

## 2.5 LA ECOLOGÍA VEGETAL DEL DOSEL TROPICAL: FACTORES AMBIENTALES, ORGANISMOS Y PROCESOS

Ricardo Frías

### 2.5.1 INTRODUCCIÓN

El dosel se define como el estrato superior de un bosque o ecosistema con plantas leñosas, que consta de hojas, ramas de árboles y arbustos o ambos. Hasta hace muy pocos años, el conocimiento sobre el dosel se limitaba a observaciones realizadas desde el nivel del suelo. En estas observaciones, las herramientas acostumbradas eran binoculares o sierras que hacían caer el dosel al suelo. Es de esa forma como se comienza a conocer la complejidad biológica que este estrato ofrecía para futuras investigaciones.

No deja de ser interesante que, desde el punto de vista histórico, muchas de las ideas en ecología de bosques fueran generadas en sitios templados, mientras que la gran mayoría de los trabajos sobre el dosel han sido llevados a cabo en selvas tropicales. Probablemente parte de la razón que ha promovido esta tendencia sea la fragilidad y riesgo de conservación en el que actualmente se encuentran este tipo de sistemas biológicos. Además, las selvas tropicales son probablemente los sistemas biológicos más complejos desde el punto de vista ecológico y estructural. Son los ambientes terrestres con mayor productividad primaria lo que permite dar soporte a la mayor diversidad biológica del planeta.

Las estimaciones sobre el número de especies que pueden vivir en las selvas tropicales son muy variables, aunque todas excepcionalmente altas. En general se acepta que en el mundo se han descrito aproximadamente 1.8 millones de especies de organismos, de los cuales más de la mitad han sido encontrados en los trópicos (Stork 1988). A

manera de ejemplo que resalta esta importancia, se estima que más de 90% de las especies de artrópodos aún por describir se encuentran en las selvas tropicales (Erwin 1982). Este mismo autor calcula que 95% de las especies del planeta son artrópodos (principalmente insectos, arañas y ácaros) que habitan en la copa de los árboles de las selvas tropicales. Por otro lado, Gentry y Dodson (1987) encontraron en una selva húmeda que 63% de los individuos y 35% de las especies de plantas eran epífitas que solo podían ser encontradas en el dosel.

De todos los ambientes que componen las selvas tropicales, el dosel es con seguridad el menos explorado, y puede poseer los niveles más elevados de diversidad biológica en estos bosques. Una explicación de esta carencia de información puede ser la obvia dificultad para acceder a este ambiente. Algunas selvas tropicales poseen árboles que pueden llegar a alcanzar los 50 m de altura. Las copas de estos se sobreponen repetidamente y se encuentran conectadas por lianas y bejucos. Un solo individuo de *Entada monostachya*, un bejuco frecuente en las selvas, conectaba 64 copas de árboles en Barro Colorado, Panamá (Putz 1988), demostrando el nivel de complejidad que el dosel puede llegar a alcanzar en los sistemas tropicales.

El interés por la exploración de este ambiente ha motivado la colaboración entre profesionales de distintas disciplinas técnicas y diseñadores de equipo para facilitar a los investigadores interesados el acceso, al menos en parte, a las ramas altas de los árboles. Fruto de estas colaboraciones son una amplia gama de opciones metodológicas para

el ingreso al dosel, que van del uso de cuerdas sencillas de escalada para subir con muy limitado rango de acción, hasta el acondicionamiento de grúas de construcción muy costosas que permiten al investigador posicionarse en prácticamente cualquier parte de la copa del árbol o, más recientemente, por el análisis indirecto de este estrato, por medio de imágenes satelitales o por la tecnología LIDAR (Light Detection and Ranging o Laser Imaging Detection and Ranging).

Actualmente existen en el mundo aproximadamente 60 sitios en los cuales se realiza investigación en el dosel. Estos sitios están localizados en sistemas tropicales, templados, secos y alpinos de 22 países (Lowman y Wittman 1996). Las herramientas confeccionadas, muchas de ellas ingeniosas y sofisticadas, han surgido de la inquietud por explorar lo que para algunos científicos es la última frontera de la biología (Erwin 1983).

La evidente complejidad del dosel hace necesario pensar en algún tipo de clasificación de los estudios a realizar en este ambiente. Una primera propuesta (Lowman y Moffett 1993), es considerar tres categorías generales de investigación en el dosel basadas en los requerimientos logísticos y de diseño experimental diferentes para cada categoría:

- Estudios de organismos sésiles (plantas, lianas, epífitas y hemiepífitas)
- Estudios de organismos móviles (animales en general)
- Estudios de procesos en el dosel (fotosíntesis, herbivoría y ciclos de nutrientes, por ejemplo).

Es evidente que este tipo de caracterización es producto de la experiencia práctica; el estudio de los procesos ecológicos es el componente más complejo de los estudios en el dosel y que puede incluir en sus procedimientos a los dos agrupamientos previos. Posteriormente, uno de estos dos autores (Lowman) complementa la aproximación al estudio de los procesos en el dosel incorporando la interfase atmósfera-dosel como una de las líneas de estudio que en algún tiempo valdría la pena explorar (Lowman y Wittman 1996). La investigación a este nivel ha avanzado de forma importante en virtud

de los adelantos tecnológicos que permiten evaluar, cuantificar y comparar diferentes aspectos de esta interfase (González *et al.* 2010). De igual forma, las metodologías de muestreo en el dosel se han ido modificando pasando de simples colectas limitadas por la accesibilidad al estrato, a protocolos de muestreo rigurosos y sistemáticos. Diversos grupos de investigación e instituciones se han sumado a la exploración del dosel arbóreo en tiempos recientes. Esta área de estudio, cuyas líneas son cada vez más diversas y formales, ha permitido que sea considerado como un campo emergente del trabajo científico (Nadkarni *et al.* 2011).

Es así como se ha fortalecido el estudio del dosel como un área de la ecología que poco a poco va atrayendo mas adeptos (consultar por ejemplo la página de International Canopy Network <[www.evergreen.edu/lican](http://www.evergreen.edu/lican)>).

