas central. Las colonias y actividad de forrajeo están distribuidas en parches y los sitios con de inusuales altas tasas de descomposición pueden haber estado localizadas próximas a las colonias de termitas.

En el estudio de Souza y Brown (1994) la riqueza de especies de la hojarasca disminuyó considerablemente y además, no se encontró entre el grupo de las especies comunes a todos los sitios (Figura 5.2), pudiendo la comunidad de termitas estar jugando un papel importante en la descomposición, pero a la vez siendo difícil precisar tal aseveración debido a su distribución natural en parches.

Con respecto al tamaño del fragmento, la tasa de descomposición fue marcadamente reducida en los fragmentos de 1 ha, mientras que los fragmentos de 10 ha, 100 ha y bosque continuo tuvieron tasas aproximadamente equivalentes (Figura 5.5). También hubo lógicamente una mayor profundidad y biomasa de hojarasca en el fragmento de 1 ha, de manera que la biomasa y los nutrientes son acumulados en el suelo del fragmento; sin embargo, se encontró una correlación negativa entre la tasa de descomposición y la biomasa o profundidad de la hojarasca (Didham 1998). El autor atribuye esta acumulación a la tasa de caída de hojarasca; un incremento en esta variable puede conducir al proceso de acumulación de hojarasca y causar una reducción en la tasa de descomposición, probablemente como un resultado del cambio en la estructura de la hojarasca y actividad de los descomponedores.

Las termitas usan el recurso de diferentes formas, por lo que las actividades de reciclaje de nutrientes difieren entre las especies. El cambio en la composición de especies, por lo tanto, probablemente tiene un gran impacto sobre los procesos de reciclaje de nutrientes en los bosques

fragmentados. Sin embargo, la fragmentación puede provocar también el efecto inverso o actuar de forma simultánea al anterior; así la alteración de la estructura de la hojarasca, por el incremento en la acumulación de la misma, puede provocar diferencia en la estructura de gremios de la comunidad de termitas y de otros grupos como veremos más adelante. Esto a su vez incrementará la

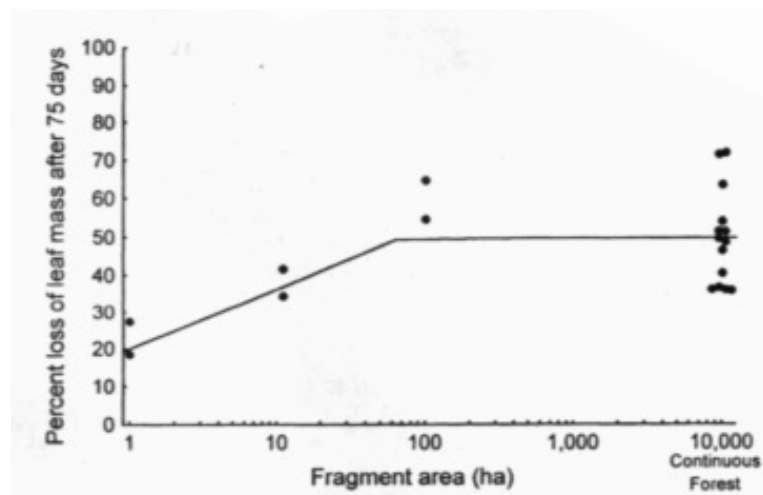


Figura 5.5. Tasa de descomposición de la hojarasca en el centro de los fragmentos de bosques de diferentes áreas en el Amazonas Central. Ajuste de modelo asintótico, $Y = 49,55 \times (1 - 0,55 e^{-\ln(X + 1)})$, $r^2 = 0,349$. Detalles como en la figura 4. (Tomado de [Didham 1998](#)).

acumulación de nutrientes en la hojarasca, de manera que disminuye la disponibilidad para las plantas, cambiando consecuentemente la productividad primaria. Cualquiera o todos estos factores pueden provocar una retroalimentación positiva o negativa sobre la caída de hojarasca, tasa de descomposición y acumulación y sobre la dinámica del reciclaje de nutrientes; como vemos que queda mucho por elucidar.

Estercoleros y Carroñeros

El estiércol y la carroña (animales en descomposición) representan recursos ricos en nutrientes, pero altamente efímeros. Los organismos descomponedores asociados con estiércol son importantes en el reciclaje de nutrientes, dispersión de semillas y control de parásitos de vertebrados; se cree que algunos son buenos indicadores de hábitats perturbados ([Janzen 1982](#)).

[Klein \(1989\)](#) estudió especies de la subfamilia Scarabaeinae, (proyecto BDFF, [tabla A1 y Figura A1](#)). Algunos son especialistas alimentándose solo de estiércol o de carroña, mientras que otros se alimentan sobre ambos recursos y los sepultan para sus larvas, incrementando así la tasa de nutrientes en el suelo. Se encontró un recambio casi completo de especies entre el bosque y las áreas abiertas; la riqueza de especies en los bosques fragmentados fue mucho más baja que en los bosques continuos, aunque se mantuvo cierta complejidad hasta en los fragmentos de 1 ha, donde persistieron especies de alta, media y baja abundancia ([Figura 5.6](#)). A pesar de esto, un análisis de DCA (detrended correspondence análisis) mostró que los fragmentos de 10 ha son distintos a los bosques continuos ([Figura 5.7](#)).

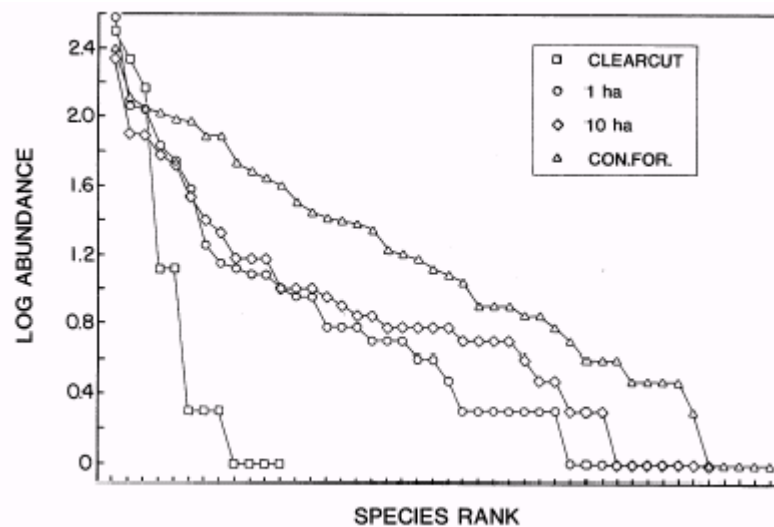


Figura 5.6. Curvas dominancia-diversidad del número total de coleópteros capturados en claros en bosques continuos y en fragmentos de 10 ha y 1 ha. (Tomado de Klein 1989).

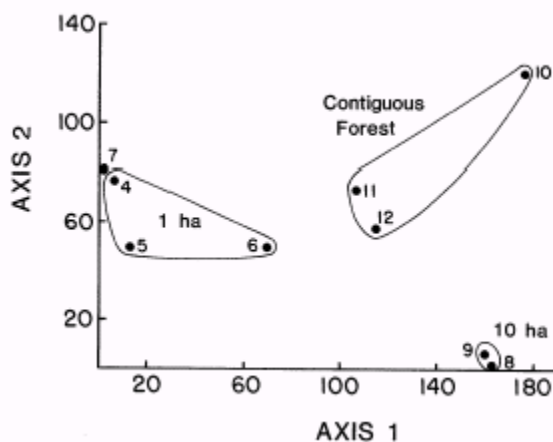


Figura 5.7. Detrended correspondence analysis de las especies de coleópteros capturadas en transectas de 1 ha, 10 ha, y bosque continuo. La muestra número 7 alejada es de un fragmento de bosque de 10 ha. Treinta y dos por ciento de la varianza fue explicada en el eje 1 y 6% en el eje 2. (Tomad de Klein 1989).

La disminución de la riqueza de especies con el área estuvo correlacionada con la disminución de la tasa de descomposición de estiércol (Figura 5.8). Probablemente las diferencias en la tasa de descomposición se deban a la disminución en la abundancia de muchas especies en los fragmentos. La tasa de descomposición de restos de codorniz también tuvo grandes diferencias entre los hábitat, pero después de los 9 días se igualó en todos los sitios (Figura 5.9). Esto lo atribuye a la llegada de hormigas a los sebos en los claros.

