

CAPITULO 10

Dinámica de interacciones mutualistas y antagonistas en ambientes fragmentados

RAMIRO AGUILAR, LORENA ASHWORTH, LUCIANO CAGNOLO, MARIANA JAUSORO,
MAURICIO QUESADA Y LEONARDO GALETTO

10.1. Introducción

Desde los dos últimos siglos el crecimiento de la población humana y la consecuente expansión a gran escala de las fronteras agrícolas, el desarrollo industrial y las aglomeraciones urbanas, han resultado en la eliminación de grandes extensiones de vegetación natural, alterando la estructura, distribución y funcionamiento de los ecosistemas (Saunders et al. 1991, Jules et al. 1999, Hobbs y Yates 2003). Estos cambios, persistentes y generalizados, afectan los patrones estructurales del paisaje, ocasionando un proceso de fragmentación cuyas principales e inmediatas consecuencias son la pérdida de hábitat y la formación de parches de vegetación nativa de variadas formas y tamaños, separados entre sí por una matriz de características muy distintas al sistema original. Generalmente, estos cambios van acompañados de una reducción en los tamaños poblacionales y un aumento en el grado de aislamiento de las poblaciones en los fragmentos remanentes (e.g., Saunders et al. 1991, Rathcke y Jules 1993, Andrén 1994, Murcia 1996, Jules y Rathcke 1999, Fahrig 2003).

La fragmentación de hábitat puede modificar la composición, distribución y abundancia de las especies alterando numerosos procesos ecológicos tanto a nivel poblacional como de la comunidad (e.g., Rathcke y Jules 1993, Andrén 1994, Fischer y Matthies 1998, Jules et al. 1999, Harrison y Bruna 1999). La reducción y el aislamiento de las poblaciones confinadas a los parches de hábitat remanente están a menudo ligados a un aumento de la endogamia, una disminución en el flujo génico y eventos de deriva génica, lo cual puede conducir a una pérdida de diversidad genética (Ellstrand y Elam 1993, Young et al. 1996, Young y Clarke 2000). De esta manera, en sucesivas generaciones se esperaría que la aptitud de los individuos remanentes en parches de bosque disminuya haciéndolos más susceptibles a los cambios que se producen en su entorno biótico y abiótico, aumentando así la probabilidad de extinción de estas poblaciones (e.g., Ellstrand y Elam 1993, Murcia 1995, 1996, Young et al. 1996, Jules y Rathcke 1999, Jacquemyn et al. 2002). Estas extinciones locales pueden constituir nuevos nichos vacantes, favoreciendo el establecimiento de especies antes no presentes, como podría ser el caso de especies introducidas y/o invasoras, produciéndose cambios en la composición específica en una región particular (Simberloff 1988, Harrison y Fahrig 1995).

Las especies vegetales y animales forman parte de una compleja red ecológica, por lo que si se consideran las intrincadas tramas de interacciones entre los diversos organismos, las consecuencias de la pérdida de alguna especie pueden trasladarse con un efecto en cascada de manera indirecta sobre otros miembros del ecosistema (e.g., Aizen y Feinsinger 1994a, Murcia 1996, Dukes y Mooney 1999, Memmott 1999). Sin embargo, el efecto que la pérdida de una especie particular pueda tener sobre una interacción dependerá

en gran medida de la estructura de la red de interacciones y del grado de redundancia ecológica de la especie extinta (Bascompte y Jordano 2006). Las especies vegetales en particular, presentan diversas interacciones en diferentes momentos de su ciclo de vida. Tanto las interacciones antagonistas como la depredación, la herbivoría, o el parasitismo y las interacciones mutualistas como la polinización y la dispersión de semillas pueden modelar la dinámica de sus poblaciones en el tiempo y el espacio (e.g., Kearns et al. 1998). En este sentido, las interacciones más críticas para la persistencia de las poblaciones en el largo plazo son aquellas que afectan directamente la reproducción y el reclutamiento de las especies vegetales (Murcia 1996, Kearns y Inouye 1997, Kearns et al. 1998). Por estas razones los estudios que evalúan los efectos de fragmentación y pérdida de hábitat sobre los procesos ecológicos que involucran la interacción entre plantas y animales son particularmente importantes para intentar identificar patrones de respuesta de los organismos frente a estas alteraciones antrópicas y, eventualmente, comprender los mecanismos involucrados (e.g., Saunders et al. 1991, Davies et al. 2001, Primack et al. 2001).

En el contexto de la biología de la conservación, es fundamental intentar arribar a generalizaciones acerca de cuán importantes y consistentes son los efectos de fragmentación sobre las interacciones planta-animal a lo largo de una amplia variedad de sistemas. Esto permitirá descubrir patrones emergentes o excepciones que puedan generar conocimiento aplicado a la conservación de la biodiversidad.

Los estudios que evalúan los efectos de la fragmentación sobre distintas interacciones planta-animal se iniciaron a mediados de los años ochenta pero recién en la década de los noventa se ha producido un incremento sustancial en la producción de literatura en esta área. No obstante, el conocimiento que ha surgido de estos estudios no se ha desarrollado de forma pareja entre las diversas interacciones que involucran a plantas y animales. En el caso de los mutualismos, existe una mayor cantidad de trabajos que han evaluado los efectos de fragmentación sobre las interacciones planta-polinizador en comparación con las interacciones planta-dispersor. En tanto que los estudios sobre las interacciones antagonistas, en particular sobre las relaciones planta-herbívoro o planta-depredador de semillas han sido mucho menos frecuentes. El presente capítulo tiene como principales objetivos: (a) revisar el conocimiento acumulado hasta el momento de los efectos de fragmentación de hábitat sobre las interacciones planta-animal, mutualistas y antagonistas, (b) analizar las características ecológicas que hacen a las especies de plantas y animales más o menos susceptibles a la fragmentación, (c) relacionar los efectos de la fragmentación sobre las diferentes interacciones con el objeto de evaluar el efecto neto de la fragmentación sobre las comunidades vegetales, (e) destacar áreas de investigación que aún no han sido exploradas y sugerir futuras direcciones de las investigaciones sobre las interacciones planta-animal en ambientes fragmentados.

10.2. Evolución del marco teórico para el estudio de la fragmentación de hábitat

En distintos momentos se han realizado revisiones históricas de la teoría de fragmentación de hábitat considerando diferentes aproximaciones y variaciones en la profundidad conceptual (e.g., Haila 2002, McGarigal y Cushman 2002, Fahrig 2003, Kattan y Murcia 2003). Sin embargo, consideramos útil realizar una breve reseña histórica sobre el desarrollo de los distintos marcos teóricos. El número y la caracterización de las dis-

tintas etapas que pueden definirse al considerar la evolución de la teoría relacionada al estudio de la fragmentación resultan arbitrarias, y a los fines didácticos las dividiremos aquí en cuatro:

Biogeografía de islas

El trabajo de MacArthur y Wilson (1967) sobre biogeografía de islas se considera la base teórica de la que originó el concepto moderno sobre fragmentación. Es decir, esta base teórica se utilizó para estudiar el fenómeno de “insularización” de los bosques producto de las actividades del hombre. Esta idea simple se popularizó rápidamente, suponiendo que el estudio de la diversidad de organismos entre islas de origen oceánico (generalmente con un origen histórico común) rodeadas de una matriz uniforme, era análogo al estudio de la diversidad de organismos en fragmentos de bosque (“islas” de vegetación, las que muchas veces no tienen el mismo origen) inmersos en una matriz antrópica que rara vez es uniforme. Por otro lado, también se supuso constancia temporal para las fluctuaciones poblacionales de los organismos. Es decir, la teoría de biogeografía de islas tiene supuestos sobre historia natural que rara vez se cumplen al estudiar fragmentos de bosque. Algunas de las razones de la popularización y estabilización de este marco teórico pueden encontrarse en Haila (2002).

Metapoblaciones

La teoría de metapoblaciones (Levins 1969), si bien se formuló casi contemporáneamente a la de biogeografía de islas, no comenzó a utilizarse en estudios de fragmentación sino hasta principios de 1980. El aporte fundamental que hace esta teoría al desarrollo del marco conceptual de la fragmentación es comenzar a evaluar con mayor profundidad los organismos que viven en ambientes fragmentados, incorporando la toma de datos detallados a escala del paisaje (metapoblaciones) para evidenciar procesos ecológicos y cambios en los parámetros poblacionales. Es decir, ya no se enfatiza tanto en el análisis e interpretación de los patrones, como propone el enfoque biogeográfico.

Incorporación del paisaje

La definitiva incorporación del paisaje al concepto de fragmentación lleva a una subdivisión conceptual, donde fundamentalmente se reconoce la pérdida de hábitat, referido a la disminución total del área del hábitat original, y la fragmentación *per se*, referido a la subdivisión y configuración espacial de los fragmentos de hábitat. Es decir, se incorporan particularidades del hábitat fragmentado que son evaluados considerando distintas escalas temporales y espaciales. Se reconoce la importancia de caracterizar cuidadosamente la matriz y también de empezar a tomar datos allí. Asimismo, comienza a evaluarse la heterogeneidad del hábitat al compararse las particularidades sobre la calidad del hábitat dentro y entre los fragmentos.

Incorporación de escalas funcionales de los organismos

Esta aproximación conceptual incorpora definitivamente la perspectiva de los distintos organismos que viven en los paisajes fragmentados y las interacciones particulares que

se establecen entre ellos, lo cual determina, fundamentalmente, que se reconozca la complejidad de la dinámica del paisaje, y que se enfatice la necesidad de incrementar los estudios que consideren parámetros demográficos de los organismos y las distintas interacciones que se establecen a lo largo del ciclo de vida.

Las distintas ideas que hemos desarrollado brevemente se siguen utilizando en la actualidad, muchas veces sobrepuestas entre sí. Queda claro que a pesar del gran avance conceptual que experimentó el marco teórico utilizado para el estudio de los efectos de fragmentación de hábitat y del gran número de proyectos realizados o en ejecución en todo el mundo sobre esta problemática, la teoría disponible no ha sido lo suficientemente exitosa para entender y explicar la complejidad de los sistemas fragmentados. A nuestro entender, esta apreciación no es pesimista, sino todo lo contrario, ya que resulta un desafío para los ecólogos y nuevos estudiantes interesados en la fragmentación del hábitat para seguir desarrollando la teoría y refinar los métodos de muestreo y análisis de datos, algo que seguramente ocurrirá durante los próximos años.