De los 22 países que poseen sitios para el estudio del dosel, es Estados Unidos el de mayor número (19), seguido de Australia con seis, Japón con cuatro y Panamá, Costa Rica y Malasia con tres cada uno. Aunque México tiene una importante tradición en el estudio de las selvas húmedas, no

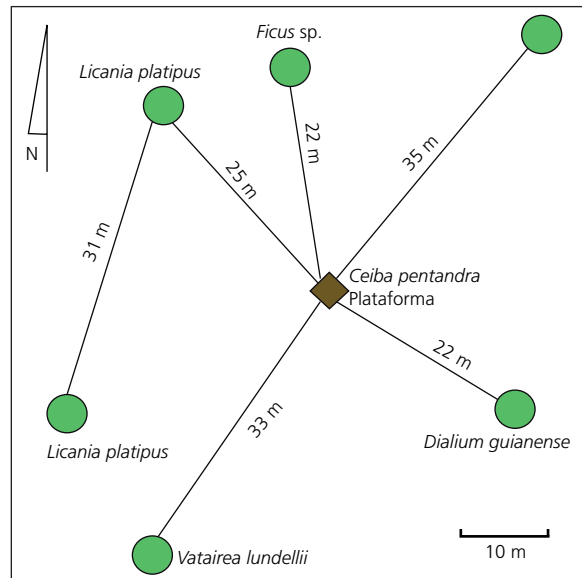


Figura 2.5.1 Esquema de la plataforma de la Estación Chajul.

ha contado con instalaciones para la exploración de su dosel y las interacciones que en éste se llevan a cabo. Ante esta carencia, y considerando el estudio del dosel como un área prometedora dentro de la investigación de los sistemas naturales mexicanos, durante el último trimestre de 1998 se inició la construcción de un sistema de exploración y estudios en el dosel que se integrara como parte de la infraestructura para investigación de la Estación Chajul en la Selva Lacandona. Dicho sistema de estudio fue, hasta donde conocemos, el primero que se estableció en el país. La construcción de este sistema quedó concluida en el primer trimestre de 1999.

El sistema se construyó en la selva que rodea la Estación Chajul, aproximadamente a 500 m de ésta, siguiendo la vereda que lleva a las ruinas de El Zapote. La vegetación que se encuentra en esta zona posee una marcada estructura arbórea de sel-

va madura, compuesta por árboles de hasta 50 m de altura (capítulo 2.3). El sistema permitió el acceso a un total de 285 individuos de más de 10 cm de diámetro a la altura del pecho (d.a.p.) y de árboles trepadores o bejucos (252 árboles y 33 bejucos leñosos).

El sistema constó de una plataforma de observación de 16 m<sup>2</sup> ubicada a 30 metros sobre el nivel del piso de la selva, a la que se sube mediante un sistema de cuerdas de ascenso. De la plataforma parten seis corredores aéreos con una longitud total de 168 m, con una altura que va de 20 a 35 metros sobre el suelo de la selva, para el desplazamiento de los investigadores mediante el uso de un sistema especial de poleas. Las direcciones en las que parten los diferentes corredores aéreos dependieron estrictamente de la ubicación de árboles que pudieran ser utilizados como soporte para los sistemas (Fig. 2.5.1). Cada sistema consta de



Muestreos en el dosel de la selva.

dos cuerdas estáticas de escalada de alta resistencia y duración. El sistema de poleas corre sobre una de ellas que se encuentra tensa, utilizando la otra, más holgada, como sistema de seguridad. El observador va unido al sistema de poleas mediante un arnés que permite completa libertad de manos y movimientos de ascenso y descenso a cualquier parte del dosel por debajo y en las inmediaciones de los corredores. A estos últimos se accede desde la plataforma.

La plataforma es una construcción de madera de 4 × 4 m, diseñada especialmente para el sitio. Como árbol base se tomó una ceiba emergente de 45 metros de altura y con un diámetro por encima de los contrafuertes de 2.5 m. La plataforma se construyó usando diferentes tipos de madera de acuerdo con sus características y tomando en cuenta el tipo de estructura en la que iba a ser usada. La estructura de soporte fija al árbol se construyó de guapaque (*Dialium guianense*). Las partes de soporte fijas a la estructura se hicieron de guayacán (*Tabebuia guayacan*), y la duela de maderas tropicales comunes. Esta duela se tiene que cambiar con regularidad.

En la construcción del sistema participaron personal de la Estación Chajul y los responsables del proyecto. Se contó con la asesoría y seguimiento de personal técnico experto en construcción de estructuras de madera del Instituto de Ecología, A.C. y del equipo de montañismo y espeleología de la UNAM. El apoyo por parte del personal de la Estación fue muy importante sobre todo en las labores de transportación y ascenso de los materiales a las partes del dosel donde se llevó a cabo la construcción.

El objetivo del sistema para estudios en el dosel ubicado en la Estación Chajul fue el de permitir el acceso a esta parte de la selva a los investigadores interesados en su estudio. El proyecto fue financiado con el patrocinio de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio), mediante el apoyo al proyecto R078 "Interacciones en el dosel de la selva húmeda tropical e implementación de un sistema de estudio en este ambiente" otorgado a Rogelio Macías y Ricardo

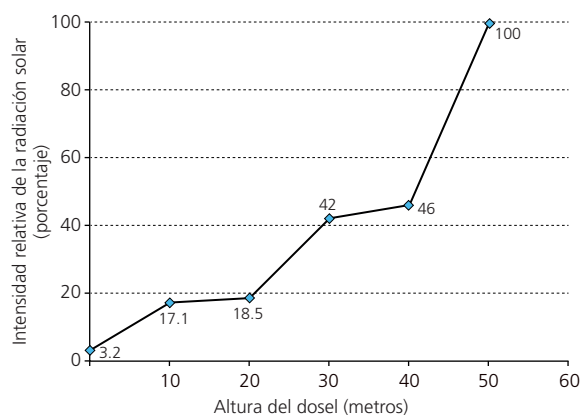
Frías, así como con el presupuesto operativo de la Estación Chajul.

## 2.5.2 GRUPOS DE ORGANISMOS Y PROCESOS

La copa de los árboles impone restricciones para su colonización por otro tipo de organismos. Entre estas restricciones se encuentran cambios en las concentraciones de temperatura, humedad y CO<sub>2</sub> en el dosel de la selva con respecto al suelo del bosque.

Las condiciones lumínicas que se establecen a través de la cubierta vegetal de una selva tropical limita el crecimiento a aquellas plantas que viven en los estratos más bajos (Fig. 2.5.2). En una selva tropical con árboles de 50 metros de altura solo 3.2% de la radiación lumínica proveniente del sol llega al suelo, y 60% es absorbida en los primeros 5 metros de la capa superior del dosel (Richards 1996). La necesidad de alcanzar estratos más altos donde sea más accesible la luz puede ser una ventaja para aquellas plantas que adopten la forma de vida epífita.

De los organismos sésiles que componen el dosel, los árboles representan el principal grupo y forman el mayor sustrato para el establecimiento de otros organismos tanto sésiles como móviles. Uno



**Figura 2.5.2** Perfil vertical de la radiación solar (como porcentaje del que incide directamente sobre el dosel) de un sitio de selva tropical en Malasia.