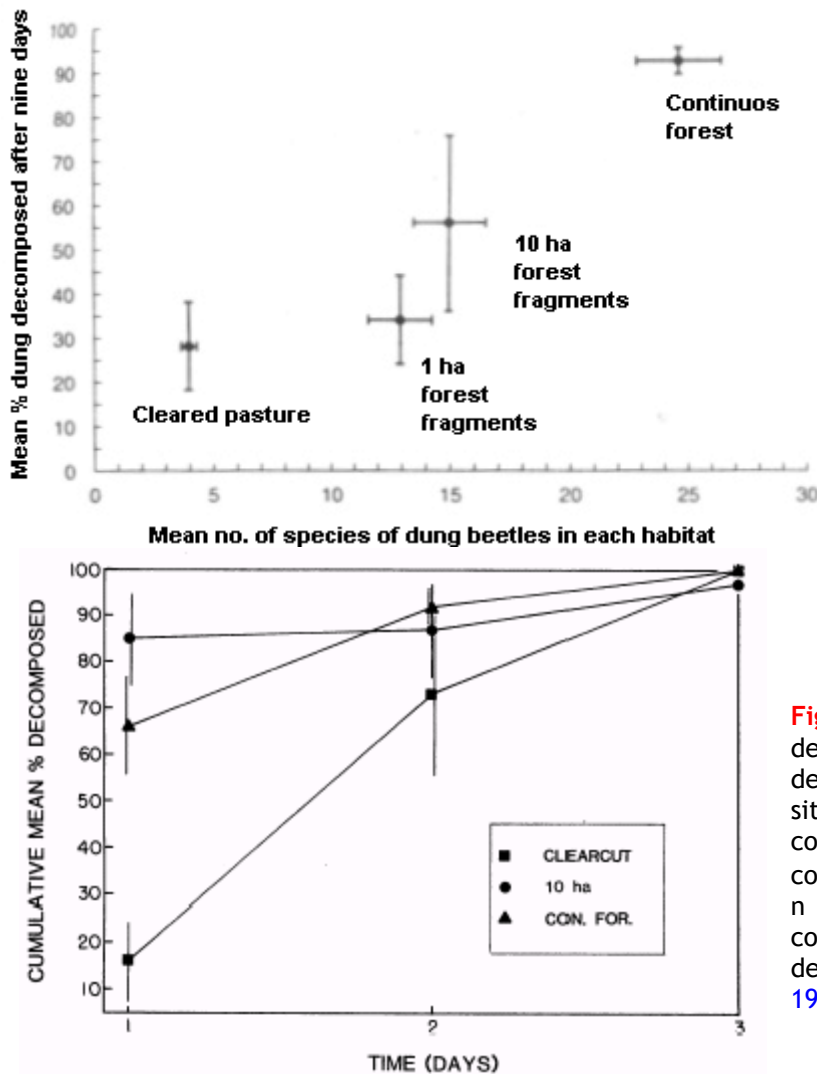


Figura 5.8. La pérdida de biodiversidad afecta la función del ecosistema. Disminución de la riqueza de especies media ($\pm$ SEM) de coleópteros estercoleros Scarabaeinae en fragmentos pequeños de bosque en el Amazonas Central, acompañado por una disminución en la tasa media de descomposición de estiércol. Los valores son la media de tres réplicas de cada tipo de hábitat. Datos de Klein con estudios más recientes Naeem *et al.* 1994, mostrando el acoplamiento de la pérdida de biodiversidad con la alteración en el funcionamiento del ecosistema en un sistema natural. (Tomado de [Didham et al. 1996](#)).

Figura 5.9. Curva media acumulativa del porcentaje diario de descomposición de restos de codorniz situados artificialmente en claros-cortados, en áreas de bosques continuos y fragmento de 10 ha. ($\pm$ SE, $n = 6/d$ para claros y bosques continuos, $n = 3/d$ para el fragmento de bosque de 10 ha). (Tomado de [Klein 1989](#)).

Al menos tres mecanismos pueden explicar las diferencias entre la comunidad de coleópteros estercoleros y carroñeros en los fragmentos y bosques continuos ([Klein 1989](#)):

- Disminución del recurso: debido a la rápida extinción de primates, pequeños mamíferos y la fauna de aves en los bosques fragmentados, el recurso alimenticio decrece ([Lovejoy et al. 1986](#)). Además, el recurso alimenticio es normalmente un recurso limitante para estas comunidades.
- Alteraciones en el microclima en los fragmentos de bosques pueden afectar las poblaciones de coleópteros. Se ha encontrado que cambios en la humedad y temperatura alteran el desarrollo y supervivencia de insectos en condiciones de laboratorio y de campo.

- Pequeño tamaño poblacional, corriendo alto riesgo de extinciones estocásticas.

Klein (1989) también menciona el efecto secundario que puede producir una población afectada de coleópteros descomponedores sobre el resto de la comunidad. Muchos ácaros dependen de los coleópteros para la dispersión y a su vez ellos juegan un papel importante como depredadores de larvas de moscas que habitan en el estiércol y carroña. Una primera interrupción en la abundancia de algunos escarabajos indudablemente provocará en un cambio de segundo orden en la dispersión de los ácaros, lo cual puede disparar un cambio de tercer orden en las poblaciones de moscas; el último efecto habría que estudiarlo. Por otra parte, los escarabajos al consumir el recurso también matan larvas de nematodos u otros parásitos gastrointestinales de vertebrados.

Sin embargo, aunque es importante resaltar el efecto cascada por alteraciones en las interacciones, creo que el efecto más importante está en la menor disponibilidad de nutrientes para las plantas, afectando también la productividad y a su vez probablemente a otros organismos, por ejemplo herbívoros, polinizadores, tanto vertebrados como invertebrados.

Son pocos los estudios donde se relaciona la diversidad o la riqueza de artrópodos en el suelo con la descomposición, **Didham et al. (1996)** cita algunos otros trabajos en donde se encuentran algunas tendencias de disminución de la descomposición con la riqueza; sin embargo, esto va a depender de si los organismos extintos son claves desde el punto de vista funcional y también dependerá de la sensibilidad de los mismos a diferentes tipos y grados de perturbación. De acuerdo a esto hay que ser cuidadoso al relacionar tasas de procesos en el ecosistema con la riqueza o diversidad de especies pues pueden estar oscurecidos por otros procesos abióticos; por ejemplo, en la **figura 5.10** (citado por **Didham et al. 1996**) la riqueza de especies se confunde con la edad del rodal, así la descomposición puede estar variando como una función de los cambios físicos y químicos en la estructura del rodal, más que como una función de la riqueza de especies; en la práctica puede ser difícil separar los dos efectos.

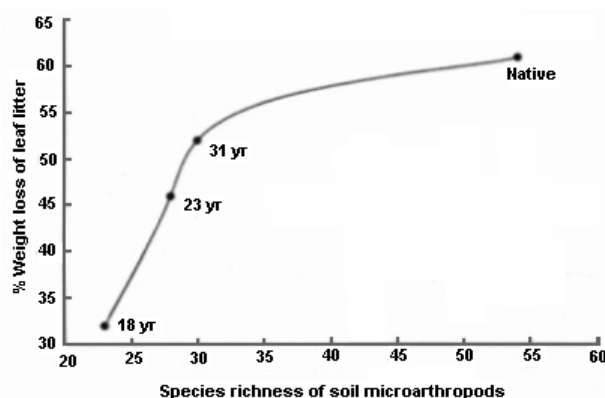


Figura 5.10. Tasa de descomposición de la hojarasca (% de la pérdida de peso de hojarasca en bolsas después de 30 meses) en función de la riqueza de especies de micro-artrópodos del suelo en el oeste de Australia. La fauna de micro-artrópodos del suelo nativo (igual composición de especies en todos los sitios) se encuentra en plantaciones de *Pinus pinaster* de edad decreciente, con una correspondiente disminución en la tasa de descomposición de hojarasca. (Tomado de **Didham et al. 1996**).

Asimismo, muchas veces es difícil interpretar los resultados sobre comunidades en hábitats fragmentados donde solo se miden patrones de diversidad o cambios en la composición de especies, los cuales representan la mayoría de los estudios, y que tampoco escapan de confusiones. Una de ellas es concluir que un resultado es producto del efecto del tamaño del fragmento siendo producto del efecto de borde; es posible que en los fragmentos pequeños el efecto de borde sea de mayor influencia que el efecto de área. Otra confusión puede ser que el resultado encontrado por un supuesto efecto de área sea más bien debida al aislamiento. Estos efectos se trataron de dilucidar en el estudio de [Didham *et al.* \(1998\)](#) evaluando el efecto de la fragmentación sobre una comunidad de coleópteros pertenecientes a varios grupos tróficos (depredadores, saprófagos, fungívoros y xilófagos) en los bosques amazónicos, correspondiente al proyecto BDFFP.