10.3. Interacciones mutualistas en ambientes fragmentados

Interacciones planta-polinizador

Los animales polinizadores (insectos, aves y algunos mamíferos y reptiles) son los principales responsables del proceso de polinización de la gran mayoría de las Angiospermas, el mayor grupo de plantas terrestres (Buchmann y Nabhan 1996). La eficacia de los polinizadores en remover, trasladar y depositar polen compatible en los estigmas tiene un profundo efecto sobre el éxito reproductivo de las plantas (Kearns et al. 1998, Young y Clarke 2000). Una semilla que surge del proceso de reproducción sexual representa una fase de dispersión independiente e implica una nueva oportunidad para mantener o incrementar la diversidad genética y el potencial para adaptarse a nuevos ambientes, por lo que es un estadio fundamental para el establecimiento y la persistencia de las poblaciones de plantas en el largo plazo (Rathcke y Jules 1993, Young et al. 1996, Wilcock y Neiland 2002). Al mismo tiempo, los polinizadores son beneficiados por las plantas que visitan puesto que en ellas encuentran alimento, sitios de nidificación y apareamiento, refugio, etc., estableciéndose de esta manera una interacción mutualista (Buchman y Nabhan 1996). En esta interacción, los animales realizan la transferencia de polen entre plantas de una determinada especie e inclusive entre especies diferentes, cumpliendo un rol fundamental en la regeneración, mantenimiento y diversificación de las poblaciones naturales. Por lo tanto, en tiempo ecológico los polinizadores contribuyen a la preservación de la cobertura vegetal, en tanto que en tiempo evolutivo pueden facilitar la hibridación interespecífica, uno de los mecanismos que genera la materia prima para un potencial proceso de especiación (Rieseberg et al. 2003, Hegarty y Hiscock 2005), incrementando así la diversidad global de especies de plantas.

La facultad adquirida evolutivamente por las plantas de interactuar con animales vectores de polen ha mejorado la eficiencia en la transferencia de polen hacia los estigmas de otros individuos conespecíficos favoreciendo el exocruzamiento (Hamrick et al. 1992, Spira 2001, Aizen et al. 2002). Recientemente se ha demostrado que en esta interacción los insectos en particular presentan una menor tolerancia a la perturbación antrópica que las plantas (Maes y VanDick 2001, Poyry et al. 2006). Por lo tanto, esta

dependencia del mutualismo con animales para la reproducción también podría actuar como un factor de riesgo al aumentar el nivel de susceptibilidad reproductiva de las plantas a la fragmentación y otras formas de perturbación del hábitat (Bond 1994, Renner 1998, Spira 2001, Aizen et al. 2002). Es decir, cualquier cambio que experimente la comunidad de polinizadores como consecuencia de la fragmentación de hábitat, podría propagar su efecto en la cantidad y/o calidad del polen depositado sobre los estigmas (xenógamo vs autógeno), y así afectar la capacidad reproductiva de las plantas (Aizen y Feinsinger 1994a, Wilcock y Neiland 2002, Quesada et al. 2003, 2004). Por lo tanto, en el largo plazo, es de esperar que la simplificación y disrupción de los mutualismos planta-polinizador, como consecuencia de la fragmentación de hábitat, produzcan una disminución sustancial en la calidad y/o cantidad de semillas producidas y de esta manera se establezca el primer paso del colapso demográfico de las poblaciones de plantas (Aizen et al. 2002, Cascante et al. 2002, Aguilar et al. 2006).

Polinizadores

La función de los polinizadores es de gran importancia no sólo para la integridad y funcionamiento de los ecosistemas naturales sino también para la productividad de muchos agroecosistemas generados por el hombre (ver Aizen y Chacoff, este volumen). Las disminuciones globales y las extinciones locales de poblaciones de polinizadores naturales se han incrementado notablemente en las últimas décadas (Didham et al. 1996, Allen-Wardell et al. 1998, Kearns et al. 1998, Biesmeijer et al. 2006). En general, se ha observado que la fauna de polinizadores es particularmente sensible a las alteraciones del hábitat causadas por la fragmentación, produciéndose disminuciones en la riqueza y abundancia, y cambios tanto en la composición de especies de los ensambles como en el comportamiento de forrajeo de los polinizadores (Didham et al. 1996, Murcia 1996, Aizen y Feinsinger 2003, Bhattacharya et al. 2003, Quesada et al. 2003). Desde el punto de vista de los polinizadores, el proceso de fragmentación puede implicar pérdida de sitios de nidificación, apareamiento y menor diversidad y disponibilidad de alimento a nivel del paisaje. Sin embargo el nuevo paisaje fragmentado no es percibido de la misma manera por todas las especies puesto que estos cambios pueden ser perjudiciales para ciertas especies y beneficiosos para otras (Ewers y Didham 2006, Steffan-Dewenter et al. 2006). Esto se debe a que existe una gran variabilidad en los rasgos ecológicos de las especies de polinizadores que pueden generar una susceptibilidad diferencial a la fragmentación del hábitat. Entre los caracteres indicadores de susceptibilidad se pueden destacar la variabilidad en el tamaño poblacional, la especialización en los requerimientos alimenticios y de hábitat, el comportamiento de forrajeo, la capacidad de movimiento, la cantidad de generaciones por año y el tamaño corporal (revisado en Tscharrntke et al. 2002, Aizen y Feinsinger 2003, Biesmeijer et al. 2006).

El grado de especialización en el recurso floral de los polinizadores es un rasgo que ha sido postulado como un importante determinante de susceptibilidad de los polinizadores a la fragmentación de hábitat (Kunin 1993, Bond 1994, Kearns et al. 1998, Aizen y Feinsinger 2003). Los polinizadores que se especializan en uno o unos pocos recursos florales son más proclives a sufrir efectos de fragmentación, pues la abundancia, riqueza y/o composición de las especies vegetales tiende a modificarse en los frag-

mentos de bosque (Rosenzweig 1995, Aizen y Feinsinger 2003, Cagnolo et al. 2006). De esta manera, si el recurso floral específico disminuye o desaparece de los fragmentos de bosque también desaparecerán los polinizadores asociados a ese recurso. Por el contrario, los polinizadores generalistas, que utilizan una amplia variedad de especies con flores para alimentarse, no serán tan afectados por la fragmentación pues la ausencia de una o más especies en un fragmento de bosque puede ser reemplazada por otras especies en flor (Kunin 1993, Bronstein 1995, Murcia 1996). Esta ausencia de especificidad, conjuntamente con un mayor oportunismo en el uso del recurso es precisamente lo que permite que los polinizadores generalistas predominen y persistan en los fragmentos de bosque (Steffan-Dewenter y Tschardtke 2000, Ashworth et al. 2004).

En relación con la capacidad de movimiento existe un gran rango de distancias de recorrido dependiendo de los diferentes grupos de polinizadores. En insectos, por ejemplo, escarabajos (Coleóptera) y moscas (Díptera) polenívoros presentan un reducido rango de forrajeo de sólo unos 10-20 metros (Mayfield 2005). Las abejas solitarias (Himenóptera, Apoidea) forrajean a una escala espacial de aproximadamente 250 m, en tanto que los abejorros (Himenóptera, Apidae) pueden buscar recursos a mayores distancias (~2500 m, Steffan-Dewenter et al. 2001). Las mariposas (Lepidóptera), en cambio, pueden llegar a recorrer unos 5000 m en búsqueda de alimento (Bergman et al. 2004). Finalmente, entre los mamíferos se ha registrado que ciertos murciélagos nectarívoros pueden recorrer distancias de forrajeo de hasta 100 km en una sola noche (Horner et al. 1998). Así, es de esperarse que en un paisaje fragmentado, donde el aislamiento entre los remanentes de bosque puede ser grande, las especies con menor capacidad de movimiento serán probablemente las más afectadas negativamente. Estudios recientes con especies de abejas y moscas que difieren en sus capacidades de vuelo apoyan la predicción anterior (Maes and Van Dyck 2001, Kotiaho et al. 2005, Biesmeijer et al. 2006). No obstante, la capacidad de vuelo no garantiza por sí misma la posibilidad que los polinizadores atraviesen las matrices de paisajes fragmentados (Murcia 1996, Ghazoul 2005a). Existen diversos factores bióticos y abióticos que pueden impedir el movimiento de los polinizadores en ambientes altamente perturbados como las matrices antrópicas que rodean los fragmentos (Stoner et al. 2002, Bhattacharya et al. 2003, Quesada et al. 2003).

La fragmentación puede ocasionar la pérdida de especies de polinizadores que comparten rasgos ecológicos causando a su vez pérdida de funciones en el ecosistema. Por ejemplo, abejas solitarias, cuya capacidad de movimiento es restringida, contribuyen más a los servicios de polinización que especies de abejas con mayor capacidad de movimiento (Klein et al. 2003a, Potts et al. 2006). Como consecuencia de estos cambios, se ha demostrado que las primeras especies en perderse son las más eficientes del ensamble y que las especies remanentes no logran compensar los servicios de polinización al incrementar en abundancia (Larsen et al. 2005). Finalmente, otro aspecto poco estudiado considera los tiempos generacionales de las poblaciones de insectos polinizadores. La pérdida de especies de polinizadores es comparativamente más frecuente entre especies univoltinas que multivoltinas en ambientes fragmentados (Maes and Van Dyck 2001, Kotiaho et al. 2005, Biesmeijer et al. 2006). Estos hallazgos ponen en evidencia que la pérdida de especies de polinizadores no es azarosa (ver Tschardtke et al. 2002, Larsen et al. 2005). Así, los cambios que afecten diferentes aspectos de la diversidad del ensamble de polinizadores (riqueza, abundancia,

diversidad funcional y composición de especies) van a tener profundas consecuencias sobre la comunidad vegetal y por ende sobre el funcionamiento del ecosistema (Fontaine et al. 2006).

Plantas polinizadas por animales

En el ámbito de la ecología reproductiva de plantas, los argumentos teóricos sugieren que las plantas y los polinizadores poseen atributos biológicos particulares que resultan en respuestas ecológicas diferentes a la fragmentación del hábitat (e.g., Bond 1994, Waser et al. 1996, Renner 1999, Aizen y Feinsinger 2003, Hobbs y Yates 2003, Harris y Johnson 2004). De esta manera, la reproducción en las plantas podría ser diferencialmente susceptible a la fragmentación de hábitat dependiendo de ciertos rasgos que caracterizan y modelan la relación y el grado de dependencia reproductiva de las plantas y sus polinizadores. Uno de estos atributos es el grado de dependencia reproductiva del mutualismo de la polinización (Bond 1994, Murcia 1996, Aizen y Feinsinger 2003). En este sentido, el sistema de compatibilidad de las plantas es un rasgo importante para evaluar esta dependencia del mutualismo. Las plantas autocompatibles (AC) pueden ser consideradas autógamas facultativas, pues si bien requieren de polinizadores para transportar el polen hacia otros individuos conspecíficos, poseen la ventaja de poder utilizar polen del mismo individuo (autógamo o geitonógamo) o de otros individuos (xenógamo) para producir semillas. Ciertas especies además, pueden poseer la capacidad de reproducirse vía autogamia espontánea, sin la intervención de polinizadores. Así, la dependencia del mutualismo de las plantas AC puede ser facultativa. Las plantas autoincompatibles (AI), por el contrario, son xenógamas obligadas ya que sólo pueden utilizar polen de otros individuos conspecíficos y por lo tanto presentan una alta dependencia de los polinizadores para reproducirse (Richards 1997). Es de esperarse que las plantas AI sean más susceptibles a los cambios inducidos por la fragmentación en los ensambles de polinizadores y así ver más negativamente afectada su reproducción que las plantas AC.