FUENTE: Modificado de Richards 1996.

de los primeros temas de estudio abordados en relación con los árboles como componentes del dosel fue su forma de crecimiento (Halle 1995). La arquitectura de los árboles en las selvas tropicales es muy compleja. Esta arquitectura tiene tal importancia que, además de definir la topografía superior del dosel, puede llegar a afectar la llegada de insectos que se mueven usando las corrientes de aire. La presencia de estos insectos regula las poblaciones de reptiles que los usan como alimento y que habitan en los árboles (Dial y Roughgarden 1995). Estudios realizados en el dosel de la Estación Chajul muestran que los depredadores (aves y reptiles principalmente), son más exitosos atrapando larvas de orugas —sus principales presas— en la copa de los árboles que el mismo gremio de depredadores en el sotobosque.

La arquitectura favorece condiciones microclimáticas contrastantes con otra parte más baja de la selva. Además de la luz, otro factor importante es la humedad. El estrés hídrico impone serias restricciones a la sobrevivencia y crecimiento en general de las plantas. Las condiciones de humedad presentes en el dosel cambian con respecto a la altura y la hora del día (que se relaciona directamente con la temperatura). En general, la humedad al nivel del suelo puede ser cercana a la saturación (por encima de 95%), mientras que en el dosel puede ser de 50 a 40% (Parker 1995). Además de la humedad ambiental, las raíces de las epífitas no tienen acceso directo a agua, presentándose condiciones similares de sequía a las que se encuentran en ambientes xéricos como los desiertos. No es de extrañar entonces, que muchas de las epífitas que se observan en las selvas tropicales tengan estrechas relaciones filogenéticas con representantes en sistemas secos como algunos desiertos. Estas semejanzas se identifican claramente tanto en morfología como en fisiología. Otro recurso importante para el exitoso desempeño vegetal es el  $\text{CO}_2$ . Es de interés observar que en bosques tropicales la concentración de  $\text{CO}_2$  a nivel del suelo es de 1 000 ppm como producto de la respiración de los organismos que ahí habitan. Un metro por encima del suelo, la

concentración de este recurso cambia a poco más de 500 ppm, valor que prácticamente no cambia a mayores alturas. Las plantas en estratos superiores fotosintetizan a concentraciones de 150 a 200 ppm de  $\text{CO}_2$  (Medina *et al.* 1986), motivo por el cual probablemente no existe limitación en las tasas fotosintéticas como consecuencia de una disminución en las concentraciones de este recurso a causa de la altura.

La combinación de estos tres factores restringe el hábito epífita, y en particular en las selvas tropicales. La colonización de este tipo de ambientes por plantas diferentes a los árboles que componen el dosel, representa un paso evolutivo espectacular que involucra adaptaciones fisiológicas y morfológicas por parte de las plantas colonizadoras, además de la diversidad de interacciones biológicas que conlleva la aparición de esta forma de vida. Una de las adaptaciones fisiológicas más importantes es la implementación de fotosíntesis CAM en una considerable mayoría de epífitas entre las que destacan bromelias, cactáceas y orquídeas. Este tipo de fotosíntesis es típica de plantas desérticas.

A la fecha han sido descritas más de 23 000 especies de epífitas que constituyen aproximadamente 10% de las especies de plantas vasculares conocidas. Estas especies representan 876 géneros y 84 familias (Benzing 1990), información que nos permite suponer que el epifitismo ha sido una forma de vida que ha surgido en repetidas ocasiones en el reino vegetal. La biomasa generada por estas especies en sitios como las selvas tropicales puede llegar a ser de 50% del material foliar arbóreo, pudiendo ser mayor en algunos bosques de niebla en los trópicos, sitios de donde probablemente divergieron estas formas de vida (Lüttge 1989). Sin ser necesariamente parásitas, en algunos casos la colonización es muy intensa. Cuando esto ocurre, las epífitas pueden afectar negativamente a sus hospederos, compitiendo por luz o imponiendo agobio físico y mecánico. En algunos casos, el incremento de peso soportado por los hospederos puede aumentar sustancialmente debido al agua que se acumula en estructuras como las brácteas

de las bromelias. Estas cisternas en el dosel de las selvas constituyen un ambiente único y complejo para el establecimiento de una serie de interacciones de organismos que habitan por encima del suelo del bosque.

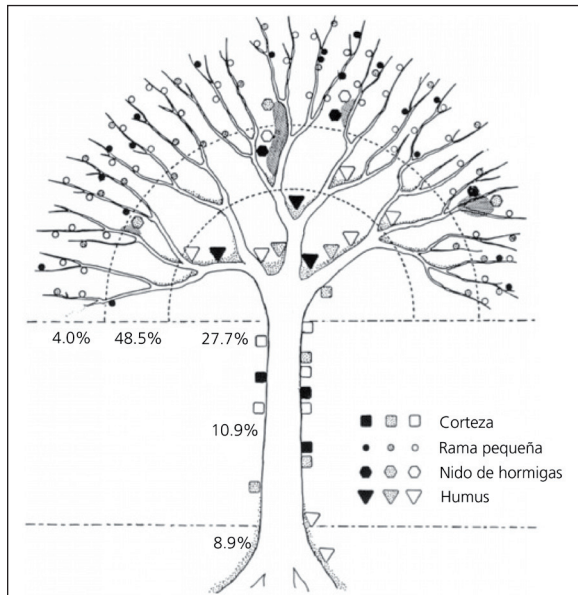
Desde este punto de vista, el epifitismo ha sido definido como un parasitismo por espacio (Lüttge 1989). La distribución espacial de epifitas también denota una clara especialización a diferentes condiciones existentes (Fig. 2.5.3). La presencia de estas plantas genera condiciones que alteran directamente los valores de diversidad en el dosel de un bosque. Resulta interesante analizar, al nivel de los diferentes grupos de organismos, la incidencia de interacciones que se generan entre estas plantas y sus visitantes. A pesar de la dificultad de monitorear la actividad de muchos vertebrados y su relación con las epifitas, existe al menos un trabajo que analiza en detalle el uso y explotación de epifitas por aves. Nadkarni y Matelson (1989) observaron paseriformes y colibríes que forrajearon sobre epí-

fitas en una selva tropical en Costa Rica. En este estudio quedó de manifiesto el valor que las epifitas tienen como alimento; 33 de las 56 especies de aves observadas forrajearon sobre epifitas, ocho de las cuales invirtieron más de 40% del tiempo de forrajeo en este tipo de plantas.