Comunidad (taxonómica) de coleópteros

El área de estudio correspondió a los mismos sitios del estudio de [Didham 1998](#) ([Figura 5.3, A1 y Tabla A1](#)); los coleópteros se colectaron en 20 muestras aleatorias de hojarascas de 1 m² en cada uno de los 46 sitios, por un periodo de 5 meses. La composición de especies de coleópteros cambió significativamente con la disminución de la distancia al borde del bosque y disminuyó con el área del fragmento ([Figura 5.11 A y B](#)). A pesar del cambio en la composición de especies, la riqueza de especies raras fue más o menos equivalente a través de los sitios. Por otra parte, no se encontró que el arreglo de la comunidad en el borde estuviera compuesto solamente por especies ampliamente distribuidas. Por el contrario, la composición de especies fue más variable entre los sitios del borde que entre los bosques no perturbados ([Didham *et al.* 1998](#)).

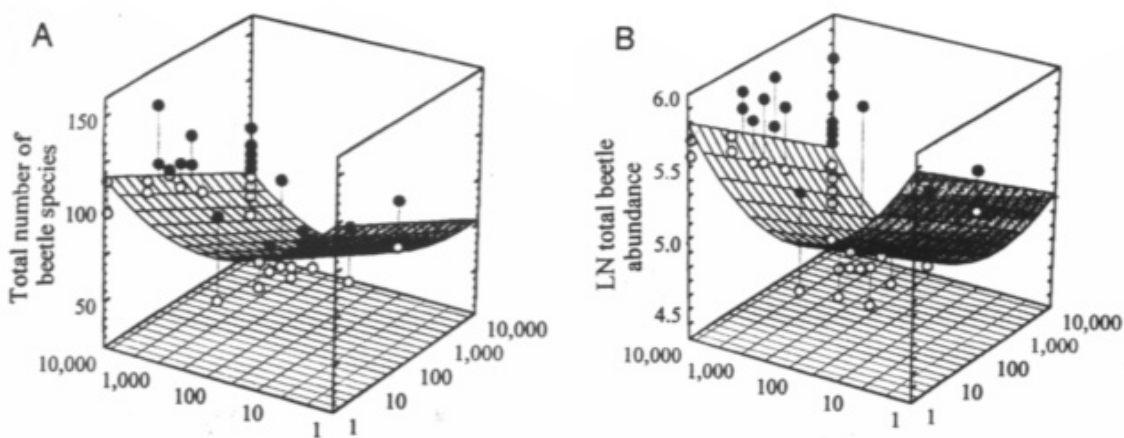


Figura 5.11. Cambios en el ensamblaje de las muestras de coleópteros de 20 m² de hojarasca en 46 sitios variando en distancia desde el borde (DB) y área del fragmento (AF) en Amazonas Central: **(A)** Ajustado a regresión polinómica de la riqueza total de coleópteros, $r^2 = 0,52$, $P < 0,002$. **(B)** Ajustado a regresión polinómica de abundancia total de coleópteros (log), $r^2 = 0,50$, $P < 0,001$.

(Tomado de [Didham *et al.* 1998](#)).

Con relación al recambio de especies que se podría producir con la distancia de los fragmentos al bosque continuo, introdujeron dicha variable para explicar la composición de especies; la misma se denominó distancia en el eje este-oeste (**Anexo, Figura 1A y Tabla 1A**). El resultado sugirió que esta variable podría afectar el recambio de especies más que el área del fragmento *per se*; además, su efecto fue de igual magnitud que el gradiente ambiental (**Figura 5.12**). Es posible que haya un gradiente ambiental subyacente que no se pudo detectar ya que no hubo diferencias en geología, tipo de suelo, clima, vegetación, elevación o latitud, y tampoco barreras para la dispersión tales como ríos o montañas (**Didham et al. 1998**). Cuando se realizó un CCA parcial colocando las variables ambientales como covariables se observó un gradiente que explica la composición de especies de acuerdo a la distancia de los fragmentos al bosque continuo (**Figura 5.13**). La forma

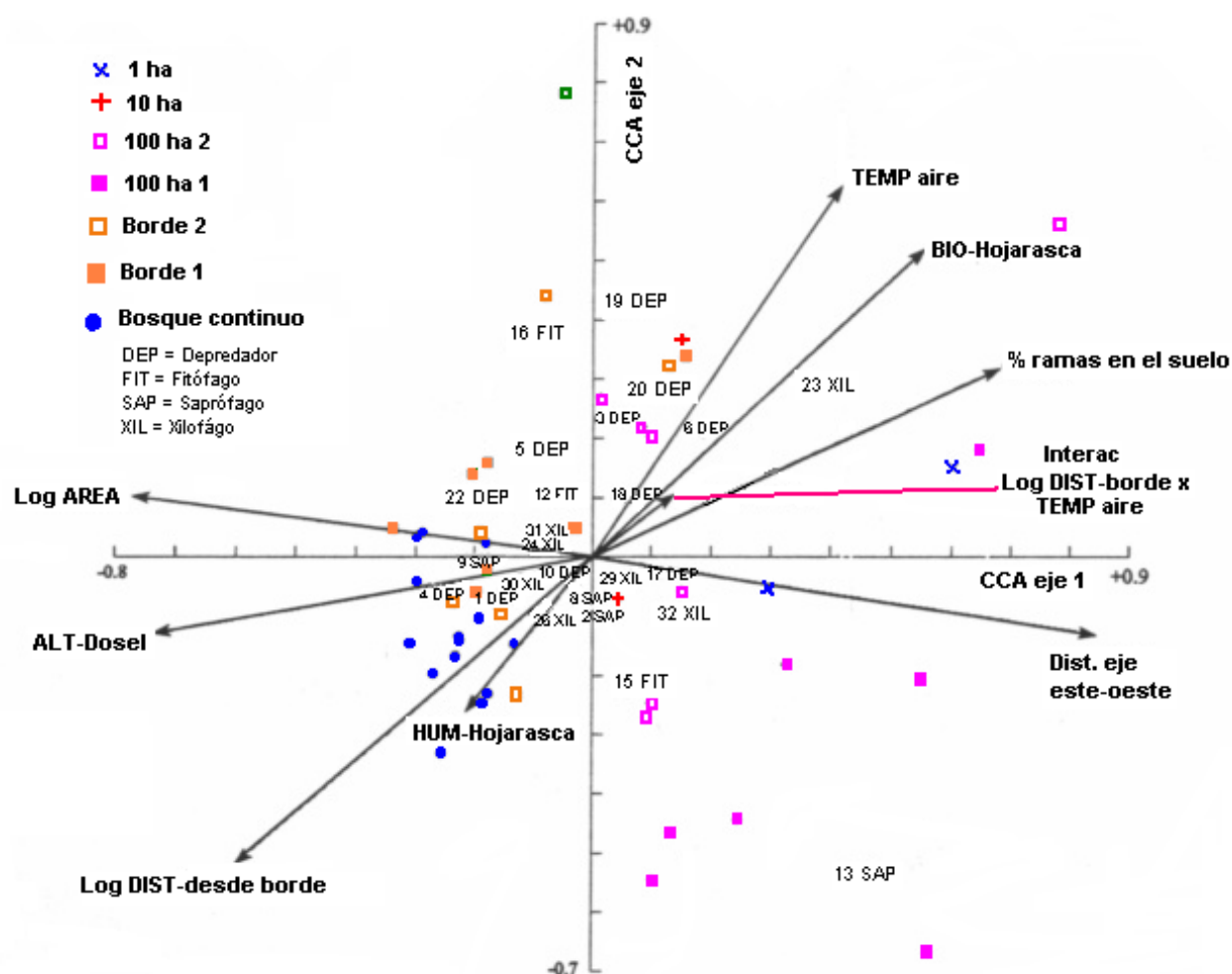


Figura 5.12. Distribución de las especies de coleópteros en relación con la fragmentación de bosque tropical: diagrama de CCA con especies (agrupadas por grupo trófico), sitios (símbolos), y variables ambientales (flechas). Se muestran solamente las 32 especies más abundantes. Los dos primeros ejes explican el 40 % de la varianza. Tomado de **Didham et al. 1998**.

como aparecen los sitios en el grafico de CCA es la misma en como se encuentran ubicados (**Figura A1**).

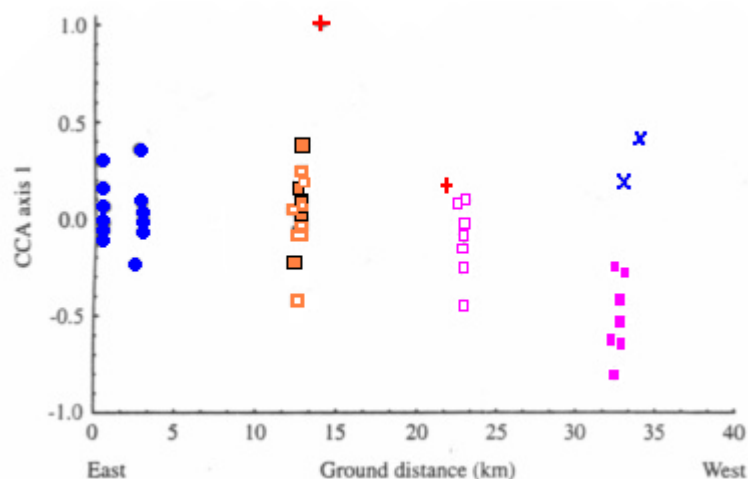


Figura 5.13. Beta diversidad (recambio de especies) en una comunidad de coleópteros de la hojarasca: los sitios son ordenados a lo largo del primer eje de un análisis CCA parcial de la distribución de las especies de coleópteros significativamente relacionadas con la distancia del gradiente de 34 Km. este-oeste de separación de los sitios ($\lambda_1 = 0,23$, $P = 0.001$, test de permutación de Monte Carlo, 999 permutaciones al azar). Todas las medidas de las variables ambientales (de la figura 5.12) fueron colocadas como covariables, y la distancia este-oeste fue la variable de interés. Los símbolos son como los de la figura 5.12. (Tomado de [Didham et al. 1998](#)).