Otro determinante importante del riesgo de disrupción del mutualismo en hábitats fragmentados es el grado de especialización en la polinización (Bond 1994, Johnson y Steiner 2000). Las especies vegetales varían ampliamente en su grado de especialización en la polinización, pudiendo utilizar desde cientos de polinizadores hasta tan sólo una especie. Si bien es un rasgo continuo, en la práctica las plantas son consideradas generalistas (G) cuando son polinizadas por varias o muchas especies de animales de diferentes taxa, o especialistas (E), cuando son polinizadas por una o pocas especies de animales relacionados taxonómicamente (Bawa 1990, Bond 1994, Herrera 1996, Renner 1999). Según surge de la teoría, las plantas E podrían ser más susceptibles a la disrupción del mutualismo ocasionada por la fragmentación de hábitat, pues no podrían compensar la pérdida de sus parejas mutualistas específicas con otros polinizadores alternativos (Bond 1994, Waser et al. 1996, Fenster y Dudash 2001). Por el contrario, las plantas G serían más resilientes a los cambios producidos por la fragmentación de hábitat en su ensamble de polinizadores, pues la ausencia de algún polinizador podría ser amortiguada por otros polinizadores de su amplio ensamble (Morris 2003).

Polinización y reproducción de plantas en ambientes fragmentados

Las hipótesis hasta aquí expuestas con relación a la susceptibilidad reproductiva diferencial de las plantas a la fragmentación según su sistema de compatibilidad y su especialización en la polinización, no habían sido puestas a prueba de manera formal y general hasta hace poco tiempo. A través de revisiones bibliográficas cualitativas, Aizen et al. (2002) y Ghazoul (2005b) encontraron una proporción similar de especies con distintos sistemas de compatibilidad (AC y AI) y especialización en la polinización (E y G) cuya reproducción fue afectada negativamente por la fragmentación de hábitat. Es decir, ambas revisiones sugerían que los diferentes sistemas de compatibilidad o el grado de especialización en la polinización no determinarían una mayor o menor susceptibilidad en la respuesta reproductiva de las plantas. Por lo tanto, los autores concluyen que no es posible realizar generalizaciones sobre la susceptibilidad de las plantas a la fragmentación basándose exclusivamente en los sistemas de compatibilidad o de polinización. No obstante, recientemente se realizó una nueva revisión bibliográfica pero con una aproximación cuantitativa que permitió estimar no sólo la magnitud y el sentido del efecto de la fragmentación sino también la variabilidad del efecto a través de las especies vegetales (Aguilar et al. 2006). Las revisiones cuantitativas como el meta-análisis son estadísticamente más robustas que las tradicionales revisiones cualitativas y por lo tanto son herramientas más precisas para establecer generalizaciones y responder a una mayor variedad de interrogantes (Arnqvist y Wooster 1995, Gurevitch y Hedges 2001). En esta última revisión se evaluaron los efectos de fragmentación naturales, sobre el proceso de polinización de 50 especies y la reproducción sexual de 89 especies, pertenecientes a 45 familias con diversas formas de vida distribuidas en diferentes sistemas naturales de distintas regiones del mundo y los resultados difirieron de las revisiones anteriores de Aizen et al. (2002) y Ghazoul (2005b). En este trabajo se encontró que la fragmentación tiene un efecto grande, negativo y significativo sobre la polinización ($d = -0.782$) y el éxito reproductivo ($d = -0.608$) del conjunto de especies vegetales evaluadas (Figura 10.1). Esto es, independientemente de los rasgos ecológicos, historia de vida de las especies, y tipos de hábitat donde se crecen, el balance global de los efectos de la fragmentación sobre la polinización y reproducción de las plantas es considerablemente negativo (Figura 10.1). Por otro lado, la única variable categórica que explicó las diferencias de las magnitudes del efecto entre las especies fue el sistema de compatibilidad. Los otros rasgos que se evaluaron (el sistema de polinización, la combinación simultánea del sistema de polinización y de compatibilidad, la forma de vida y el tipo de hábitat), por el contrario, no estarían determinando susceptibilidad reproductiva diferencial a la fragmentación (Figura 10.1, Aguilar et al. 2006). En relación con estos últimos resultados, la ausencia de diferencias significativas en la magnitud del efecto entre plantas E y G coincide con lo observado por Aizen et al. (2002), es decir ambos grupos de especies son afectados negativa y significativamente por la fragmentación (Figura 10.1B). Estos resultados contradicen lo esperado a partir de los conceptos teóricos clásicos que sostienen que las especies E, por poseer menor diversidad de interacciones deberían ser negativamente más afectadas que las G (Bond 1994, Waser et al. 1996, Renner 1999, Johnson y Steiner 2000). Una posible explicación a este patrón de respuesta ha sido recientemente desarrollada por Ashworth et al. (2004). La similar susceptibilidad reproductiva entre plantas E y G podría deberse a la asimetría en las

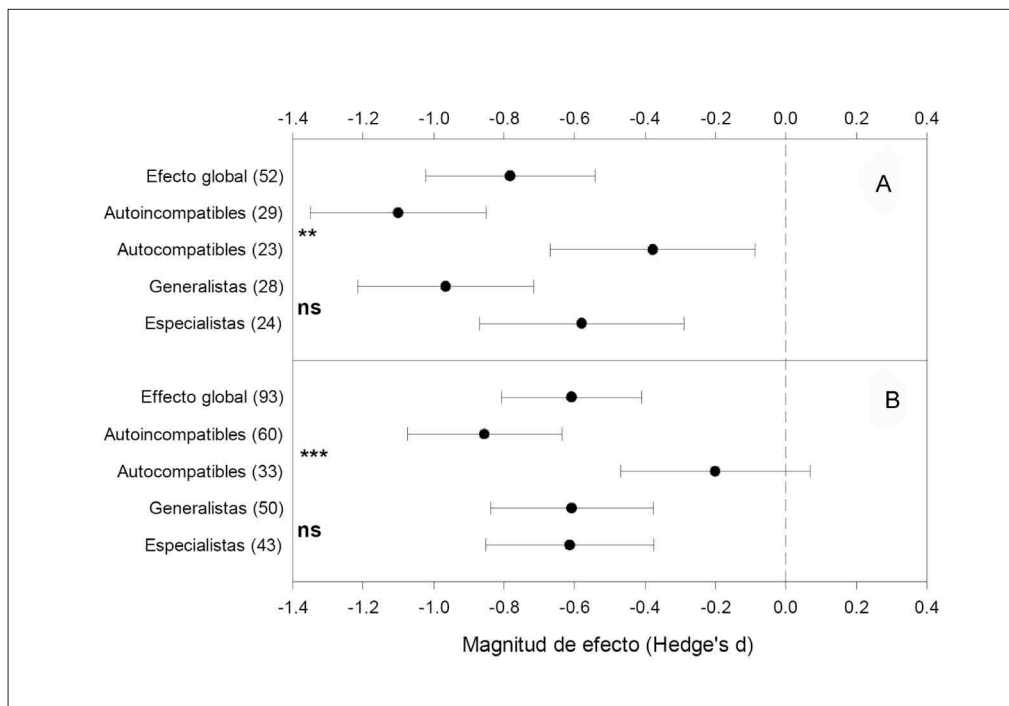
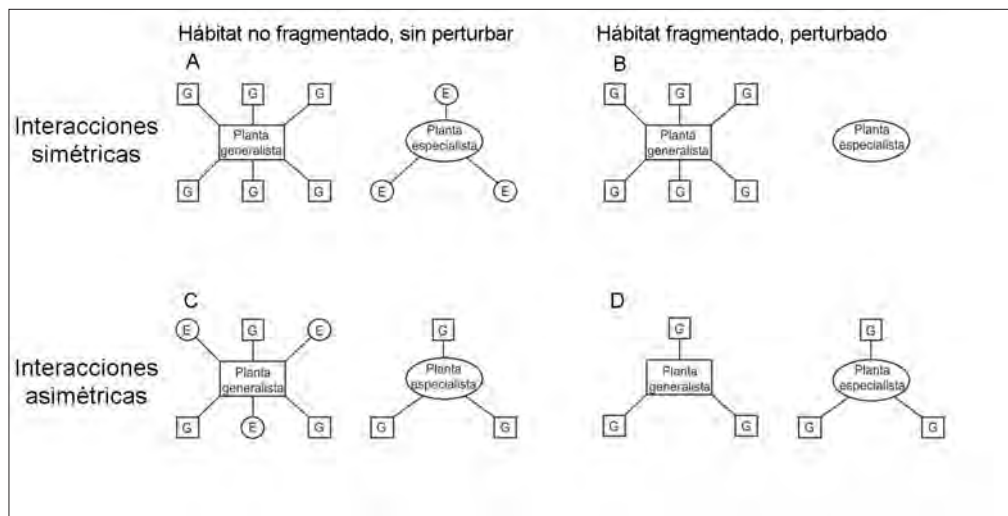


Figura 10.1. Magnitudes de efecto ponderadas e intervalos de confianza corregidos del 95% de la fragmentación de hábitat sobre (A) el proceso de polinización en 50 especies vegetales (52 puntos de datos) y sobre (B) el éxito reproductivo en 89 especies vegetales (93 puntos de datos). En cada panel (A y B) se muestran las comparaciones dentro de las categorías de sistemas de compatibilidad y especialización en la polinización, los asteriscos indican diferencias significativas entre las categorías. ** $P < 0.05$, *** $P < 0.01$, ns: no significativo. La línea de puntos indica el valor cero de la magnitud de efecto. Gráfico obtenido y modificado de Aguilar et al. (2006).

interdependencias que caracteriza a las interacciones planta-polinizador (Vázquez y Simberloff 2002, Bascompte et al. 2003, Vázquez y Aizen 2004) y al hecho de que los polinizadores con hábitos alimenticios generalistas predominan en los fragmentos de bosque (Murcia 1996, Aizen y Feinsinger 2003). De esta manera, si bien las plantas E poseen comparativamente menor diversidad de interacciones que las G, al interactuar principalmente con polinizadores generalistas, no experimentarían grandes cambios en su ensamblaje como consecuencia de la fragmentación (Figura 10.2). Las plantas G, que poseen mayor diversidad de interacciones y lo hacen con ambos tipos de polinizadores, generalistas y especialistas, en un ambiente fragmentado perderían sólo la fracción de polinizadores especialistas y por lo tanto ambos tipos de plantas quedarían similarmente expuestos a los efectos de la fragmentación (Figura 10.2, Ashworth et al. 2004). Siguiendo este razonamiento, tanto plantas G como E mantendrían sólo sus interacciones más persistentes (*sensu* Pimm 1991). Únicamente las plantas G perderían parejas de interacción, perdiendo así su capacidad de amortiguamiento ante futuros cambios.