Un reflejo de que los procesos biológicos son determinantes de la complejidad ecológica del dosel al estar favoreciendo la diferenciación de interacciones y de especies en el dosel, es la estratificación de polinizadores. En Finca la Selva, Costa Rica, Donald Perry (1985) encontró una clara estratificación vertical en cuatro especies de abejas. *Euglossa hemichlora* y *Eulaema polychroma* fueron dos especies asociadas a estratos bajos del dosel y del sotobosque; *Centris fusciventris* sólo se encontró en las partes más altas del dosel, mientras que *Epicharis albofasciata* estuvo presente en las capas intermedias del dosel. Este tipo de distribución, sugiere el autor, incrementa la diversidad de las especies que habitan en las copas de los árboles al evitar el intercambio polínico, aislando así el acervo genético de los grupos y forzando el desarrollo de nuevas especies, lo que recuerda el efecto de las barreras geográficas. Los síndromes de polinización de árboles componentes del dosel y de bromelias epifitas involucran mamíferos, aves e insectos, interacciones que aumentan el grado de interés en la biología reproductiva de estas plantas.

Además de la polinización, existen otros procesos que definen la complejidad que presenta el dosel de las selvas tropicales. Uno de estos procesos que ha sido estudiado intensamente en diferentes tipos de ambientes y con distintos modelos biológicos es la herbivoría: el daño foliar infligido a una planta por insectos, mamíferos y patógenos (Coley y Barone 1996). Los resultados obtenidos en estas investigaciones han permitido la formulación de diversas teorías y modelos ecológicos (Crawley 1983; Coley y Barone 1996).

La herbivoría es particularmente importante en los trópicos ya que son los mayores reservorios de biota del planeta y contienen la mayor diversidad



**Figura 2.5.3** Especialización en el uso del recurso lumínico por parte de una familia de epifitas (Bromeliaceae) en un bosque tropical. Otra característica es la formación de microambientes producto de la captación de humus.

FUENTE: Benzing 1995.

de plantas e insectos que son los principales protagonistas de este tipo de interacción. En la isla de Barro Colorado en Panamá, se estimó que 72% del consumo foliar anual es realizado por insectos, a pesar de que la biomasa de herbívoros vertebrados es del doble de los insectos que consumen follaje. Al parecer, una limitante que hace poco frecuente el consumo de material vegetal por parte de los vertebrados es el acceso al dosel (Bodmer 1989), que es el estrato con mayor abundancia de alimento en una selva tropical. Este hecho contrasta con ambientes como las sabanas en las que los vertebrados se alimentan sin esta restricción. En estos sitios, la biomasa de vertebrados herbívoros por unidad de área es aproximadamente 20 veces mayor que en las selvas tropicales (Karanth y Sunquist 1992). No obstante, se ha observado que los vertebrados arborícolas pueden llegar a ser importantes depredadores de semillas, impacto que puede llegar a tener un efecto decisivo en la reproducción de algunas especies de plantas (Gathua 2000) así como en la estructura del bosque. Otro aspecto que resalta la importancia de los insectos es el cálculo de que 95% de éstos se alimentan de una sola especie de planta (Leight 1997). Este hecho habla de procesos de especialización muy complejos entre los herbívoros y sus hospederos que podrían estar ocurriendo en la copa de los árboles.

Salvo algunas excepciones (Paige y Whitham 1987; Cargill y Jefferies 1984; Whitham *et al.* 1991), se considera que la herbivoría tiene un impacto negativo sobre las plantas. Cuando esta interacción ocurre representa una pérdida de material vegetal o una disminución en la eficiencia con la que el tejido atacado contribuye fotosintéticamente. Este proceso se ha documentado ampliamente en plántulas o brinzales de árboles componentes del dosel (Coley y Barone 1996) pero su importancia en el estrato arbóreo ha sido poco investigado. No obstante, los pocos estudios en este nivel de la selva han detectado que parece existir una tendencia a que los niveles de herbivoría en el dosel de varias selvas tropicales sean menores que en el

sotobosque (Lowman 1985; Barone 1994; Gilbert 1995; Wright y Samaniego 1994). Puede ser relevante estudiar este fenómeno, ya que la mayor cantidad de follaje en un bosque se encuentra en el dosel, y un porcentaje importante de los herbívoros (principalmente insectos) habitan en las copas de los árboles (Erwin 1995). Explorar las posibles causas de este patrón puede representar una primera aproximación al estudio de las interacciones en este estrato. En principio se puede pensar en al menos tres posibles explicaciones de este patrón: 1) existen diferencias o cambios en la defensa de las plantas, o en el valor nutricional de las mismas para los herbívoros, de manera que el follaje del dosel es más resistente o de menor calidad que el del sotobosque; 2) los niveles de daño son menores en el dosel, dado que las condiciones microclimáticas presentes en el mismo son menos apropiadas y afectan más a los herbívoros que en el sotobosque; 3) los enemigos naturales de los herbívoros (depredadores y parasitoides), tienen una mayor actividad e impacto en el dosel. Estas hipó-



Figura 2.5.4 Daño por herbívoros acumulado en hojas de dos especies al inicio de la medición y 30 días después.

tesis han sido puestas a prueba en el sistema de estudios en el dosel de la Estación Chajul.

Para esto, medimos el daño por herbívoros en hojas de varios individuos de seis especies vegetales (*Ampelocera hottlei*, *Brosimum alicastrum*, *Dialium guianense*, *Guarea excelsa*, *Licania platypus* y *Pseudolmedia oxyphyllaria*). Se marcaron hojas desde su aparición en la yema apical (punta de rama) al azar, cuando se encontraban sin daño alguno. Se tomaron imágenes digitales de estas hojas a intervalos de tiempo regulares. Se hicieron posteriormente las comparaciones del daño acumulado en hojas tanto del dosel como del sotobosque (Fig. 2.5.4) Las imágenes de las hojas a lo largo del tiempo fueron analizadas con un programa de computadora que medía los niveles de herbivoría en cada ocasión. Así, pudimos saber cómo se acumuló el daño a lo largo del desarrollo de las hojas en cada uno de los estratos. Los resultados encontrados mostraron varias cosas:

- El porcentaje mayor de daño en ambos ambientes se presenta aproximadamente durante los primeros tres meses de vida de las hojas.
- Los principales herbívoros que causan el daño tanto en el dosel como en el sotobosque son insectos.
- Los mayores niveles de daño que se detectaron en las seis especies fueron en las hojas de los individuos del sotobosque.

Estos resultados son consistentes con la información existente para otros sitios. Esto es, que los niveles de herbivoría en una selva tropical, en este

caso, la Selva Lacandona, son mayores en el sotobosque que en el dosel de la misma.