Aunque los autores explican que cuando se eliminó el fragmento 100 ha-1 este gradiente se pierde porque este fragmento es muy distinto del resto ([Didham et al. 1998](#)), es posible que sí existan barreras a esta escala para la dispersión de los insectos, como ya hemos mencionando en las secciones anteriores:

- Distancia: capacidad de vuelo de los insectos.
- Áreas abiertas (cultivos, áreas deforestadas o crecimiento secundario), carreteras: capacidad de los insectos para soportar mayores temperaturas y menor humedad, además, encontrar recursos.
- Heterogeneidad del bosque continuo: al reducir un bosque con alta heterogeneidad se pueden crear parches muy particulares en composición tanto en fauna como en vegetación.
- Metapoblaciones ([Hanski 1999](#)): siendo cierta la teoría de metapoblaciones, es posible que algunos de los parches estén vacíos para determinadas especies y en el momento de los muestreos.

Para evaluar la respuesta de las especies de coleópteros a la fragmentación se realizó un CCA parcial donde la variable distancia del eje este-oeste se coloca como covariable. Las 32 especies

más abundantes se ordenaron a lo largo del gradiente de distancia desde el borde y área del fragmento (**Figura 5.14**); las especies mostraron diferentes respuestas, desde las que evitan el borde a especialistas del borde, y desde especialistas de grandes áreas a especialistas de pequeñas áreas.

La densidad de la poblacional de 15 de las 32 especies más abundantes fueron afectadas por la fragmentación. Estas se clasificaron en 4 categorías (**tabla 6**): (A) sensibles al borde, insensibles al área, (B) sensibles al área, insensibles al borde, (C) sensibles al borde y al área, (D) insensibles al borde y al área (*Didham et al. 1998*).

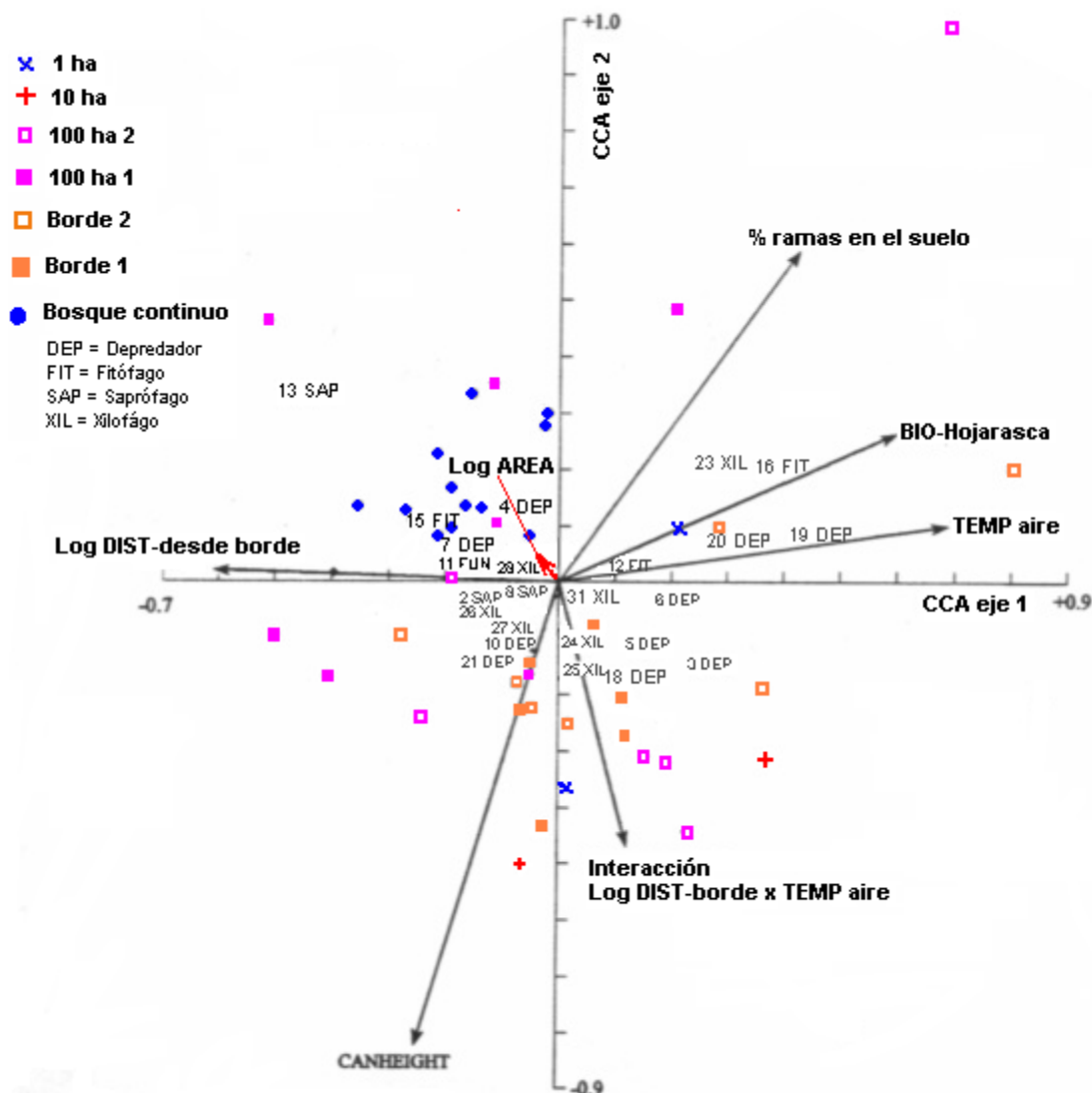


Figura 5.14. Distribución de las especies de coleópteros con relación a la fragmentación de un bosque tropical: diagrama de CCA parcial con la distancia del gradiente este-oeste (como medida de β diversidad) como una covariable, mostrando las especies (agrupadas por grupo trófico), sitios (símbolos), y variables ambientales (flechas). Solo se muestran las 32 especies

Más abundantes. (Tomado de *Dirham et al. 1998*).

a

TABLE 6. An empirical classification of beetle species responses to forest fragmentation.

Code (Como Fig. 5.14)	Species adsent from samples taken in forest fragments of size				
	Family	Genus	1 ha	10 ha	100 ha
A) Species responding to edge effects only (area insensitive)					
I) Edge avoiders					
0575 (14 SAP)	Staphylinidae	<i>Piestus sp.</i>	X	X	
0929 (29 XIL)	Curculionidae	<i>Araptus sp.</i>			
II) Edge specialists					
0179 (3 DEP)	Staphylinidae	?genus			X
0306 (6 DEP)	Hydrophilidae	<i>Phaenostoma sp.</i>			
0887 (23 (XIL)	Curculionidae	<i>Araptus sp.</i>		X	
B) Species responding to area effects only (edge insensitive)					
I) Large-area specialists					
0313 (9 SAP)	Leiodidae	<i>Adelopsis sp.</i>	X	X	X
0793 (22 DEP)	Staphylinidae	<i>Jubus sp.</i>	X	X	X
0905 (25 XIL)	Curculionidae	<i>Hypothenemus sp.</i>	X	X	
0919 (27 XIL)	Curculionidae	<i>Araptus sp.</i>	X		
0980 (30 XIL)	Curculionidae	?genus	X	X	
IT) Small-area specialists (category empty)					
C) Species responding to both edge and area effects					
I) Large-area, edge avoiders					
0002 (1 DEP)	Staphylinidae	<i>Coproporus sp.</i>	X		
0268 (4 DEP)	Carabidae	<i>Tachys sp.</i>	X	X	X
II) Small-area, edge avoiders					
0307 (7 DEP)	Hydrophilidae	<i>Phaenostoma sp.</i>			
III) Large-area, edge specialists					
0269 (5 DEP)	Carabidae	<i>Tachys sp.</i>	X	X	X
0541 (12 FUN)	Siaphylimidae	<i>Baeocera sp.</i>	X		
IV) Small-area, edge specialists (category empty)					
D) Species showing no response to edge or area effects					
0018 (2 SAP)	Staphylinidae	<i>Carpelimus sp.</i>			
0312 (8 SAP)	Leiodidae	<i>Adelopsis sp.</i>	X		
0356 (10 DEP)	Dytiscidae	<i>Copelatus sp.</i>	X		
0422 (11 FUN)	Leiodidae	? <i>Agathidium sp.</i>	X	X	
0569 (13 SAP)	Nitidulidae	<i>Stelidota sp.</i>	X		
0584 (15 FUN)	Leiodidae	<i>Aglyptinus sp.</i>			
0606 (16 FUN)	Ptilidae	? <i>Ptenidium sp.</i>			
0714 (17 DEP)	Scydmaenidae	<i>Euconnus sp.</i>			
0720 (18 DEP)	Staphylinidae	<i>Globa sp.</i>			
0724 (19 DEP)	Staphylinidae	<i>Coniacerus sp.</i>		X	
0770 (20 DEP)	Staphylinidae	<i>Phalepsoides sp.</i>			
0785 (21 DEP)	Staphylinidae	<i>Tuberoplectus sp.</i>			
0888 (24 XIL)	Curculionidae	<i>Araptus sp.</i>			
0918 (26 XIL)	Curculionidae	<i>Araptus sp.</i>			
0924 (28 XIL)	Curculionidae	<i>Araptus sp.</i>	X		
0985 (31 XIL)	Curculionidae	Pgenus			
0986 (32 XIL)	Curculionidae	?genus			