Por el contrario, al evaluar la susceptibilidad reproductiva según los sistemas de compatibilidad de las especies, la tendencia que surge a partir del meta-análisis es diferente de la encontrada en las revisiones previas de Aizen et al. (2002) y Ghazoul (2005b). En la revisión cuantitativa, la magnitud del efecto negativo de la fragmentación fue muy grande en las especies AI y significativamente superior a la de especies AC, donde la magnitud del efecto además no difirió significativamente de cero (Figura 10.1B). La mayor susceptibilidad reproductiva a la fragmentación del hábitat de las especies AI concuerda con la hipótesis planteada, la cual señala que estas especies al requerir indispensablemente polen de otros individuos conespecíficos para producir semillas y, por lo tanto, ser altamente dependientes de los polinizadores, serán más proclives a ver afectada su reproducción si la fragmentación modifica la riqueza, composición, abun-

Figura 10.2. Representación esquemática de la especialización en las interacciones planta-polinizador. En la especialización simétrica (A), las plantas generalistas son polinizadas por muchos diferentes polinizadores generalistas (G) mientras que las plantas especialistas son polinizadas por uno o unos pocos taxa de polinizadores especialistas (E). De tal manera que la fragmentación (B) afectará negativamente con mayor fuerza a las plantas especialistas en comparación con las generalistas. En el caso de la especialización asimétrica (c), las plantas generalistas son polinizadas por muchos taxa de polinizadores especialistas y generalistas, mientras que las plantas especialistas son polinizadas fundamentalmente por uno o pocos taxa de polinizadores generalistas, de manera que existiría similar susceptibilidad reproductiva a la fragmentación de hábitat para las plantas especialistas y generalistas (D). Gráfico obtenido y modificado de Ashworth et al. (2004).



dancia y/o el comportamiento de los polinizadores (e.g., Didham et al. 1996, Aizen y Feinsinger 1994a, 2003, Kearns et al. 1998, Steffan-Dewenter et al. 2002, Quesada et al. 2003). Estos cambios en el ensamble de polinizadores pueden modificar los patrones de transferencia de polen (calidad y/o cantidad) y por lo tanto afectar negativamente la reproducción de plantas (Wilcock y Neiland 2002, Quesada et al. 2003, Matthies et al. 2004). La posibilidad de que los cambios en el éxito reproductivo sean consecuencia de cambios mediados por la fragmentación a través de la polinización, es apoyada por el análisis de correlación realizado con 50 especies de plantas donde se encontró una relación positiva y significativa entre la magnitud del efecto de la fragmentación sobre la polinización y la reproducción (Figura 10.3, Aguilar et al. 2006). Es decir, esta relación positiva estaría indicando que la causa más inmediata de la reducción en el éxito reproductivo de las plantas en ambientes fragmentados es la limitación por polen/polinizador.

De manera interesante, recientemente se ha observado que en sitios donde se ha registrado pérdida de polinizadores, también se ha observado pérdida de especies vegetales, registrándose particularmente la ausencia de especies vegetales con mayor dependencia reproductiva sobre los polinizadores (Biesmeijer et al. 2006). Estos resultados coinciden con la tendencia de que las especies AI son más susceptibles a reducir su capacidad reproductiva en ambientes fragmentados (Aguilar et al. 2006). Ambos resultados sugieren que los efectos que la fragmentación tenga sobre los polinizadores tendrán repercusiones sobre la demografía de las plantas, especialmente en especies cuya dinámica poblacional es sensible a los cambios en la producción de semillas, como aquellas que no presentan crecimiento clonal, con pocos episodios reproductivos y/o carecen de banco de semillas (Bond 1994, Larson y Barrett 2000, Ashman et al. 2004).

Interacción planta-dispersor en ambientes fragmentados

La dispersión es el proceso mediante el cual la progenie se mueve desde el ambiente inmediato de sus progenitores para asentarse en un área relativamente distante. A diferencia de los animales, la dispersión de la progenie en plantas es un evento de carácter pasivo pues la semilla no controla el proceso de dispersión ni tampoco decide cuál

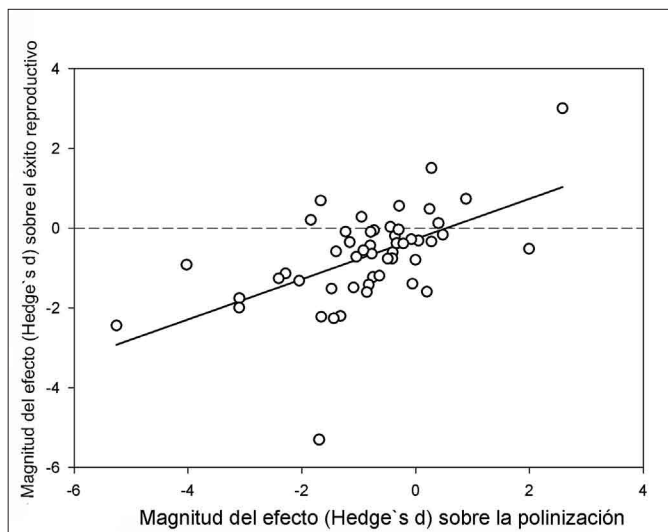


Figura 10.3. Relación entre las magnitudes de efecto de la fragmentación sobre la polinización y el éxito reproductivo de 50 especies vegetales. Coeficiente de correlación $r = 0.55$ significativo a $P < 0.001$. Las líneas de puntos indican valores cero en las magnitudes de efecto. Grafico obtenido y modificado de Aguilar et al. (2006).

será su lugar de asentamiento. Mientras que los progenitores animales tienen poco o ningún rol en determinar el curso de dispersión de sus progenes autónomas, en plantas, la dispersión de la progenie está determinada por los rasgos de la planta madre y no por rasgos de la progenie (Sorensen 1986, Herrera 2002). La dispersión de semillas por animales es un fenómeno intrínsecamente heterogéneo que involucra una enorme diversidad de linajes de plantas y animales, mecanismos próximos y relaciones funcionales, ecológicas y evolutivas entre plantas y animales y no siempre representan un mutualismo en el sentido estricto. A diferencia de lo que se observa en la relación mutualista planta-polinizador donde los animales invertebrados, esencialmente insectos himenópteros, juegan el papel más importante, en el proceso de dispersión de semillas son animales vertebrados, y en particular frugívoros, los que predominan en la interacción. Dependiendo de la manera en que se establece la interacción y de los mecanismos involucrados, se pueden separar tres grandes categorías funcionales: (I) Dispersión por “cosecha imperfecta”, realizada por granívoros que se alimentan de las mismas semillas pero una proporción de éstas eventualmente escapa de la muerte y germina, convirtiéndose a los depredadores en dispersores ocasionales. (II) Dispersión por adhesión externa, donde las semillas en la planta madre se adhieren accidentalmente a la superficie externa de los animales. Este tipo de dispersión no se la considera un mutualismo pues el inadvertido dispersor no recibe ningún beneficio de la planta (Herrera 2002). (III) Dispersión vía el interior de los animales, donde las semillas maduras dentro de frutos carnosos son ingeridas por vertebrados frugívoros y luego escupidas, regurgitadas o defecadas en condiciones aptas para la germinación. Este último constituye el sistema de dispersión mutualista más difundido y más diverso ecológica y evolutivamente, en que los animales obtienen alimento de las plantas que visitan y las plantas son beneficiadas por el servicio de dispersión de su progenie (Herrera 2002). El movimiento de semillas a grandes distancias de la planta madre es un fenómeno poco común pero de enorme importancia ecológica y evolutiva (Cain et al. 2000, Trakhtenbrot et al. 2005, Soons y Ozinga 2005) y que es fundamentalmente mediado por animales dispersores (Sorensen 1986, Nason et al. 1997, Jordano et al. 2007). La posibilidad de cuantificar la dispersión

y establecimiento de semillas es crucial para determinar la conectividad genética actual de las poblaciones de plantas remanentes en fragmentos de bosque. Mientras la dispersión de polen involucra el movimiento de un genoma haploide, la dispersión de semillas involucra el movimiento de genes derivados de ambos padres. Por lo tanto, en términos de unidad, la dispersión de semillas contrarresta más efectivamente la diferenciación entre poblaciones que la dispersión de polen (Nason et al. 1997). Asimismo, a diferencia del flujo de polen, que implica la migración de genes entre poblaciones establecidas, el flujo de semillas puede resultar tanto en migración como en colonización de hábitats vacantes. Así, esta fase de dispersión diploide independiente es fundamental en tanto que provee el potencial para colonizar y adaptarse a nuevos ambientes (Cain et al. 2000, Wilcock y Neiland 2002).

Dispersores de semillas

Al igual que los polinizadores, los animales dispersores varían en su susceptibilidad a la fragmentación. Especies restringidas exclusivamente al consumo de frutos (i.e., frugívoros estrictos al menos en algún momento de sus vidas), presentarán un mayor riesgo de extinción local que especies más oportunistas en el uso del recurso (i.e., especies con dietas mixtas o frugivoría irregular) (Estrada et al. 1993, Turner 1996, Thiollay 1999, Moran et al. 2004). Asimismo, dentro de los considerados frugívoros estrictos existen aquellos que consumen frutos sobre una o unas pocas especies de plantas y otros que consumen frutos sobre un amplio espectro de especies vegetales. Esta especialización evolutiva al nivel de especies es análoga a la caracterización de la especialización en la interacción planta-polinizador. Otro aspecto clave en la susceptibilidad de los dispersores a la fragmentación, como ocurre con los polinizadores, es su capacidad de movimiento, pues les confiere el potencial de utilizar recursos a diferentes escalas espaciales. Especies de dispersores con poca movilidad se verán más afectadas por la fragmentación que aquellas con mayor movilidad (Estrada et al. 1994, Kattan et al. 1994, Chirrello 1999). Los mamíferos frugívoros no voladores (e.g., primates y roedores) y reptiles frugívoros tienen menor capacidad de cruzar las matrices antropogénicas hostiles que circundan las áreas de bosque, en tanto que para las aves y los murciélagos frugívoros esta posibilidad es mucho más factible (Guariguata et al. 2000, Griscom et al. 2007). No obstante, como se ha observado con polinizadores, el rasgo de movilidad no asegura por sí mismo que los animales dispersores voladores efectivamente crucen las matrices. Por ejemplo, en un paisaje fragmentado del sur de México, el movimiento de Tucanes (*Ramphastos sulfuratus*) se vio restringido a parches que presentaban un bajo valor costo-distancia, existiendo un umbral de costo-distancia más allá del cual los movimientos entre los fragmentos fueron muy raros (Graham 2001). Similarmente, al evaluar los movimientos de aves en paisajes fragmentados de la selva amazónica, Van Houtan et al. (2007) encontraron que las aves se mueven mayores distancias dentro de bosques continuos que entre fragmentos. Actualmente se están desarrollando modelos espacialmente explícitos de dispersión y ocupación de parches de animales en ambientes fragmentados que utilizan parámetros cada vez más realistas al tiempo que incorporan aspectos de la configuración e historia del paisaje, características de movilidad de los animales, comportamiento, etc. (e.g., Alderman et al. 2005, Pearson y Dawson 2005, Gros et al. 2006, Castellon y Sieving 2006). Estos tipos de modelos acoplados a estudios

empíricos serán una poderosa herramienta para evaluar y predecir la dinámica del movimiento de animales dispersores en ambientes fragmentados.