La búsqueda de las causas de esta tendencia son, desde el punto de vista ecológico y evolutivo, un fascinante desafío.

El patrón de daño descrito para las selvas tropicales no parece ser el mismo en bosques templados. En estos últimos se presentan diferencias en la calidad nutricional de las hojas de los diferentes estratos además de poseer densidades similares de herbívoros (Le Corff y Marquis 1999). Este tipo de datos contrastan significativamente con lo encontrado en las selvas tropicales. Los niveles de herbivoría en las selvas son considerablemente mayores que en otros bosques (Landsberg y Ohmart 1989). Analizando los datos de varios trabajos en los dos principales biomas tropicales (bosque tropical húmedo y bosque templado), Coley y Barone (1996) encontraron que las tasas de herbivoría en las selvas húmedas son mayores que en las selvas secas, que a su vez son mayores que en los bosques templados (cuadro 2.5.1). Además, los mayores niveles de daño en hojas ocurren cuando éstas se encuentran en expansión (*i.e.*, hojas jóvenes), en contraste con lo que ocurre con las hojas de los bosques templados (cuadro 2.5.1).

Medir la cantidad de daño por herbívoros en la Lacandona ha permitido profundizar en el conocimiento que teníamos sobre los niveles de defoliación reales a los que puede estar sometida una selva tropical.

**Cuadro 2.5.1** Comparación de tasas de herbivoría en bosques templados y tropicales

	Prop. anual		Hojas maduras		Hojas jóvenes		Jóvenes/total	
	%	N	%/d	n	%/d	n	%	n
Templados	7.1	13					27	
Selva tropical húmeda								
Tolerantes	11.1	21	0.03	10	0.71	10	68.3	31
Heliófitas	48.0	4	0.18	37	0.65	37	47.3	30
Selvas tropicales secas	14.2	4	0.07	78	0.15	61	28.7	62

NOTA: **Prop. anual** es el porcentaje promedio por año, y **N** indica el número de estudios (cada estudio incluye muchas especies). Las tasas de herbivoría diarias se presentan para hojas jóvenes y maduras (**%/d**). **Jóvenes/total** indica el porcentaje del tiempo de vida en el cual ocurrió el daño mientras las hojas se encontraban expandiéndose; **n** indica el número de especies. Los datos de **Jóvenes/total** para la zona templada es el promedio para un bosque entero (modificado de Coley y Barone 1996).



### 2.5.3 LA INCESANTE CARRERA ENTRE PLANTAS Y HERBÍVOROS

Se ha propuesto que las modificaciones fenológicas son una forma de escapar temporalmente de los herbívoros (Aide y Londoño 1989; Aide 1992; Aide 1993; van Schaik, Terborgh y Wright 1993), así como el retraso en el reverdecimiento que hace menos atractiva a la hoja nueva mientras alcanza una mayor dureza (Kursar y Coley 1992), entre muchos otros tipos de defensa. La interpretación evolutiva de los efectos en los diferentes gremios de herbívoros sobre los que actúan estas defensas han sido ampliamente descritas (Olf *et al.* 1999). A su vez, los herbívoros han desarrollado estrategias adaptativas que les permiten acceder a los recursos vegetales defendidos. El enrollamiento de las hojas disminuye la incidencia de luz, lo que a su vez provoca una significativa disminución en la alocaión de defensas químicas y el endurecimiento de las hojas (Sagers 1992). Por otra parte la producción de oxidasas de función múltiple (Brattsten 1979) en el tracto digestivo de algunos vertebrados actúa sobre diferentes metabolitos secundarios tóxicos. Estos son sólo un par de ejemplos de mecanismos que les permiten a los herbívoros aventajar a las defensas vegetales.

#### *La calidad del follaje*

Las diferencias en niveles de daño encontradas entre dosel y sotobosque podrían tener sustento en mecanismos defensivos diferenciales entre plantas de estos dos ambientes. La defensa química por metabolitos secundarios podría ser la fuerza de selección principal que explicara estas diferencias, así como la evolución de las características alimentarias de los herbívoros (Schultz 1988; Jaenike 1990). Si esto fuera cierto, lo que se esperaría encontrar entre plantas de estos dos ambientes serían claras diferencias en los componentes químicos defensivos o algunas características asociadas a la calidad nutricional de la hoja. Se ha

reportado que las hojas expuestas al sol (como las presentes en el dosel) son más pequeñas, más duras y contienen una mayor concentración de fenoles que las hojas sombreadas, comunes en el sotobosque (Lowman 1985).

En este sentido, se han detectado algunas características en las hojas que están asociadas al tipo de ambiente en el que están creciendo (como dureza, contenido de fenoles, concentración proteica y de fibras). Estas diferencias explican hasta 70% de la variación en los niveles de herbivoría en diferentes especies de una selva en Panamá (Coley 1983). Otro estudio demostró que las hojas sombreadas de cinco especies de una selva tropical en Australia mostraron significativamente más daño que aquellas que se encontraban expuestas al sol en el dosel (Lowman 1992). Este tipo de efecto podría ser explicado desde la perspectiva de que las hojas expuestas al sol podrían disponer de mayor cantidad de recursos para la generación de defensas, en comparación con las hojas sombreadas (Coley *et al.* 1985).

En el caso de la Selva Lacandona, estudios de palatabilidad llevados a cabo de manera controlada entre hojas de varias especies que crecen en el sotobosque y en el dosel, han mostrado claras diferencias en la aceptación de herbívoros generalistas. En este caso se utilizaron orugas del género *Spodoptera*. A estos organismos les ofrecimos fragmentos de un tamaño igual de hojas de cada una de las seis especies usadas para evaluar la herbivoría en el campo. La oruga de *Spodoptera* tenía acceso libre a cada fragmento de tal manera que pudiera aceptar o rechazar, después de probarlos, los fragmentos de hojas de dosel o sotobosque. Los resultados mostraron que las hojas que crecen en el sotobosque son más aceptadas y consumidas que las hojas de la misma especie que se encuentran en el dosel. Esto es consistente con los datos encontrados en otras selvas y acorde con las ideas arriba descritas. La razón por la cual se presentan estas diferencias en aceptación y consumo pueden estar relacionadas con la calidad del follaje o por las diferencias en el nivel de defensa.