Note: Species absences from forest fragments indicate absence from all sites in that size category.

Algunas respuestas parecen contradictorias, por ejemplo, especies de áreas pequeñas, pero que evitan el borde (especie 0307) o especies de grandes áreas, pero especialistas de borde (especies: 0269, 0541). Algunos de estos resultados se pueden deber a poco esfuerzo de muestreo, pero otros pueden tener una explicación biológica, por ejemplo, las especies de grandes áreas especialistas de borde puede que sean especialistas en claros durante su estadio adulto, pero requieren grandes áreas del bosque en otros estadios (Didham *et al* 1988).

El efecto de borde fue mejor predictor de la variación de la densidad poblacional de las especies que las variables ambientales medidas, lo que demuestra la complejidad del efecto de borde. Sin embargo, algunas relaciones especies-variable ambiental que se observaron pueden dar alguna idea dependiendo de la historia natural del organismo (Tabla 5.2).

Tabla 5.2. Diferentes tipos de respuestas a la fragmentación de especies pertenecientes a un mismo género.

Especies	Distribución	Variable ambiental
<i>Araptus</i> sp. 0887	Borde del bosque y fragmento de 1 ha	Favorecida con el aumento de %de ramas en el suelo y profundidad de la hojarasca.
<i>Araptus</i> sp. 0929	Bosque continuo no perturbado	Favorecida por mayor humedad en la hojarasca
<i>Araptus</i> sp. 0919	Parches grandes	Sin explicación ambiental
<i>Araptus</i> sp. 0905		
<i>Araptus</i> sp. 0888	Ampliamente distribuidas	Aparentemente insensibles a las modificaciones del hábitat
<i>Araptus</i> sp. 0918		
<i>Araptus</i> sp. 0924		

Como vemos en la **tabla 5.2** hay una gran variedad de respuestas en un mismo género (*Araptus*). Evidentemente las especies taxonómicamente relacionadas no siempre muestran respuestas similares a la fragmentación, debido quizás a la fuerte partición del espacio y recurso (entre otros factores) entre “especies tróficas” relacionadas (Didham *et al.* 1998).

Las características de la historia de vida son muy importantes en la respuesta de las especies a la fragmentación, pero en la mayoría de los casos los datos permiten poca generalización.

En concordancia a lo discutido en la sección de depredadores, aquí las especies especialistas del

borde fueron predominantemente depredadores, mientras, que las que evitaron el borde fueron fungívoros o saprófagos, siendo las especies depredadoras afectadas positivamente a pesar de pertenecer a un nivel trófico superior (Didham *et al.* 1998).

En cuanto a las especies raras y la variabilidad poblacional, se encontró que las especies de coleópteros más comunes fueron significativamente las que tuvieron mayor probabilidad de desaparecer en los fragmentos de bosques pequeños que las especies raras. Según Didham *et al.* (1998) estos resultados sustentan el modelo de coexistencia multispecies bajo perturbación, el cual sugiere que especies competitivamente dominantes pero con pobre capacidad de dispersión son las primeras que llegan a extinguirse debido a la destrucción de hábitat; de esta manera, las especies raras se dispersan mejor y logran persistir a la perturbación (Tilman *et al.* 1994).

Por otra parte, la pérdida de especies, tomada como una medida de la desaparición de las especies más abundantes en las muestras, se incrementó considerablemente con la disminución del área del fragmento: 10,3% ausentes en el fragmento de 100 ha, 24,2 % de los fragmentos de 10 ha y 38,3% de los de 1 ha. Sin embargo, algunas especies abundantes todavía persisten incluso en los fragmentos de 1 ha, indicando que no hay un completo recambio entre los bosques continuos y los altamente perturbados (Didham *et al.* 1998). De todas formas, la disminución de la abundancia local de las especies comunes no puede ser igualado a la extinción local; puede que las especies estén presentes pero no ser detectadas en el muestreo, además, el análisis fue realizado solo con las especies comunes, posiblemente las menos abundantes realmente llegan a extinguirse.

Generalmente, las especies raras son más propensas a la extinción local que las especies comunes debido al incremento en la probabilidad de extinción por el bajo tamaño poblacional absoluto. Para las especies moderadamente comunes y comunes, la tasa de pérdida de especies parece ser proporcional a la densidad de la población debido al compromiso (trade-off) entre las habilidades de dispersión y las competitivas, pero debe existir un umbral en la densidad poblacional entre especies medianamente comunes y rareza absoluta que pese más que las ventajas de dispersión, de manera que la tasa de pérdida de especies sea inversamente proporcional a la densidad poblacional.

Hasta ahora vimos que la distancia de los fragmentos al bosque continuo también puede ser una variable importante; por otra parte, los bordes fueron diferentes entre los sitios, de manera que en este estudio el efecto de área no se confundió con el efecto de borde, siendo estas variables muy importantes a la hora de realizar estudios de fragmentación.

Los patrones de diversidad y los procesos en el ecosistema no se corresponden necesariamente. Aunque [Didham \(1998\)](#) no encontró relación de la densidad total de invertebrados con la tasa de descomposición, él no especificó cuales fueron esos invertebrados. Existe una variedad de organismos, incluso pertenecientes a otros grupos de artrópodos (ciempiés) u otros grupos de invertebrados (lombrices de tierra), cuya modificación global debida a la fragmentación puede revelar las diferencias en las tasas de descomposición. Además, dentro de la fauna del suelo no solo existen descomponedores, sino herbívoros y depredadores; estos últimos en el estudio de [Didham et al. \(1998\)](#), fueron especialistas de los bordes, aunque algunos también respondieron a grandes áreas (**Tabla 5.2**). Probablemente este fue uno de los motivos de la tendencia de la tasa de descomposición a disminuir en los bosques continuos (**Figura 5.4A y B**); así como también lo sugieren las seis especies de coleópteros depredadores que no respondieron ni al área ni al borde de los fragmentos, pudiéndose establecer en los fragmentos pequeños, produciendo una menor tasa de descomposición en los fragmentos de 1 ha, sumado al efecto de la acumulación de la hojarasca (**Figura 5.5**).

El otro inconveniente de comparar mediciones de tasa de descomposición con patrones de composición de especies y/o diversidad de descomponedores, es la gran variabilidad de este compartimiento, así tenemos, consumidores del suelo, hojarasca, estiércol, carroña, cortadores de hojas, consumidores de semillas, taladradores de ramas en el suelo, entre otros, lo que hace difícil asociar medidas de descomposición y su consecuencia sobre la disponibilidad de nutrientes y productividad.

Por otra parte, en el estudio de los patrones de la comunidad de insectos en general y/o diversidad causados por la fragmentación de hábitat, razonamientos tan simples como: “las poblaciones de especies raras pueden ser más propensas a la extinción” puede llegar a ser muy complicado de generalizar, debido a la gran variabilidad de características de susceptibilidad de las especies a la fragmentación: grupo trófico, rareza, variabilidad poblacional, historia de vida, características morfológicas (tamaño del cuerpo, capacidad de vuelo, esclerotización).