Plantas dispersadas por animales

Como consecuencia de la fragmentación de hábitat, en general las comunidades de animales son inmediatamente afectadas, mientras que las comunidades vegetales pueden permanecer sin cambios por un largo período de tiempo (Corlett y Turner 1997, Phillips 1997). En plantas que dependen de animales para dispersarse, los cambios en la composición de la comunidad animal que afecten a especies frugívoras también afectarán los procesos de dispersión de semillas y reclutamiento de plántulas (e.g., Santos et al. 1999, Benítez-Malvido 1998, Cordeiro y Howe 2001, Marsh y Loiselle 2003, Jordano et al. 2007). La cantidad de lluvia de semillas que llega a fragmentos y bosques continuos podría verse alterada por cambios en la diversidad, abundancia, dieta o comportamiento de los animales dispersores (Bond 1994, Harrington et al. 1997, Bruna 2002). Como ocurre con la polinización, el colapso de los mutualismos de dispersión como consecuencia de la fragmentación puede resultar en la extinción local de especies vegetales en el mediano o largo plazo en los fragmentos remanentes (Bond 1994, Hobbs y Yates 2003). En este sentido, los factores que determinan la probabilidad de disrupción del mutualismo de dispersión son similares a los indicados para el mutualismo de polinización y que afectan la reproducción de las plantas, aunque existen algunos aspectos adicionales. Similarmente a lo planteado para el mutualismo de la polinización, el grado de dependencia de las plantas en el mutualismo de la dispersión, en este caso para disparar la germinación y el efectivo reclutamiento de plántulas, también estaría determinando mayor susceptibilidad a la fragmentación y pérdida de hábitat (Bond 1994) aunque es un aspecto poco conocido. En principio se reconoce como un rasgo muy variable, con plantas que son muy dependientes de los dispersores para la germinación (revisado en Janzen 1983), y el reclutamiento (Slingsby y Bond 1985, Louda 1989) y otras muy poco dependientes (Janzen 1983, Pierce y Cowling 1991). Una alta dependencia sobre los dispersores implica que las semillas de las especies vegetales necesitan indefectiblemente pasar por el tracto digestivo de animales para poder germinar y/o ser depositadas en sitios con condiciones que faciliten la germinación. Determinar este rasgo en especies vegetales no es una tarea sencilla, pero definitivamente es información muy importante para determinar el grado de susceptibilidad en la dispersión frente a la fragmentación de hábitat. El nivel de susceptibilidad a la fragmentación considerando el grado de especialización en el mutualismo de dispersión podría enmarcarse análogamente sobre la hipótesis que surge para la especialización en la polinización (Bond 1994, Aizen et al. 2002, Aguilar et al. 2006). Esto es, plantas que presenten un amplio ensamble de especies de frugívoros dispersores de semillas podrían ser menos susceptibles a los cambios ocasionados por la fragmentación en comparación con plantas que presenten un reducido ensamble de frugívoros (Bond 1994). Siguiendo esta analogía, y considerando que también se ha observado que las redes de interacciones planta-dispersor presentan en la naturaleza una fuerte asimetría (Bascompte et al. 2003), podríamos anticipar una ausencia de diferencias en la susceptibilidad entre plantas especialistas y generalistas en la dispersión, a partir de la hipótesis planteada por Ashworth et al. (2004). En este caso, no obstante, esta explicación teórica debería

apoyarse en evidencia empírica, para lo cual se deberá incrementar sustancialmente el número de estudios de caso de los efectos de fragmentación sobre el proceso de dispersión de especies vegetales conociendo paralelamente el grado de especialización del dispersor. Una cuestión importante a considerar, sin embargo, es que a diferencia de la interacción planta-polinizador, donde la enorme mayoría de polinizadores son insectos voladores, en el caso de la interacción planta-dispersor deberíamos considerar no sólo el número de parejas de dispersores de la planta y el grado de especialización en el recurso del dispersor (i.e., el grado de especialización evolutiva de la planta y el dispersor respectivamente), sino también las características en términos de movilidad de los gremios de dispersores incluidos en los ensamblajes de las plantas. En un caso extremo se podría esperar que los efectos de fragmentación sean muy diferentes para dos plantas generalistas en la dispersión si una de ellas interactúa con dispersores voladores (e.g., aves y murciélagos) y la otra sólo con dispersores no voladores (roedores, primates, reptiles, etc.). Dentro de la literatura generada hasta el momento, la capacidad de movimiento del vector de dispersión aparece como una característica determinante en la capacidad de aminorar los efectos de fragmentación sobre el proceso de dispersión de las plantas. Se ha observado con cierta consistencia que las especies vegetales dispersadas por viento son menos afectadas por la fragmentación que las dispersadas por animales. Dentro de estas últimas en ciertos casos se ha observado que las dispersadas por vertebrados voladores son menos afectadas que las dispersadas por mamíferos no voladores (e.g., Foster et al. 1986, Fore et al. 1992, Tabarelli et al. 1999, Bacles et al. 2006, Laurance et al. 2006, Price 2006). Un aspecto interesante observado en algunos estudios es la relación positiva entre el éxito reproductivo de las plantas y la probabilidad de atraer más animales dispersores (e.g., Blake y Hoppes 1986, Ratiarison y Forget 2005). Es decir, la capacidad de atraer dispersores puede depender de la cantidad de frutos producidos por el individuo en un evento reproductivo, independientemente de la condición de fragmentación. En estos casos, podrían observarse efectos en cascada o bien de compensación entre ambos procesos. Si los individuos en fragmentos de bosque sufren disminuciones en su éxito reproductivo también presentarán menor cantidad y/o diversidad de visitas de animales dispersores, aún cuando sus dispersores tengan el potencial de llegar a esos fragmentos. Por el contrario, una alta producción de frutos en fragmentos podría atraer a más frugívoros oportunistas que igualen los niveles de remoción de semillas a los bosques continuos (Ratiarison y Forget 2005). En este sentido podríamos especular que las plantas que posean sistemas de autoincompatibilidad, cuya producción de frutos se ve negativamente afectada en ambientes fragmentados (Aguilar et al. 2006) y que sean dispersadas por frugívoros también podrían sufrir una disminución en el proceso de dispersión, independientemente de los efectos que la fragmentación ejerza sobre sus frugívoros dispersores.

Dispersión de plantas en ambientes fragmentados

Debido al comportamiento de los animales dispersores en sus patrones de forrajeo y deposición de las semillas, existe una mayor dificultad para evaluar el proceso de dispersión mediado por animales en comparación con los modelos de dispersión por viento (Nason et al. 1997). Es por esto que los estudios empíricos de los efectos de fragmentación sobre la dinámica de dispersión en plantas que utilizan animales dispersores

son más escasos que estudios sobre polinización (Hobbs y Yates 2003). Esto limita la posibilidad de establecer generalizaciones, de manera que nos remitiremos a revisar los estudios de caso y evaluar las tendencias encontradas hasta el momento. A partir de una búsqueda bibliográfica en el ISI Web of Science utilizando las palabras clave “fragment* AND seed dispers*” encontramos más de 350 artículos que evaluaban algún aspecto de la dispersión de semillas en ambientes fragmentados entre los años 1985 a 2007. Entre estos trabajos existe una enorme heterogeneidad de objetivos, temáticas, aproximaciones (teóricas y empíricas) y organismos estudiados. Entre estas contribuciones se pueden destacar estudios realizados en el contexto de la fragmentación de hábitat para evaluar (I) parámetros genéticos en plantas asociados al proceso de dispersión de semillas, (II) la dinámica de movimiento de animales dispersores, (III) desarrollo de modelos teóricos para evaluar dispersión de semillas y animales dispersores y (IV) estudios observacionales de la dinámica de dispersión de plantas en ambientes fragmentados. Entre estos últimos estudios se encuentran trabajos en plantas dispersadas por viento, por adhesión externa al cuerpo de animales y por ingestión mediada por frugívoros, sobre estos últimos concentramos nuestra atención. Encontramos 29 artículos que evaluaron los efectos de la fragmentación de hábitat sobre la dispersión de semillas de especies vegetales mediada por frugívoros (Apéndice I). Las metodologías, escalas y aproximaciones entre estos estudios fueron variadas, un sólo estudio realizó un experimento natural utilizando frutos artificiales (Galetti et al. 2003), mientras que en 19 trabajos se evaluaron los efectos de fragmentación sobre la dispersión de 41 especies vegetales focales, en tanto que 9 trabajos evaluaron estos efectos al nivel de la comunidad, considerando múltiples especies vegetales sin identificarlas individualmente. Entre estos últimos, los resultados surgen a partir de censos de especies vegetales, sus semillas o plántulas y/o de sus dispersores frugívoros (porcentaje, riqueza, etc.) en ambientes fragmentados y continuos. La enorme mayoría de los estudios han sido realizados con árboles de bosques tropicales, sólo 6 trabajos en bosques templados y 1 en bosques subtropicales. Para cada trabajo caracterizamos la capacidad de movilidad del ensamble de frugívoros dispersores como voladores (aves y murciélagos), no voladores (fundamentalmente primates y roedores) o de ambos tipos. Las tendencias encontradas en cada estudio (a nivel de la comunidad y de las especies), muestran que en la mayoría de ellos se documentan efectos negativos de la fragmentación sobre el proceso de dispersión de las plantas estudiadas (Figura 10.4A). Al evaluar las tendencias sobre las 41 especies vegetales, se observa que el 85% de ellas presenta efectos negativos sobre el proceso de dispersión en ambientes fragmentados (Figura 10.4A) medido de diferentes formas (e.g., % semillas removidas o dispersadas, número de frutos consumidos, número de plántulas, etc.). La capacidad de movimiento de los animales frugívoros asociados a las plantas no parece reflejar susceptibilidad diferencial a la fragmentación (Figura 10.4B). Esto indicaría que los frugívoros voladores no necesariamente son más hábiles en cruzar matrices hostiles. No obstante, al examinar las escalas de trabajo de los estudios se observa que difieren ampliamente en las características de los paisajes fragmentados estudiados (e.g., rango de tamaños de parches, grado de conectividad del paisaje, tipo de matriz, etc.). Es posible que estas diferencias impidan observar si la capacidad de movimiento de los frugívoros es un factor que indique mayor o menor susceptibilidad a los efectos de pérdida y fragmentación de hábitat sobre el proceso de dispersión de semillas. Las diferencias en las características de los estudios en términos de escalas, metodologías

Apéndice I. Trabajos que evaluaron la relación entre fragmentación de hábitat y el proceso de dispersión mediado por animales frugívoros. Resultados: Efecto positivo significa que a medida que aumenta la fragmentación de hábitat aumenta la variable respuesta (medida de dispersión de semillas), efecto negativo significa que a medida que aumenta la fragmentación de hábitat disminuye la variable respuesta. Sin efecto indica que no se encontró relación o efecto alguno de la fragmentación sobre la variable respuesta.