*Los herbívoros se pueden ver afectados  
por el ambiente físico*

Por otra parte, las características ambientales contrastantes entre los ambientes del dosel y el sotobosque podrían tener alguna influencia en los niveles de daño. Algunos trabajos desarrollados en sistemas tropicales han arrojado información relevante sobre la importancia de los insectos como los principales herbívoros en estos ecosistemas. De la Cruz y Dirzo (1997) analizaron los niveles y tipos de daño en 52 especies de la selva de Los Tuxtlas, encontrando que los insectos son los consumidores de aproximadamente 10% del follaje estudiado. Otros estudios han puesto de manifiesto que en las selvas tropicales los insectos son quizá los principales herbívoros (Coley y Barone 1996), y probablemente en algunos otros tipos de bosques (Landsberg y Ohmart 1989; Le Corff y Marquis 1999). Existen pruebas de que los cambios climáticos provocados por perturbaciones físicas afectan significativamente al gremio de insectos herbívoros en elementos de su sobrevivencia y/o preferencia de ciertos ambientes (Schowalter 1994). Estos cambios en las características ambientales y de ataque por herbívoros pueden estar determinados por un efecto en la distribución natural de la especie hospedera. Una misma especie vegetal distribuida a lo largo de un gradiente altitudinal (con temperaturas más frías en las partes más altas y más calidas en los sitios más bajos), mostró diferentes patrones de daño, siendo mayores en ambientes que garantizaran una mayor probabilidad de sobrevivencia para el herbívoro (Lowman 1992). De manera similar sabemos que las condiciones microclimáticas en una selva tropical cambian rápidamente en relación con la distancia de la copa de los árboles. La radiación lumínica disminuye, la temperatura no presenta cambios drásticos y la humedad es mayor conforme se está más cerca del suelo (Richards 1996). Dichas condiciones afectan a los insectos herbívoros (como la deshidratación) que viven en los estratos más altos. Este tipo de evidencia podría sugerir la estratificación de la comunidad de herbí-

voros respecto a la altura del bosque. De ser consistente este patrón, debería existir potencialmente un tipo de fauna herbívora diferente para cada estrato y pocas especies que se alimentan en el dosel, se alimentarían de las plántulas y juveniles que crecen en el sotobosque (Basset *et al.* 1999). Este podría ser un tema de enorme interés en el área de la ecología y la evolución de las interacciones de plantas y sus herbívoros.

Una condición que puede imitar los cambios que se pueden presentar en el dosel es la fragmentación. La pérdida de cobertura vegetal y de continuidad del bosque cambia drásticamente las condiciones microambientales en el fragmento. Estas diferencias se acentúan más a medida que el fragmento es menor. La entrada de luz lateral, así como el cambio en las corrientes de aire propiciadas por un borde vertical pronunciado, alteran las condiciones de temperatura y humedad del fragmento. Así, las condiciones que se establecen se vuelven similares a las presentes en el dosel de una selva continua. Se ha observado que estas condiciones tienen un efecto sobre la disminución de la riqueza de especies de herbívoros chupadores y sobre la abundancia de parasitoides, aunque los depredadores y los herbívoros mordedores no se vieron afectados. De igual forma, los escarabajos coprófagos del dosel fueron más frecuentes en fragmentos modificados para uso agrícola que en selva primaria en la Selva Lacandona. En diferentes años, realizamos trampes de escarabajos coprófagos con la finalidad de detectar diferencias en la diversidad de especies de estos organismos entre fragmentos y selva continua. Estos organismos son excelentes indicadores del grado de perturbación. Aunque estos insectos no son herbívoros, pueden recurrir a rangos de plasticidad a lo largo de los cuales pueden sobrevivir. Por otra parte, diversos estudios evidencian que las condiciones ambientales pueden afectar de manera indirecta a los artrópodos del dosel al incidir sobre otros organismos (por ejemplo epífitas) importantes en alguna etapa de su desarrollo.

La evidencia encontrada apunta en la dirección de que las condiciones ambientales contrastantes

entre dosel y sotobosque pueden moldear el grado en el que interactúan plantas y animales. Por ello, resulta importante la realización de estudios que profundicen en estos temas.

#### 2.5.4 LAS INTERACCIONES DE TERCER NIVEL: LOS DEPRADADORES, SUS PRESAS Y EL IMPACTO SOBRE LAS PLANTAS

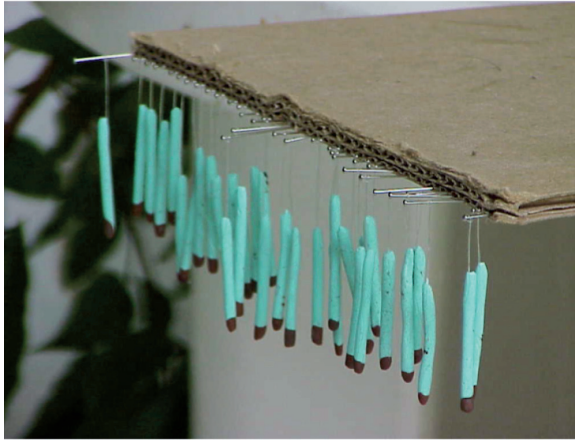
Los enemigos naturales de los herbívoros han sido considerados por algunos como la mayor fuerza selectiva para los herbívoros (Bernays y Graham 1988). Esta afirmación contrasta claramente con la idea previa de que la química vegetal como sistema de defensa podía ser el mecanismo que de forma más importante mediaba la interacción entre las plantas y sus consumidores. Desde esta nueva óp-

tica, se afirma, la defensa química sólo puede moldear algunos aspectos del comportamiento de los herbívoros. Este tipo de afirmaciones han provocado polémicas y serias respuestas por parte de algunos científicos (Special Feature-Insect Host Range en *Ecology* 69(4)1988).

Los enemigos naturales (agrupados principalmente en depredadores y los parasitoides) podrían estar limitando las posibilidades de sobrevivencia de los herbívoros que se alimentan sobre el dosel de la selva. El desafío que impone esta idea es probar que existen una mayor cantidad de interacciones antagónicas en esta dirección en el dosel con respecto al sotobosque. Existen muy pocos trabajos que han abordado este problema, y no responden cuál podría ser el impacto real de estas interacciones sobre los niveles de herbivoría presentes. Uno de los pocos trabajos experimentales que han



Mono araña. JME



**Figura 2.5.5** Modelos de herbívoros sintéticos y daño presentado por la exposición a depredadores en dosel y sotobosque.