RESUMEN Y COMENTARIOS FINALES

Como hemos visto, se sabe que la fragmentación puede interrumpir algunas interacciones en las comunidades de insectos, pero no se sabe como estas interrupciones afectan al funcionamiento del ecosistema (en caso de bosques tropicales); también se sabe que las especies de insectos responden de forma diferente a la fragmentación, pero no existe un claro consenso de por qué unas son más susceptibles que otras a ella. Existen varios factores causales como las desventajas de los estudios con insectos, los diferentes diseños y metodologías utilizados en los estudios de fragmentación, las incógnitas y problemas de los estudios a nivel de comunidad. Estos se enumeran a continuación:

(1) VENTAJAS Y DESVENTAJAS DEL ESTUDIO CON INSECTOS

Hasta ahora de alguna manera he expuesto la importancia de los insectos desde el punto de vista funcional dentro de un ecosistema, aunque generalmente no representan especies emblemáticas desde el punto de vista de la conservación ([Lawton 2000](#)). Los insectos son muy utilizados en estudios ecológicos debido a que presentan ciertas ventajas: alta riqueza de especies, fáciles de muestrear, pueden incluir varios grupos funcionales y evaluar interacciones, entre ellos y con otros organismos, son importantes funcionalmente dentro de los hábitats y las poblaciones responden rápidamente a cambios y/o perturbaciones. Sin embargo, muchas de estas ventajas también representan desventajas:

Alta riqueza de especies: esto trae como consecuencia serios problemas de identificación; se pierde información importante de historia de vida y rol ecológico dentro del ecosistema con estudios de clasificación a nivel de morfotipo, ya que como vimos, especies de un mismo género pueden pertenecer a grupos funcionales muy distintos (ejemplo: [Didham et al. 1998](#)). Aunque, los estudios mediante asignación de morfotipos son ventajosos para hacer estimaciones rápidas de la diversidad.

La diversidad ecológica de los insectos también representa desventajas; muchas veces grandes grupos funcionales pueden abarcar subgrupos muy específicos y esta designación dependerá del autor, lo que hace difícil la comparación de estudios. Por ejemplo, dentro del grupo de los herbívoros muchas veces se colocan a los polinizadores y consumidores de semillas. Los herbívoros particularmente son muy diversos dentro del grupo de los insectos (endófagos y ectófagos), de

manera que pueden presentar características poblacionales distintas (por ejemplo, habilidades de dispersión) lo que hace difícil generalizar las respuestas a la fragmentación o perturbación de este grupo.

Muestreos: Aunque son fáciles de muestrear existe una variedad de tipos de trampas que atrae y/o captura de forma diferente a las especies, produciendo sesgos y dificultando la comparación de resultados, así como también, dificultades en la comparación con datos de censos por observación (ejemplo: [Aizen y Feinsinger 1994 a](#)).

Debido a todo lo expuesto, la mayoría de las especies que han sido estudiadas son quizás atípicas o no muy representativas de la mayoría de los insectos debido a posibles sesgos como por ejemplo el que algunas sean de gran tamaño (mariposas, coleópteros estercoleros y carroñeros), funcionalmente únicas (hormigas consumidoras de semillas, termitas) o muy especializadas (abejas Euglossinae). Por ejemplo, dentro de los polinizadores hacen falta estudios de otros grupos como: mariposas, dípteros, coleópteros, thysanópteros. Otro ejemplo es la prácticamente ausencia de estudios de efectos de la fragmentación sobre herbívoros o tasas de herbivoría (distinta al consumo de semillas) en hábitats fragmentados vs. hábitats continuos. También, la ausencia de estudios sobre los efectos a niveles tróficos superiores en hábitats fragmentados, como el parasitoidismo por ejemplo.

(2) DISEÑOS Y METODOLOGÍAS EN ESTUDIOS DE FRAGMENTACIÓN

La mayoría de los estudios de fragmentación han utilizado diferentes métodos y escalas. Así tenemos los estudios de [Krues y Tschardtke \(1994, 2000\)](#) sobre interacciones parásito hospedador en materos con especies de plantas específicas, colocados en parches de hábitats de praderas, o los distintos estudios del proyecto BDFF ([Tabla A1](#)) con muestreos a gran escala. Aunque en este último proyecto existe algún nivel de integración de varios taxa e igual sitio de estudio, existen algunas diferencias como los fragmentos rodeados por áreas abiertas o con crecimiento secundario, o diferentes técnicas de muestreo.

Los estudios en diferentes hábitats fragmentados con distintas características de matriz circundante (área de pastoreo, crecimiento secundario, mar) hace difícil generalizar los resultados.

Otra dificultad es la casi frecuente confusión entre efecto de borde con efecto de área. Si un fragmento es muy pequeño, probablemente el efecto de borde es el predominante. Por ejemplo, en los bosques del proyecto BDFF hay árboles emergentes que alcanzan hasta 55 m de altura, la caída de un árbol emergente en un fragmento de 1 ha por el efecto del viento, puede producir efectos negativos a la biota típica del interior del bosque en un área considerable del fragmento. Sin embargo, en la práctica resulta difícil separar estos dos efectos. Otra confusión es el efecto de área con el aislamiento, áreas más lejanas pueden resultar más difíciles de la colonizar por algunas especies, aunque los tamaños de fragmento sean intermedios. Por otra parte el efecto de borde generalmente presenta resultados muy complicados tanto con factores abióticos como bióticos y hacen falta estudios con mayor número de réplicas.

En general todos los efectos de la fragmentación (borde, área, aislamiento) deben tener alguna dinámica temporal que es necesario detectar para poder trazar conclusiones acerca de lo que sucede con los ecosistemas fragmentados.

(3) ESTUDIOS A NIVEL DE LA COMUNIDAD

La mayoría de los estudios de comunidades de insectos en hábitats fragmentados son sobre cambios de patrones de composición de especies y diversidad; estos estudios presentan algunas ventajas como por ejemplo, evaluación de la pérdida de especies con la fragmentación. Sin embargo, también quedan muchos vacíos de información debido a:

- Falta de conocimiento de patrones espaciales y temporales de las especies de insectos en un ecosistema (en este caso bosques tropicales). Algunas especies tienen preferencia por algún micro-hábitat dentro de un bosque continuo (dosel, sotobosque, claros) (ejemplo: [Brown y Hutchings 1997](#), [DeVries et al. 1997](#)).
- Algunos resultados solo basados en riqueza de especies pueden presentar sesgos, pudiéndose encontrar que hábitats perturbados o de crecimiento secundario posean más riqueza de especies que los hábitats continuos, debido a lo señalado en el punto anterior o a deficiencias en el muestreo. Es necesario evaluar la equidad de la comunidad, esto mediante estudios de curvas de acumulación de especies o rarefacción u otras técnicas de estudios de la diversidad (ejemplo: [DeVries et al. 1997](#)).

- La gran cantidad de estudios de diversidad en hábitat fragmentados de simples o varios grupos taxonómicos no revela el verdadero efecto sobre el funcionamiento del ecosistema. Por ejemplo, los estudios de diversidad hormigas en bosques fragmentados pueden incluir varios grupos funcionales: consumidores y dispersadores de semillas, cortadoras de hojas, pero no se especifica en los estudios el rol dentro del ecosistema y no se puede intuir el posible efecto de la pérdida de estas especies.

Todas estas dificultades y vacíos de información hacen difícil realizar estudios simultáneos de patrones de diversidad y medidas de procesos funcionales o interacciones directamente, más aún cuando se trata de ecosistemas tan complejos como los bosques tropicales donde la mayoría de las especies de insectos son desconocidas.

BIBLIOGRAFIA

- Aizen M.A. y P. Feinsinger.** 1994a. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco Serrano". *Ecological Applications*. 4(2): 378-392
- Aizen M.A. y P. Feinsinger.** 1994b. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forests, Argentina. *Ecology* 75 (2): 330-351
- Banks J.E.** 1998. The scale of landscape fragmentation affects herbivore response to vegetation heterogeneity. *Oecologia*. 117: 239-246
- Barbosa P. et al.** 2001. Differential parasitism of macrolepidopteran herbivores on two deciduous tree species. *Ecology* 82 (3): 698-704
- Bawa K.S.** 1990. Plant-Pollinator interactions in Tropical Rain Forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 399-422
- Becker P., J.S. Moure y F.J. Peralta.** 1997. More about Euglossinae bees in Amazonian forests fragments. *Biotropica* 23 (4b): 586-591
- Benites-Malvido J., G. García-Guzmán y I.D. Kossmann-Ferraz.** 1999. Leaf-fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rainforest fragments: an experimental study. *Biological Conservation* 91: 143-150
- Bierregaard R.O. y P.C. Stouffer.** 1997. Understory birds and dynamic habitat mosaics in Amazonian rainforest. En "*Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of fragmented communities*" (eds.) Laurance W.F. & R.O. Bierregaard. University of Chicago Press, Chicago. Pp 138-153.
- Bowers M.A.** 1985. Bumble bee (*Bombus*) colonization, extinction and reproduction in subalpine meadows in northeastern Utah, USA. *Ecology* 66: 914-927
- Brown K.S. & R.W. Hutchings.** 1997. Disturbance, fragmentation, and the dynamics of diversity in Amazonian forest butterflies. En "*Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of fragmented communities*" (eds.) Laurance W.F. & R.O. Bierregaard. University of Chicago Press, Chicago. Pp 91-110.