Sistema Natural	Aproximación	Escala de fragmentación	Variable respuesta	Especies vegetales	Formas de vida	Dispersores	Efecto	Referencia
Tropical	Observacional	Borde vs centro bosque	Riqueza de semillas dispersadas	Comunidad	Árbol	Murciélagos y aves	No hay	Arteaga et al. (2003)
Tropical	Observacional & Modelado	Paisaje, fragmentos de <1 – 95 ha	% especies dispersadas por Lemur	Comunidad	Árbol	Lemur catta	No hay	Bodin et al. (2006)
Tropical	Observacional	Fragmentos de 1 y 10 ha y bosque continuo	Abundancia de plántulas	Heliconia acuminata	Herbácea	Aves	Negativo	Bruna (2002)
Tropical	Observacional	Paisaje, fragmentos de ~10 – 2000 ha	% especies dispersadas por aves	Comunidad	Árbol	Aves	Negativo	Cardoso da Silva & Tabarelli (2000)
Tropical	Experimental	22 fragmentos, rango 1 – 50 ha	Número de semillas removidas	<i>Diospyros abyssinica</i>	Árbol	Monos y aves	Negativo	Champan et al. (2003)
Tropical	Observacional	Fragmentos de 2 – 31 ha y bosque continuo	Número de semillas removidas	<i>Lophomychia usambarensis</i>	Árbol	Aves	Negativo	Cordeiro & Howe (2003)
Tropical	Observacional	Fragmentos de 0,5 – 500 ha y bosque continuo (3500 ha)	Riqueza y abundancia de plántulas	<i>Apsophylla obtusifolia</i> <i>Amicizia kameriae</i> <i>Allanblachia stuhlmannii</i> <i>Beilschmiedia koeo</i> <i>Cephalosphaera usambarensis</i> <i>Allophylus meliolorus</i> <i>Cola greenwayi</i> <i>Lophomychia usambarensis</i> <i>Absorptopsis schumannii</i> <i>Marranthes guetzeniana</i>	Árbol	Monos y aves	Negativo Negativo Negativo Negativo Negativo Negativo Negativo Negativo Negativo Negativo	Cordeiro & Howe (2001)
Tropical	Observacional	Cinco fragmentos de 130 – 1400 ha y continuo (8500 ha)	Estimación de semillas removidas	<i>Prunus africana</i>	Árbol	Monos y aves	Positivo	Farwig et al. (2006)
Tropical	Experimental	Nueve fragmentos de 19 – 79000 ha	Número de semillas removidas	<i>Astracaryum aculeatissimum</i>	Árbol	Rodedores	Negativo	Galetti et al. (2006)
Tropical	Experimental	Ocho fragmentos de 251 – 36000 ha	Número de frutos consumidos	3 morfoespecies	No aplica	Aves	Negativo	Galetti et al. (2003)
Templado	Observacional	Cobertura de bosque a 10 – 100 m alrededor del árbol	Número de frutos consumidos	<i>Catalpa mungyna</i>	Árbol	Aves	Negativo	García & Chacoff (2007)
Tropical	Observacional	Seis fragmentos de 3 – 220 ha	Estimación de frutos consumidos	<i>Allophylus abyssinicus</i> <i>Combium oligocarpum</i> <i>Musa lanceolata</i> <i>Rapanea melanophloea</i> <i>Xymalos monospora</i>	Árbol	Aves	Negativo Negativo Negativo Negativo Negativo	Ghiutru et al. (2002)

Tropical	Observacional	Siete fragmentos de 0.8 – 12 ha y bosque continuo (650 ha) Tres fragmentos de 140 – 350 ha y bosque continuo (1500 ha)	Número de frutos consumidos Número de semillas removidas	<i>Dendropanax arboreus</i> <i>Berseria smarubia</i> <i>Dipteryx panamensis</i> <i>Carapa guianensis</i>	Árbol Árbol	Aves Roedores	No hay No hay Negativo Positivo	Graham et al. (2002) Guariguata et al. (2002)
Tropical	Experimental	Sitio con tala selectiva (140 ha) y bosque continuo (1500 ha)	Tasa de remoción de semillas	<i>Welfia regia</i> <i>Lecythis amplia</i> <i>Carapa nicaraguensis</i> <i>Minquartia guianensis</i> <i>Virola koschuyi</i> <i>Otoba neogranatensis</i>	Árbol	Mamíferos Roedores Roedores Aves & Mamíferos Aves Aves	No hay Negativo Negativo Positivo Positivo No hay	Guariguata et al. (2000)
Templado	Observacional	Fragmentos con mayor y menor conectividad (>1 – 49 ha)	Riqueza y abundancia de plántulas	Comunidad	Árbol	Muchos	Negativo	Hewitt et al. (2002)
Tropical	Experimental	Fragmentos de 1 y 10 ha y bosque continuo	Riqueza de especies vegetales dispersadas por animales	Comunidad	Árbol	Muchos	Negativo	Laurance et al. (2006)
Templado	Observacional	Bordes de alto contrastante con matriz vs bordes de bajo contraste con matriz	Tasa de remoción de semillas	Quercus laurina	Árbol	Roedores	Negativo	Lopez Barrera et al. (2007)
Tropical	Observacional	Siete fragmentos de 1 – 75 ha y bosque continuo	Composición y abundancia de plántulas de especies cuyos frutos consumen los monos	Comunidad	Muchas	Monos	Negativo	Marsh & Loiselle (2003)
Templado	Observacional	Cinco parches de 4-8 ha que difieren en su proximidad con bosque continuo	% trampas que recibieron lluvia de semillas	<i>Fagus grandifolia</i> <i>Prunus acutim</i> <i>Prunus ceratina</i> <i>Vitis riparia</i>	Árbol	Aves	Negativo Negativo Negativo Negativo	McEuen & Curran (2004)
Subtropical	Observacional	Fragmentos remanentes vs continuo (no se dan medidas)	Abundancia relativa de aves frugívoras	Comunidad	Muchas	Aves	Negativo	Moran et al. (2004)
Tropical	Observacional	Fragmento de 250 ha y bosque continuo de 49000 ha	Tasa de visitas y consumo efectivo de frutos	<i>Cabralea canjerana</i>	Árbol	Aves	Negativo	Pizo (1997)
Tropical	Observacional	Cuatro islas de 0.4 – 22 ha y bosque continuo (1000 ha)	Número de semillas removidas	<i>Tetragastris alissima</i>	Árbol	Monos y aves	No hay	Rattarison & Forget (2005)
Templado	Experimental	Ocho fragmentos de 0.2 – 16 ha y dos bosques de 150 – 270 ha	Tasa de remoción de frutos	<i>Juniperus thurifera</i>	Árbol	Aves y roedores	Negativo	Santos & Tellieras (1994)
Templado	Observacional	18 fragmentos de 0.1 – 3 ha y dos bosques de 150 – 270 ha	Número de semillas en fecas de aves	<i>Juniperus thurifera</i>	Árbol	Aves y roedores	Negativo	Santos et al. (1999)
Tropical	Observacional	Ses sitios de regeneración de 2000-2500 m ²	Abundancia y riqueza de plántulas nativas	Comunidad	Muchas	Muchos	Negativo	Shono et al. (2006)
Tropical	Observacional	Cinco fragmentos de 5 – 7900 ha	Número de especies son síndromes de dispersión por frugívoros	Comunidad	Muchas	Muchos	Negativo	Tabarelli et al. (1999)
Tropical	Experimental	Fragmentos de 1 ha conectados por corredores de 25X150m	Número de semillas en fecas de aves	<i>Ilex vomitoria</i> <i>Myrica carifera</i>	Arbusto Arbusto	Aves Aves	Negativo Negativo	Tewksbury et al. (2002)
Tropical	Observacional	Islas creadas por inundación (<2 ha) vs bosque continuo	Número de endocarpos	<i>Attalea balyanaeae</i>	Árbol	Mamíferos no voladores	Negativo	Wright & Duben (2001)

y variables evaluadas, sumadas a un número relativamente bajo de especies vegetales estudiadas comprometen por el momento la posibilidad de realizar generalizaciones cuantitativas más robustas. No obstante, las fuertes tendencias encontradas en esta revisión cualitativa permiten afirmar que la fragmentación altera los patrones de forrajeo de los animales frugívoros y consecuentemente disminuye la cantidad de semillas dispersadas de la mayoría de las especies estudiadas. Estos cambios podrían tener un impacto en los procesos de reclutamiento y establecimiento de plántulas, afectando la dinámica demográfica de las plantas en fragmentos de bosque (Hobbs y Yates 2003).

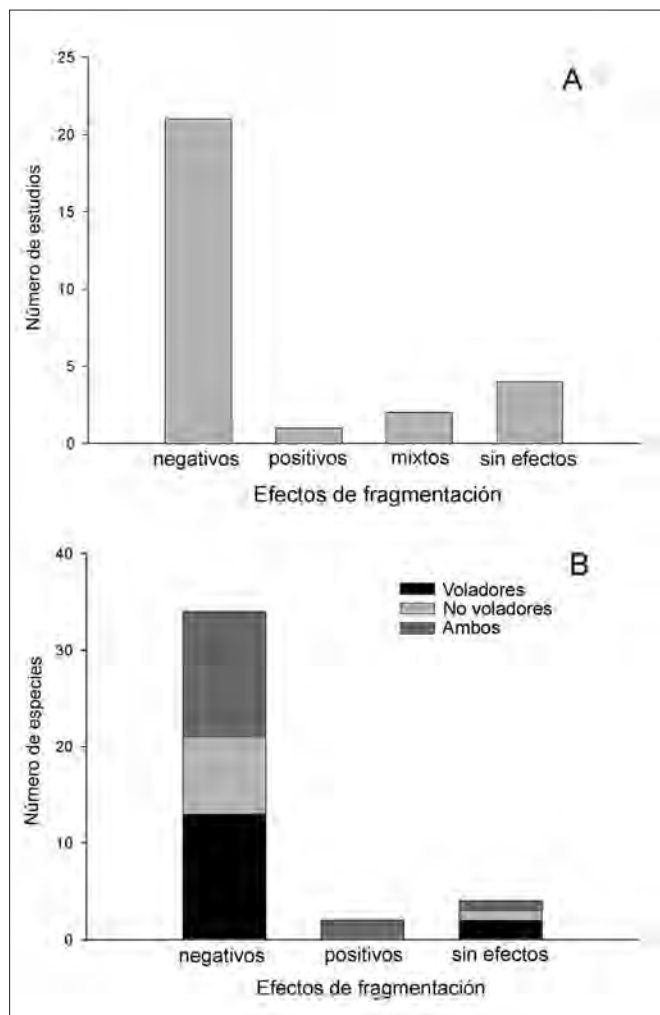


Figura 10.4. Número de estudios (A) y de especies (B) con efectos negativos, positivos, mixtos y neutros de fragmentación de hábitat sobre el proceso de dispersión de semillas mediado por animales frugívoros.