buscado evaluar el papel de los enemigos naturales en el control de los herbívoros y a su vez el efecto sobre los niveles de daño en plantas en el dosel es el realizado por Dial y Roughgarden (1995). Estos investigadores excluyeron los reptiles insectívoros del dosel (lagartijas) en una selva de Puerto Rico, encontrando que esta eliminación provocó un aumento significativo en la abundancia de artrópodos de  $>2$  mm de largo, así como un aumento en los niveles de daño sobre las hojas jóvenes. Estos resultados muestran un efecto directo de los insectívoros sobre las plantas hospederas. Este tipo de interpretaciones resaltan la importancia de las interacciones de tres niveles en sistemas naturales. Estudios posteriores han demostrado el relevante papel que las lagartijas tienen en la disminución de los niveles de herbivoría en una especie de planta en sistemas insulares (Spiller y Schoener 1997). Otros estudios han demostrado la eficiencia de las aves en la disminución de la abundancia de insectos herbívoros y en particular sobre la ecología de insectos agalleros. En la Selva Lacandona hemos detectado desde el sistema para estudios en el dosel que las aves son más activas y frecuentes de observar alimentándose en la copa de los árboles que en plantas del sotobosque. Además, se ha reportado que algunos recursos presentes en el dosel (particularmente plantas epífitas) representan una fuente importante de alimento y materiales de construcción para las aves. Otros trabajos resaltan la importancia de las aves como depredadores de insectos herbívoros. Por su parte, los insectos herbívoros contribuyen significativamente a la sobrevivencia y crecimiento de las aves y sus nidadas (Naef-Daenzer y Keller 1999). Este tipo de evidencia sugiere que si existiera una depredación importante sobre los herbívoros del dosel que se reflejara en la disminución de los niveles de daño, posiblemente las aves podrían tener un papel importante en este control.

Como una forma de profundizar en la comprensión de estas interacciones, realizamos experimentos que buscaban evidenciar el grado de actividad sobre los herbívoros en el dosel y el so-

tobosque. Fabricamos modelos de orugas similares a las que comúnmente es posible encontrar en el sitio. Estos modelos fabricados con plastilina fueron colocados y dejados la misma cantidad de tiempo en el dosel y el sotobosque. Posteriormente medimos la cantidad de ataques sufridos en ambos ambientes, los cuales quedan evidenciados claramente como mordidas o picotazos en el modelo de plastilina (Fig. 2.5.5). Las diferencias fueron claras. Los modelos de herbívoros colocados en el dosel sufrieron significativamente mayor cantidad de ataques. Así pues, las interacciones entre depredador y presa podrían tener un impacto diferente en los herbívoros dependiendo del estrato en donde se alimentan.

### 2.5.5 CONCLUSIONES

La complejidad estructural y ecológica del dosel puede estar definida por sus características ambientales, pero sin duda más significativamente por los procesos biológicos que en éste se presentan.

El estudio de las interacciones en el dosel de las selvas se encuentra actualmente en una etapa inicial. Nuevas tecnologías y métodos adaptados de otras disciplinas, hacen posible trabajar en las copas de los árboles con relativa facilidad y seguridad.

La exploración de las fuerzas evolutivas que regulan las interacciones en el estrato más diverso y productivo de la selva podría ser una de las líneas de investigación futuras de mayor demanda. Una de las áreas con potencial de verse beneficiada por este tipo de estudios es la conservación biológica. Sería de particular interés la evaluación de los cambios que se presentan cuando la selva es fragmentada. Por ejemplo, se sabe que las aves pueden extender su territorio verticalmente como una forma de compensar el efecto de fragmentación. Este tipo de modificaciones en la conducta podrían significar cambios en los niveles de depredación y de herbivoría en los fragmentos. Las consecuencias de esto último, y de todos los cambios que vinieran ligados, son aspectos que en la actualidad estamos aún lejos de predecir.

Esta evidencia ha impulsado la exploración del estrato del dosel de la selva como una forma de ampliar el conocimiento sobre los procesos que regulan el funcionamiento y estructura tridimensional de ese ecosistema. Ha sido fundamental para Natura y Ecosistemas Mexicanos facilitar el acceso y exploración de este nivel de la selva. Su mayor conocimiento permitirá profundizar en el conocimiento integral de la Selva Lacandona.

### REFERENCIAS

- Aide, T.M., y E.C. Londoño, 1989. The effects of rapid leaf expansion on the growth and survivorship of a lepidopteran herbivore, *Oikos* 55: 66-70.
- Aide, T.M., 1992. Dry season leaf production: An escape from the herbivory, *Biotropica* 24: 532-537.
- Aide, T.M., 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community, *Ecology* 74: 455-466.
- Barone, J.A., 1994. First International Canopy Conference In Herbivores and Herbivory in the Canopy and Understory on Barro Colorado Island, Panama. En Selby Botanical Garden, Sarasota, Florida (resumen).
- Basset, Y., E. Charles y V. Novotny, 1999. Insect herbivores on parent trees and conspecific seedlings in a Guyana rain forest, *Selbyana* 20(1): 146-158.
- Benzing, D.H., 1990. *Vascular epiphytes*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Benzing, D.H., 1995. The physical mosaic and plant variety in forest canopies, *Selbyana* 16: 159-168.
- Bernays, E.A., y M. Graham, 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods, *Ecology* 69: 886-892.
- Bodmer, R.E., 1989. Ungulate biomass in relation to feeding strategy within Amazonian rain forests, *Oecologia* 81: 547-550.
- Brattsten, L.B., 1979. Biochemical defense mechanisms in herbivore against plant allelochemicals, en G.A. Rosenthal y D.H. Janzen (eds.), *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*, Nueva York, Academic Press.
- Cargill, S.M., y R.L. Jefferies, 1984. The effects of grazing by lesser snow geese on the vegetation of a sub-arctic salt-marsh, *J. Appl. Ecology* 21: 669-686.