- Brown K.S. Jr. y R.W. Hutchings.** 1997. Disturbance, Fragmentation, and the Dynamics of Diversity in Amazonian Forest Butterflies. In: *Tropical forest remnants: Ecology, Management and Conservation of fragmented Communities*. (eds.) Laurence W.F., Bierregaard Jr. Chicago : University of Chicago Press. Pp 91-110.
- Byrne M.M.** 1994. Ecology of twig-dwelling ants in a wet lowland tropical forest. *Biotropica* 26: 61-72
- Cane J.H.** 2001. Habitat fragmentation and native bees: a premature verdict?. *Conservation Ecology* 5 (1): 3 [online]: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art3>
- Carvalho K.S. y H.L. Vasconcelos.** 1999. Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. *Biological Conservation* 91: 151-157
- Cornell H.V.** 1989. Endophagy-ectophagy ratios and plant defense. *Evol. Ecol.* 3: 64-76
- Cunningham S.** 2000. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in malle woodland. *Conservation Biology*. 14: 758-768
- DeVries P.J. y T. Walla.** 1999. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. *Biological Journal of the Linnean Society*. 68: 333-353.
- DeVries P.J. y T. Walla.** 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society*. 74: 1-15.
- DeVries P.J., D. Murria y R. Lande.** 1997. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruti-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society*. 62: 343-364.
- Didham R.K.** 1998. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia* 116: 397-406
- Didham R.K., Ghazoul J., Stork N.E., Davies A.J.** 1996. Insects in fragmented forest: a funtional approach. *Trends Evol Ecol.* 11: 255-260.
- Didham R.K., P.M. Hammond, J.H. Lawton, P. Eggleton y N.E. Stork.** 1998. Beetle species responcees to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs* 68(3): 295-323

- Eggleton P., D.E. Bignell, W.A. Sands, B. Waite, T.G. Wood y J.H. Lawton.** 1995. The species richness of termites (Isoptera) under differing levels of forest disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*. 11: 85-98
- Elliott N.C., R.W. Kieckhefer, J-H. Lee, y B. W. French.** 1988. Influence of within-field and landscape factors on aphid predator population in wheat. *Landscape Ecology*. 14: 239-252
- Elliott N.C., R.W. Kieckhefer, J-H. Lee, y Bryan W.F.** 1998. Influence of within-field and landscape factors on aphid predator population in wheat. *Landscape Ecology* 14: 239-252
- Erwin T.L.** 1982. Tropical Forests: Their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopt Bull* 36: 74-75.
- Farnsworth E.J. y A.M. Ellison.** 1997. Global patterns of pre-dispersal propagule predation in mangrove forest. *Biotropica* 29 (3): 318-330
- Fowler H.G., C.A. Silva y E. Ventincinque.** 1993. Size, taxonomic and biomass distributions of flying insects in central Amazonia: forest edge vs. understory. *Revista de Biología Tropical*. 41: 755-760.
- Gascon C., G.B. Williamson y G.A.B. da Fonseca.** 2000. Receding forests edges and vanishing reserves. *Science* 288: 1356-1358
- Hanski I.** 1999. Metapopulation Ecology. Oxford University Press, Oxford. 313p.
- Hawkins B.A. y J.H. Lawton.** 1987. Species richness for parasitoids of British phytophagous insects. *Nature* 326: 788-790
- Heck K.L., van Belle G., Simberloff D.** 1975. Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. *Ecology* 56: 1459-1461
- Horvitz C.C. & D.W. Schemske.** 1988. A test of the pollinator limitation hypothesis for a neotropical herb. *Ecology* 69 (1): 200-206
- Janzen D.H.** 1982. Seasonal change in abundance of large nocturnal dung beetles (Scarabaeidae) in Costa Rica deciduous forest and adjacent horse pasture. *Oikos* 41: 274-283

- Janzen D.H.** 1986. The eternal external threat. En "Conservation Biology: The science of scarcity and diversity", editado por M.E. Soulé. Sunderland, MA. Sinauer. Pp 286-303.
- Jones D.T., F.X. Susilo, D.E. Bignell, S. Hardiwinotos, A.N. Gillison y P. Eggleton.** 2003. Termite assemblage collapse along a land-use intensification gradient in lowland central Sumatra, Indonesia. *Journal of Tropical Ecology*. 40: 380-391
- Kapos V., E. Wandelli, J.L. Camargo y G. Ganade.** 1997. Edge-related change in environment and plant responses due to forest fragmentation in central amazonia In: *Tropical forest remnants: Ecology, Management and Conservation of fragmented Communities*. (eds.) Laurence W.F., Bierregaard Jr. Chicago : University of Chicago Press. Pp 33-44.
- Kearns C.A.** 2001. North American diptera pollinators: assessing their value and conservation status. *Conservation Ecology* 5(1):5 [online]URL: <http://www.consecol.org/vol5/iss1/art5>
- Kearns C.A.; D.W. Inouye y N.M. Waser.** 1998. Endangered Mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. . *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 93-112
- Klein B.K.** 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central amazonia. *Ecology* 70 (6): 1715-1725
- Kruess A. y T. Tscharntke.** 1994. Habitat fragmentation, Species loss, y biological control. *Science*. 264: 1581-1584
- Kruess A. y T. Tscharntke.** 2000. Species richness and parasitism in fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia specium*. *Oecologia* 122: 129-137
- Landis D.A. y M. Haas.** 1992. Influence of landscape structure on abundance and within-field distribution of *Ostrinia nubilalis* Hübner (Lepidoptera: Pyralidae) larval parasitoids in Michigan. *Environmental Entomology* 21: 409-416
- Laurence W.F.** 2000. Do edge effects occur over large spatial scales?. *Trends in Ecology and Evolution*. 15 (4): 134-135
- Laurence W.F. y R.O. Bierregaard Jr.** editores. 1997. *Tropical forest remnants: Ecology, Management and Conservation of fragmented Communities*. Chicago : University of Chicago Press, Chicago.

- Laurance W.F., M.A. Cochrane, S. Bergen, P.M. Fearnside, P. Delamonica, C. Barber, S. D'Angelo y T. Fernandes. 2001. The future of the Brazilian Amazon. *Science*. 291: 438-439.
- Laurance W.F., T.E. Lovejoy, H.L. Vasconcelos, E.M. Bruna, R.K. Didham, P.C. Stouffer, C. Gascon, R.O. Bierregaard, S.G. Laurance y E. Sampaio. 2002. Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: a 22-Year Investigation. *Conservation Biology*. Vol. 16 (3): 605-618.
- Levey D.J. y M. Byrne. 1993. Complex ant-plant interactions: rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology* 74 (6): 1802-1812
- Louda S.M. 1982. Distribution ecology: variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. *Ecological Monographs* 52: 25-41
- Lovejoy T.E., R.O. Bierregaard, A.B. Rylands Jr., J.R. Malcolm, C.E. Quintela, L.H. Harper, K.S. Brown Jr., A.H. Powell, G.V.N. Powell, H.O.R. Schubart y M.B. Hays. 1986. Edge and other effects of isolation on amazon forest fragments. In *Conservation Biology: The science of scarcity and diversity*, editado por M.E. Soulé. Sunderland, MA. Sinauer. Pp 257-285.
- Marino P.C. y D.A. Landis. 1996. Effect of landscape structure on parasitoid diversity and parasitism in agroecosystems. *Ecological Application* 6(1): 276-284
- Murcia C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*. 10(2): 58-62
- Murren C.J. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollination: pollinators, pollinia viability and reproductive success. *Journal of Ecology*. 90: 100-107
- Peet R.K. 1974. The measurement of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 285-307
- Perfecto I. y R. Snelling. 1995. Biodiversity and the transformation of a tropical agroecosystem: ants in coffee plantations. *Ecological Applications* 5 (4): 1084-1097
- Powell A.H. & G.V.N. Powell. 1987. Population Dynamics of male Euglossinae bees in Amazonian Forest Fragments. *Biotropica*. 19 (2): 176-179
- Power A.G. 1996. Arthropod Diversity in Forest Patches and Agroecosystems of Tropical Landscapes. In: *Forest patches in tropical landscapes*. Ed. Schelhas J., Greenberg. Island Press, Washington, D.C. Pp 91-110.