10.4. Interacciones antagonistas en ambientes fragmentados

Interacción planta-herbívoro

La herbivoría es una de las áreas más relevantes en el estudio de las interacciones antagonistas planta - animal debido a que se trata de un importante componente en la dinámica de casi todos los ecosistemas (Crawley 1997b). El daño producido por los herbívoros puede tener un impacto negativo en el crecimiento y éxito reproductivo de las plantas (Zangerl et al. 2002), lo cual puede a su vez, influir en los balances competi-

tivos y finalmente en la composición de la comunidad (Janzen 1970, Dirzo 1984). El proceso de herbivoría representa el primer eslabón de las cadenas tróficas, afectando la cantidad de energía que llegará a los niveles tróficos superiores a través de depredación y parasitismo (Cebrian 2004). Se ha postulado que sistemas más productivos sostendrán una mayor riqueza de especies que sistemas menos productivos, permitiendo el desarrollo de cadenas tróficas más largas y diversas (Wright 1983, Srivastava y Lawton 1998). Por otra parte, la herbivoría no sólo afecta a los niveles tróficos directamente relacionados con los herbívoros sino también a los descomponedores y, como consecuencia, al proceso de ciclado de nutrientes. Esto es así debido a que el daño provocado por los herbívoros en las hojas, así como los desechos que éstos generan, acelerarían el proceso de descomposición, permitiendo que la planta disponga de nutrientes para crecimiento (Mulder et al. 1999, Chapman et al. 2003). La herbivoría juega un papel crucial en el desempeño de las plantas, ya que puede afectar directamente a la ganancia de carbono de éstas mediante la remoción de tejido fotosintético e, indirectamente, a través de la inducción de compuestos defensivos costosos o interrumpiendo el movimiento de agua y nutrientes (Zangerl et al. 2002). En este sentido, la presencia de herbívoros y el daño que éstos provocan afectarán negativamente la aptitud de las plantas dependiendo de la fenología, la magnitud y la localización del daño realizado ya que, por ejemplo, la remoción de tejidos reproductivos o de plántulas tendría un profundo impacto en la dinámica poblacional de las especies (Zangerl et al. 2002, Bach y Kelly 2004). Esta situación convierte a la herbivoría en una fuerza capaz de alterar la estructura genética, poblacional y comunitaria de la vegetación, así como los procesos y dinámica de los ecosistemas (Chapin III et al. 1996, Crawley 1997ab). Sin embargo, no todas las plantas tienen igual palatabilidad, ni todas responden a la herbivoría de la misma manera (Coley y Kursar 1996). En tal sentido, las diferencias tanto en los niveles de ataque como en la respuesta al daño, podrían alterar los balances competitivos entre plantas, determinando la coexistencia o exclusión de especies (Carson y Root 2000, Center et al. 2005). Por ejemplo, se ha demostrado que el éxito de algunas especies invasoras podría estar relacionado con la ausencia de interacciones antagónicas como la herbivoría (Keane y Crawley 2002).

Herbivoría y fragmentación

La consecuencia más obvia del proceso de fragmentación es la pérdida de hábitat para las especies, unida al aislamiento de los hábitats remanentes y al incremento en la proporción de ambiente de borde (Fahrig 2003). Este último aspecto que introduce la fragmentación es muy importante pues también puede afectar la dinámica de las interacciones planta-animal. Los bordes de bosque generados por deforestación se encuentran sometidos a condiciones microclimáticas más extremas que el interior, dependiendo de la estructura de la vegetación de la matriz circundante. Cerca de los bordes la luminosidad es mayor, existe mayor amplitud térmica, la humedad es menor, y son más frecuentes los incendios y las caídas de árboles debido al viento (Murcia 1995, Kapos et al. 1997, Didham y Lawton 1999). Los niveles de herbivoría pueden ser modificados tanto por fuerzas ascendentes, determinadas por los recursos abióticos y las plantas, como por fuerzas descendentes, producto del control de los herbívoros ejercido por sus enemigos naturales (Power 1992). Entre las primeras, las características químicas y morfológicas

de las plantas (Coley y Kursar 1996, Perez-Harguindeguy et al. 2003) y la composición de especies de la comunidad vegetal (Landsberg y Ohmart 1989) pueden determinar la cantidad de energía y nutrientes disponible para los herbívoros. Por otra parte, los procesos descendentes, como depredación y parasitismo, podrían mantener los niveles de herbivoría bajo control mediante la regulación de los tamaños poblacionales de los herbívoros (Hairston et al. 1960). La fragmentación del hábitat puede modificar, como ha sido demostrado ampliamente, tanto factores relacionados a los procesos ascendentes como a los descendentes (Saunders et al. 1991). A continuación evaluamos cómo la fragmentación puede afectar estas dos fuerzas de control de la herbivoría.

Control ascendente de la herbivoría

Cambios en las condiciones ambientales pueden reducir el tamaño de las hojas y aumentar su dureza (Oguchi et al. 2006), lo cual podría determinar menores niveles de herbivoría en los bordes de bosque o en remanentes pequeños sometidos a una mayor relación perímetro/área. Contrariamente, una mayor luminosidad acompañada por el reemplazo de las especies de interior por plantas de crecimiento rápido más palatables (Crawley 1997) podrían permitir el desarrollo de poblaciones de herbívoros más densas (Wright 1983) incrementando los niveles de herbivoría en bordes. En este sentido, plantas con un bajo balance entre Carbono y Nitrógeno y baja dureza de hojas (usualmente encontrados en especies de crecimiento rápido) serían preferidas por herbívoros generalistas (Pérez-Harguindeguy et al. 2003). La evidencia indica que la fragmentación del hábitat puede afectar a la comunidad vegetal, disminuyendo la riqueza y alterando la composición de especies (Iida y Nakashizuka 1995, Lawesson et al. 1998, Hill y Curran 2001, Honnay et al. 2002, Laurance et al. 2002, Cagnolo et al. 2006). La disminución en la riqueza de especies de plantas puede afectar positivamente a los niveles de herbivoría ya que se ha encontrado mayor daño en forestaciones monoespecíficas al compararlas con plantaciones mixtas (Vehviläinen et al. 2006). Por otra parte los bordes o los remanentes de hábitat pequeños, al tener una gran superficie de contacto entre dos tipos de ambiente, podrían contener tanto especies de interior como de la matriz circundante (Brothers y Springarn 1992, Murcia 1995). En este sentido, en remanentes pequeños de bosque templado de Estados Unidos, se registró una mayor densidad y diversidad de lepidópteros plaga de cultivos que en bosques de mayor tamaño (Summerville 2004ab). Sin embargo, la relación entre la presencia de estas especies y los niveles de herbivoría que soportan las plantas no ha sido evaluada. Al mismo tiempo, cambios en el comportamiento de los herbívoros podrían aumentar los niveles de herbivoría en bordes o parches de bosque remanentes de menor tamaño, ya que algunas especies de insectos podrían verse obligadas a depositar sus huevos en mayor densidad o sobre plantas no preferidas ante la escasez o ausencia de plantas hospederas o sobreabundancia de competidores (Fagan et al. 1999, Elzinga et al. 2005).

Control descendente de la herbivoría

La fragmentación de hábitat puede afectar de manera descendente a los niveles de herbivoría, a través de cambios en el control ejercido por los enemigos naturales de los herbívoros (Power 1992). La depredación de herbívoros tendría un efecto estabilizador

en la comunidad vegetal ya que la ausencia de enemigos naturales de herbívoros produciría un efecto en cascada pudiendo afectar a la comunidad vegetal (Dyer y Letourneau 1999, Dyer y Stireman III 2003). La hipótesis de rango trófico (Holt et al. 1999) postula que la sensibilidad a la fragmentación de hábitat aumenta a medida que se asciende en las cadenas tróficas, dado que las especies consumidoras experimentan los efectos de la fragmentación sobre sus propias poblaciones y las de sus recursos (Kruess y Tscharntke 1994, Zabel y Tscharntke 1998). Modelos basados en la teoría de metapoblaciones coinciden en que los depredadores serían más afectados por la fragmentación que sus presas, e indican que la ausencia de los primeros podría resultar en explosiones poblacionales de herbívoros y en sobreexplotación de las plantas (Kondoh 2003, Solé y Montoya 2005). La evidencia empírica actual parece apoyar estos resultados ya que se registraron menores niveles de mortalidad de herbívoros por parasitismo en ambientes fragmentados (Roland 1993, Kruess y Tscharntke 1994, Taylor y Merriam 1996, Thies et al. 2003, Valladares et al. 2006), aunque no siempre esta relajación del control biológico resultó en disminuciones de los niveles de herbivoría (Valladares et al. 2006). Los casos más notables de cascadas tróficas provienen de las islas de hábitat remanente generadas luego de la inundación de selvas tropicales para la formación de lagos en Panamá y Venezuela. Allí se observó el proceso de relajación de las comunidades biológicas provocado por la pérdida y aislamiento de hábitats, constituyendo experimentos naturales de gran magnitud. En estos sistemas, los depredadores de mayor tamaño se extinguieron de las islas más pequeñas, liberando de control descendente a las poblaciones de herbívoros como hormigas cortadoras (Rao 2000, Terborgh et al. 2001, Feeley y Terborgh 2006). Como resultado de esto, los herbívoros aumentaron considerablemente sus poblaciones en islas pequeñas, modificando la comunidad vegetal a través de la remoción de las plántulas más palatables (Rao et al. 2001, Terborgh et al. 2006).

Evidencia empírica

Realizamos una revisión de la literatura generada hasta el momento en relación a los efectos de fragmentación sobre el proceso de herbivoría. Los estudios que abordaron explícitamente la relación entre fragmentación y herbivoría se resumen en el Apéndice II, indicando sus características y resultados más relevantes. En esta revisión no se contemplaron trabajos donde el origen de la fragmentación del hábitat era natural (ecotonos, mosaico natural de parches, etc.), ni tampoco trabajos que registraran daños sobre partes reproductivas de las plantas, o aquellos en que se infieren los niveles de herbivoría a partir de la densidad de herbívoros sin mediciones directas. De esta manera, se incluyeron sólo aquellos estudios en que la fragmentación era producto de remoción de la vegetación original como consecuencia de la actividad humana o mediante su manipulación con fines experimentales. La mayor parte de los trabajos analizados se desarrollaron en bosques templados, mediante aproximaciones observacionales. La diferencia entre borde e interior es uno de los tópicos más abordados, siendo la mayoría de los estudios de una temporada de duración y enfocados a una especie de planta. Los estudios que analizaron el efecto del aislamiento y área de fragmento muestran resultados dispares indicando que la fragmentación del hábitat puede ocasionar incrementos o reducciones en los niveles de herbivoría. Tampoco se observan tendencias claras en lo

Apéndice II. Características de los estudios revisados que abordan la relación entre fragmentación del hábitat y herbivoría. Resultados: Efecto positivo significa que a medida que aumenta la variable independiente aumenta la variable respuesta, efecto negativo significa que a medida que aumenta la variable independiente disminuye la variable respuesta. Sin efecto indica que no se encontró relación o efecto alguno de la variable independiente sobre la respuesta.