- Coley, P.D., 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest, *Ecological Monographs* 53: 209-233.
- Coley, P.D., J.L. Bryant y F.S. Chapin III, 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense, *Science* 230: 895-899.
- Coley, P.D., y J.A. Barone, 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests, *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.
- Crawley, M.J., 1983. *Herbivory: The dynamics of animal-plant interactions*, Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- De la Cruz, M., y R. Dirzo, 1987. A survey of the standing levels of herbivory in seedlings from a Mexican rain forest, *Biotropica* 19 (2): 98-106.
- Dial, R., y J. Roughgarden, 1995. Experimental removal of insectivores from rain forest canopy: Direct and indirect effects, *Ecology* 76 (6): 1821-1834.
- Erwin, T.L., 1982. Tropical forests: Their richness in Coleoptera and other arthropod species, *Coleopterists Bulletin* 36 (1): 74-75.
- Erwin, T.L., 1983. Tropical forest canopies: The last biotic frontier, *Bull. Entomol. Soc. Amer.* 29: 14-19.
- Erwin, T.L., 1995. Measuring arthropod biodiversity in the tropical forest canopy, en M.D. Lowman y N.M. Nadkarni (eds.), *Forest Canopies*, Nueva York, Academic Press.
- Gathua, M., 2000. The effects of primates and squirrels on seed survival of a canopy tree, *Azelia quanzensis*, in Arabuko-Sosok forest, Kenya, *Biotropica* 32(1): 127-132.
- Gentry, A.H., y C.H. Dodson, 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes, *Annals of Missouri Botanical Garden* 74: 205-233.
- Gilbert, G.S., 1995. Rain forest plant diseases: The canopy-understory connection, *Selbyana* 16 (1): 75-77.
- Golden, D.M., y T.O. Crist, 1999. Experimental effects of habitat fragmentation on old-field canopy insects: Community, guild and species responses", *Oecologia* 118: 371-380.
- González, P.G., P. Asner, J.J. Battles, M. Lefsky, K.M. Waring y M. Palace, 2010. Forest carbon densities and uncertainties from Lidar, QuickBird, and field measurements in California, *Rem. Sens. Environ.* 114: 1561-1575.
- Hallé, F., 1995. Canopy architecture in tropical trees: A pictorial approach, en M.D. Lowman y N.M. Nadkarni (eds.), *Forest Canopies*, San Diego, Academic Press, pp. 27-44.
- Holmes, R.T., J.C. Schultz y P. Nothnagle, 1979. Bird predation on forest insects: An enclosure experiment, *Science* 206: 462-463.
- Jaenike, J., 1990. Host specialization in phytophagous insects, *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 243-273.
- Karanth, K.U., y M.E. Sunquist, 1992. Population structure, density and biomass of large herbivore in the tropical forest of Nagarhole, India, *Journal of Tropical Ecology* 8: 21-35.
- Kursar, T.A., y P.D. Coley, 1992. Delayed greening in tropical leaves: An antiherbivore defense?, *Biotropica* 24: 256-262.
- Landsberg, J., y C.P. Ohmart, 1989. Levels of defoliation in forests: Patterns and concepts, *Trends in Ecology and Evolution* 4: 96-100.
- Le Corff, J., y R.J. Marquis, 1999. Differences between understory and canopy in herbivore community composition and leaf quality for two oak species in Missouri, *Ecological Entomology* 24: 46-58.
- Leigh, E.G. Jr., 1997. *Ecology of Tropical Forest: The View From Barro Colorado*, Nueva York, Oxford University Press.
- Lowman, M.D., 1985. Temporal and spatial variability in insects grazing of the canopies of five Australian rain forest tree species, *Australian Journal of Ecology* 10: 7-24.
- Lowman, M.D., 1992. Leaf growth dynamics and herbivory in five species of Australian rain forest canopy trees, *Journal of Ecology* 80: 433-447.
- Lowman, M.D., y H. Heatwole, 1992. Spatial and temporal variability in defoliation of Australian eucalypts, *Ecology* 73: 129-142.
- Lowman, M.D., y M. Moffett, 1993. The ecology of tropical rain forest canopies, *T.R.E.E.* 8: 104-107.
- Lowman, M.D., y P.K. Wittman, 1996. Forest canopies: Methods, hypotheses, and future directions, *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 55-81.
- Lüttge, H., 1989. Vascular epiphytes: Setting the scene, en H. Lüttge (ed.), *Vascular Plants as Epiphytes*, Berlín, Springer-Verlag, pp. 1-14.
- Marquis, R., y C.J. Whelan, 1994. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects, *Ecology* 75: 2007-2014.
- Medina, E., G. Montes, E. Cuevas y Z. Rokzandic, 1986. Profiles of CO<sub>2</sub> concentration and δ<sup>13</sup>C values in tropical rain

- forest of the upper Rio Negro Basin, Venezuela, *J. Trop. Ecol.* 2: 207-217.
- Nadkarni, N.M., y T.J. Matelson, 1989. Bird use of epiphyte resources in neotropical trees, *The Condor* 91: 891-907.
- Nadkarni, N.M., G.G. Parker y M.D. Lowman, 2011. Forest canopy studies as an emerging field science, *Annals of Forest Science* 68: 217-224.
- Naef-Daenzer, B., y L.F. Keller, 1999. The foraging performance of great and blue tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight, *Journal of Animal Ecology* 68: 708-718.
- Olf, H., V.K. Brown y R.H. Drent (eds.), 1999. *Herbivores: Between Plants and Predators*, Oxford, Blackwell Science.
- Paige, K.N., y T.G. Whitham, 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: The advantage of being eaten, *Am. Nat.* 129: 407-416.
- Parker, G.G., 1995. Structure and microclimate of forest canopies, en M.D. Lowman y N.M. Nadkarni (eds.), *Forest Canopies*, San Diego, Academic Press, pp. 73-106.
- Perry, D.R., 1985. Ecología de la selva tropical húmeda", *Investigación y Ciencia* 64-73.
- Putz, F.E., 1988. Woody vines and tropical forests, *Fairchild Trop. Gardens Bull.*, 43: 5-13.
- Richards, P.W., 1996. *The Tropical Rain Forest: An Ecological Study*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Sagers, C.L., 1992. Manipulation of host plant quality: Herbivores keep leaves in the dark, *Functional ecology* 6: 741-743.
- Schowalter, T.D., 1994. Invertebrate community structure and herbivory in a tropical rain forest canopy in Puerto Rico following hurricane Hugo, *Biotropica* 26 (3): 312-319.
- Schultz, J.C., 1988. Many factors influence the evolution of herbivore diets, but plant chemistry is central, *Ecology* 69 (4): 896-897.
- Spiller, D.A., y T.W., Schoener, 1997. Folivory on islands with and without insectivorous lizards: An eight-year study, *Oikos* 78: 15-22.
- Stork, N.E., 1988. Insect diversity: Facts, fiction, and speculation", *Biological Journal of the Linnean Society* (35): 321-337.
- Van Schaik, C.P., J.W. Terborgh y S.J. Wright, 1993. The phenology of tropical forest: Adaptive significance and consequences for primary consumers, *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 353-377.
- Whitham, T.G., J. Maschinski, K.C. Larson y K.N. Paige, 1991. Plant responses to herbivory: The continuum from negative to positive and underlying physiological mechanisms, en P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes y W.W. Bimson (eds.), *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*, Nueva York, John Wiley and Sons.
- Wright, S.J., y M. Samaniego, 1994. Herbivory, en *Accessing the Canopy: Assessment of Biological Diversity and Microclimate of Tropical Forest Canopy: Phase I*. Report for the United Nations Environment Programme/Smithsonian Tropical Research Institute.