- Price, P.W.** 1997. *Insect Ecology*. John Wiley & Sons, Inc. New York. U.S.A. 868 p.
- Ricketts T.H., G.C. Daily, P.R. Ehrlich y J.P. Fay.** 2001. Countryside Biogeography of moths in a fragmented landscape: biodiversity in native and agricultural habitats. *Conservation Biology* 15(2): 378-388
- Risch S.J. y C.R. Carroll.** 1982. The ecological role of ants in two Mexican agroecosystems. *Oecologia* 55: 114-119
- Roth D.S., I. Perfecto y B. Rathcke.** 1994. The effects of management systems on ground-foraging ant diversity in Costa Rica. *Ecological Applications* 4 (3): 423-436
- Scott J.A.** 1975. Flight patterns among eleven species of diurnal lepidoptera. *Ecology* 56(6): 1367-1377
- Shahabuddin G., G.A. Herzner, C. Aponte R. y M.del C. Gómez.** 2000. Persistence of a frugivorous butterfly species in Venezuelan forest fragments: the role of movement and habitat quality. *Biodiversity and Conservation* 9: 1623-1641
- Shahabuddin G., G.A. Herzner, C. Aponte y M.C. Gomez.** 2000. Persistence of a frugivorous butterfly species in Venezuelan forest fragments: the role of movement and habitat quality. *Biodiversity and Conservation* 9: 1623-1641
- Schelhas J.y Greensberg R.** 1996. *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press, Washington, D.C.
- Souza O.F.F. y V.K. Brown.** 1994. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. *Journal of Tropical Ecology*. 10: 197-206
- Steffan-Dewenter I. & Tschardt T.** 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121: 432-440
- Tilman D., R.M. May, C.L. Lehman y M.A. Nowak.** 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65-66
- Tschardt T., Ingolf Steffan-Dewenter, A. Kruess y C. Thies.** 2002. Characteristics of insect population on habitat fragments: A mini review

- Vasconcelos H.L.** 1999. Effects of forest disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in central Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 8: 409-420
- Weseloh R.M.** 1976. Behavior of forest insect parasitoids. In "Perspectives in Forest Entomology" J.F. Anderson y H.K. Kaya (Eds.). Academi Press New York. Pp 99-110
- Whitmore T.C.** 1992. An introduction to tropical rain forest. New York. 226p.
- Wilcove D.S., McLellan C.H. & Dobson A.P.** 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. In: *Conservation Biology*. Ed. M.S. Soule. Sinauer Associates, Sunderland. Pp. 237-256.
- Wilson E.O.** 1987. The arboreal ant fauna of peruvian amazon forest: A first assessment. *Biotropica* 19 (3): 245-251
- Wright S.J.** 2002. Plant diversity in tropical forest: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14
- Young A., T Boyle. y T. Brown.** 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation in plants. *Trends in Ecology and Evolution*. 11: 413-418
- Young H.J.** 1988. Diferential importance of beetle species pollinating *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). *Ecology* 69(3): 832-844
- Zabel J. y T. Tschardtke.** 1998. Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially?. *Oecologia* 116: 419-425

ANEXO

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO DEL PROYECTO “BIOLOGICAL DYNAMICS OF FOREST FRAGMENTS ” (BDFFP).

La mayoría de los estudios citados en esta revisión son los resultados del Proyecto: “Dinámica biológica de bosques fragmentados”, que consistió en un estudio experimental sobre fragmentación a largo plazo en el Amazonas Central de Brasil; iniciado en 1979 y con una duración de 22 años, donde no solo se estudiaron invertebrados sino también vegetación arbórea, mamíferos, aves del sotobosque y anfibios (Lovejoy *et al* 1986 y Laurance *et al* 2002). El detalle de algunas características del área de estudio, ubicación y establecimiento de las reservas son importantes detallar a fin de comprender mejor los resultados que se exponen en esta revisión.

Los 1000 Km² del sitio de estudio están localizados a 80 Km. al norte de Manaus, Brasil, en el Amazonas central (**Figura 2**). Hay una pronunciada estación de sequía de Junio a Octubre. El dosel del bosque tiene una altura aproximada de 30 - 37 m, con árboles emergentes que alcanzan los 55 m. La flora es marcadamente diversa en especies de árboles y el sotobosque es pobre (Bierregaard y Stouffer 1997).

La investigación colectó datos de línea-base de historia natural sobre un grupo de organismos, previo al aislamiento de las reservas; estos estudios continuaron durante y después de la tala del bosque alrededor de las reservas experimentales. Se establecieron 24 reservas de bosques experimentales de 1, 10, 100, 1000 ha y 10.000 ha. Estas reservas se ubicaron en tres zonas: Dimona Ranch, Esteio Ranch y Porto Alegre Ranch (**Figura 2**). Las reservas de distintos tamaños se establecieron en años diferentes, los cuales coincidieron con algunos de los periodos de muestreo de estudios citados aquí (**Tabla 1**). Las reservas tienen un código relacionado a su localización y tamaño (<http://pdbff.inpa.gov.br>, Lovejoy *et al.* 1986):

Primer dígito: Esteio Ranch=1; Dimona Ranch=2; Porto Alegre Ranch = 3

Segundo dígito: 1 ha = 1; 10 ha = 2, 100 ha = 3, 1000 ha = 4, 10000 ha = 5

Tabla 1. Detalles de las áreas de estudios de las reservas del proyecto BDFF en los trabajos citados en esta revisión (figura 2).

AUTOR	AÑO DE ESTUDIO	RESERVAS	TAMAÑOS
Powell y Powell (1987)	Jun - Sep 1982	Bosques continuos que se convertirían en las reservas 1112, 1207 y 1208	BC
	Jun - Sep 1983	Aislamiento de 1112 y 1207; 3304 y 3114 datos previos y después del aislamiento, y un claro a 100 m de 1207 2206 y 1208 permanecen como BC	1 ha (1112, 3114) 10 ha (1207, 1208, 2206) 100 ha (3304)
Becker <i>et al.</i> 1991	Jun 1988 - May 1989	1104, 1202 (aislados hace 8 años), BC = 1301, 3304, 3114, 3209	
Brown y Hutchings 1997	1980 - 1995	1 ha: 1110, 2107, 1105, 1109, 1113, 2108, 1104, 1111, 1112, 3114. 10 ha: 1205, 1210, 1204, 1208, 3209, 2206, 1202, 1207. 100 ha: 1301, 2303, 1302, 3304. 1.000 ha: 1401, , 3402, 3402 BC = 1501	1 ha = 10 replicas 10 ha 8 replicas 100 ha = 4 1.000 ha 3 replicas
Benitez-Malvido <i>et al.</i> 1999	1992	1 ha = 2107 10 ha = 1207 100 ha = 2303 BC = 1501	
Carvalho y Vasconcelos 1999	1983 - 1984	Borde de un fragmento de 100 ha = 3304 Borde de un BC adyacente (Fig. 2)	
Souza y Brown 1994		1 ha = 1104 10 ha = 1202 BC = 1301 y 1113 1113: tiene código distinto, porque fue establecida en 1982, pero nunca llegó a aislarse, aún permanece como BC (Fig. 2)	
Didham 1998	Jun - Ago 1994	1 ha 1 = 2107 1 ha 2 = 2108 10 ha 1 = 3209 10 ha 2 = 1202 100 ha 1 = 2303 100 ha 2 = 3304 Borde 1 y 2 (BC) = 1401 Interior BC 1 y 2 = 1501	
Klein 1989	May - Jul 1986	1 ha = 1112, 1104 (rodeadas por crecimiento secundario), 2107 (rodeada por pasto) 10 ha = 1202, 2206 (pasto), 1207 (crecimiento secundario) BC = 2303, y 1208 (establecido en 1982, pero aún permanece como bosque continuo, y un bosque cercano a las reservas 1104 y 1202 (Fig. 2)	

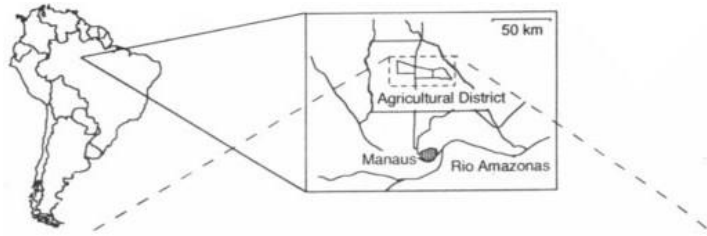


Figura 2. Localización y distribución de los fragmentos de bosques del proyecto BDFF, a 80 Km. al norte de Manaus en el Amazonas Central Brasil. Los fragmentos de bosques (enumerados) están localizados en áreas extensas deforestadas (áreas amarillas) que son utilizadas para ganadería, algunas de estas áreas tienen crecimiento secundario. Los códigos marcados dentro de áreas de bosque continuo (verde claro) son reservas que se establecieron en 1982, pero que nunca fueron deforestadas. Las áreas cuadriculadas (1401 y 3402) la primera con perturbación en 1978, pero ambas permanecen como bosque continuo (<http://pdbff.inpa.gov.br>).