Sistema natural	Aproximación	Escala de fragmentación	Variable respuesta	Duración (temporadas)	Especies vegetales	Forma de vida de plantas	Herbívoros	Efecto	Referencia
Bosque templado	Observacional	Aislamiento como distancia al vecino más cercano (0 - 803 m)	% de hojas dañadas	3	<i>Lindera enzoin</i>	Plántulas de árbol	Insectos	Positivo	McEuen & Curran (2005)
Humedal	Experimental	Aislamiento como distancia a la fuente (30 - 800 m)	% de tallos dañados	1	<i>Sporadanthus ferrugineus</i>	Hierba	Insectos	Negativo	Watts & Didham (2006)
Selva tropical	Experimental	Área de fragmento (selva continua - 100 - 1 ha)	% de hoja removida	1	<i>Pouteria coarctata</i> <i>Chrysophyllum pomiferum</i> <i>Micropholis venulosa</i>	Plántulas de árbol	No especificado	No hay	Bentzen-Malvido et al. (1999)
Selva tropical	Observacional	Área de islas (rango: <1 - 1500 ha)	% de hoja removida	2	<i>Hæstera concinna</i> <i>Quateca lucens</i> <i>Protium panamense</i> <i>Protium tenuifolium</i>	Plántulas de árbol	Insectos	Positivo	Arnold & Asquit (2002)
Pastizal	Experimental	Área de parche (rango: 20.25- 0.25 m ²)	% biomasa perdida	1	<i>Trifolium repens</i>	Hierba	Invertebrados	Positivo	Ledergerber et al. (2002)
Agroecosistema	Experimental	Área como proporción de hábitat en círculos de paisaje de 1.5 km de diámetro (rango: 1 - 50%)	% de partes destruidas	1	<i>Brassica napus</i>	Hierba	Insectos	Negativo	Thies et al. (2003)
Bosque templado	Observacional	Área de fragmento de bosque (rango: <65 ha - bosque continuo)	% de hoja removida	1	<i>Angaphora costata</i>	Arbol	insectos	Negativo	Christie & Hochuli (2005)
Pastizal	Experimental	Área de parche (rango: 20.25- 0.25 m ²)	% de hoja removida	1	<i>Betonica officinalis</i>	Hierba	Invertebrados	Negativo	Stoll et al. (2006)
Bosque seco	Observacional	Área de fragmento de bosque (rango: >1000 - 0.1 ha)	Densidad de daños (# / m ²)	1	toda la comunidad	Toda la comunidad	Insectos	Positivo	Valladares et al. (2006)
Matorral templado	Observacional	Borde vs. interior de matorral	% de hoja removida	1	<i>Quillaja saponaria</i>	Arbusto	No especificado	No hay	Bresciano et al. (1999)

Bosque templado	Semi-manipulativo	Borde vs. interior de bosque	% de plántulas dañadas	2	<i>Batala lenta</i> <i>Quercus rubra</i> <i>Ailanthus altissima</i>	Plántulas de árbol	Roedores	Mayor herbivoría en bordes	Cadenasso & Pickett (2000)
Bosque templado	Semi-manipulativo	Borde vs. interior de bosque	% de hoja removida	2	<i>Acer rubrum</i> <i>Fraxinus americana</i> <i>Quercus palustris</i> <i>Quercus rubra</i>	Plántulas de árbol	No especificado	No hay	Meiners et al. (2000)
Bosque templado	Semi-manipulativo	Borde vs. interior de bosque	% de plántulas dañadas	1	<i>Quercus rubra</i>	Plántulas de árbol	Ciervos	Mayor herbivoría en bordes	Meiners & Martinkovic (2002)
Bosque templado	Semi-manipulativo	Borde vs. interior de bosque	% de plántulas dañadas	1	<i>Quercus rubra</i>	Plántulas de árbol	Conejos	Menor herbivoría en bordes	Meiners & Martinkovic (2002)
Bosque templado	Semi-manipulativo	Borde vs. interior de bosque	% de plántulas dañadas	1	<i>Quercus rubra</i>	Plántulas de árbol	Insectos	No hay	Meiners & Martinkovic (2002)
Bosque templado	Observacional	Borde vs. interior de bosque	% de plantas dañadas	1	<i>Alepis flavida</i>	Hemiparásita	Mamíferos	Mayor herbivoría en bordes	Bach & Kelly (2004)
Bosque templado	Observacional	Borde vs. interior de bosque	% de plantas dañadas	1	<i>Alepis flavida</i>	Hemiparásita	Insectos	Menor herbivoría en bordes	Bach & Kelly (2004)
Bosque templado	Observacional	Borde vs. interior de bosque	% de hoja removida	1	<i>Angophora costata</i>	Arbol	Insectos	Mayor herbivoría en bordes	Christie & Hochuli (2005)
Bosque seco	Observacional	Borde vs. interior de bosque	Densidad de daños (# / m ²)	1	toda la comunidad	Toda la comunidad	Insectos	Menor herbivoría en bordes	Valladares et al. (2006)

que respecta a las diferencias entre borde e interior repartiéndose la evidencia en partes iguales entre efectos positivos, negativos o neutros de los bordes sobre la herbivoría (Apéndice II). Los estudios analizados muestran una alta heterogeneidad, no sólo en los resultados obtenidos sino también en los enfoques y metodologías aplicadas. Más aún, algunos de estos estudios encontraron diferencias importantes en los niveles de herbivoría que soportan distintas especies de plantas y que la respuesta a la fragmentación puede ser diferente según el grupo de herbívoros en cuestión lo que, sumado a los cortos períodos de observación de la mayoría de los trabajos, disminuye la posibilidad de generalizar estos resultados.

El efecto de la fragmentación de hábitat sobre los niveles de herbivoría constituye un tópico de gran relevancia ecológica pero escasamente representado en la literatura. Es necesario no sólo incrementar los estudios sino también comenzar a diseñar estudios que permitan comprender mejor la relación entre herbivoría y fragmentación. Por ejemplo, poner a prueba hipótesis relacionadas a los mecanismos por los que la fragmentación podría afectar los niveles de herbivoría. En este sentido las visiones de control ascendente y descendente podrían aportar un buen marco teórico. Asimismo, unificar la metodología y medir la herbivoría como proporción de hoja o biomasa removida por herbívoros permitiría comparar resultados entre estudios ya que es la forma más comúnmente utilizada. Por otra parte, el marcado y seguimiento de hojas a lo largo de una temporada permitiría no solamente evaluar los niveles de daño sino también identificar variaciones temporales (Landsberg y Ohmart 1989).

Si se desea conocer la respuesta al nivel comunitario de los efectos de la fragmentación sobre la herbivoría, sería necesario ampliar el número de especies bajo estudio incluyendo plantas con diferentes estrategias de vida. Por otra parte, al existir mecanismos que pueden afectar de manera opuesta a los niveles de herbivoría, podría esperarse que en fragmentos, algunas especies muestren valores extremos de herbivoría pero que la respuesta promedio de la comunidad no muestre diferencias entre ambientes continuos y fragmentados. Esta situación podría abordarse estudiando los coeficientes de variación en los niveles de herbivoría que soportan las comunidades de plantas en fragmentos y continuos. Finalmente, sería muy interesante abordar el proceso de herbivoría en el marco del estudio de redes tróficas. Considerando que las especies se encuentran embebidas en intrincadas redes de interacción que raramente se presentan como cadenas lineales, el estudio de redes tróficas que involucre tanto a plantas y herbívoros como a sus enemigos naturales permitiría evaluar el papel de los efectos indirectos (mediados por especies no involucradas directamente en la relación) de la fragmentación sobre la herbivoría.

Interacción planta-depredador de semillas predisposición

Entre las interacciones antagonistas que involucran a plantas y animales, la depredación de semillas es considerada en numerosos ecosistemas como una de las mayores fuentes de mortalidad de la progenie vegetal (Nurse et al. 2003, Hulme y Kollmann 2005, Honek y Martinkova 2005, Nakagawa et al. 2005). El daño en las semillas puede ser producido por un amplio espectro de animales como mamíferos, aves e insectos (Bustamante y Simonetti 2000, Nakagawa et al. 2005, Orrock et al. 2006, Hanson et al. 2006), ya sea antes de ser manipulada por un agente dispersor (depredación pre dispersión) o

luego de dicha manipulación (depredación post dispersión). Los depredadores pueden reducir significativamente tanto la cantidad de semillas producidas por la planta (Louda et al. 1990, Johnson et al. 2004) como la calidad de las semillas sobrevivientes, ya que pueden consumir selectivamente semillas de mayor tamaño, las cuales constituyen un recurso más atractivo y de mayor calidad que las semillas pequeñas (Celis-Diez et al. 2004). Esto posteriormente puede repercutir en el banco de semillas de las poblaciones (en caso de poseerlo) y el reclutamiento de las plántulas (Louda et al. 1990, Schelin et al. 2004, Camargo-Ricalde et al. 2004, Honek y Martinkova 2005, Pizo et al. 2006), ya que las semillas de mayor tamaño producen plantas más vigorosas y con mayores habilidades competitivas (Celis-Diez et al. 2004, Weppeler y Stöcklin 2006). Entre la diversidad de depredadores de semillas, los insectos constituyen un grupo muy importante (Louda et al. 1990, Silvius 2005) llegando a ocasionar pérdidas en la producción de semillas superiores al 70% (Johnson et al. 2004, Camargo-Ricalde et al. 2004, Nakagawa et al. 2005, Horvitz et al. 2005). Al respecto, Nakagawa et al. (2005), encontraron para diferentes especies de la familia Dipterocarpaceae que la depredación ocasionada por insectos supera significativamente a la de vertebrados. La depredación de semillas afecta de manera directa el éxito reproductivo de las plantas, pues disminuye el número y la calidad de progenie producida. Estas alteraciones en la aptitud biológica de los individuos repercutirán en la dinámica demográfica de esas poblaciones (Sperens 1997, Cummings et al. 1999, Nurse et al. 2003, Camargo-Ricalde et al. 2004, Hulme y Kollmann 2005) lo cual tendrá consecuencias al nivel de la comunidad. En este sentido, existen antecedentes que indican que la intensidad de depredación de semillas se relaciona inversamente con la densidad de plántulas bajo la planta madre (Calvo-Irabien e Islas-Luna 1999, Santos y Telleria 1994, Fröborg y Eriksson 2003, Pizo et al. 2006). Es decir que en ausencia de depredadores la agregación de las plántulas sería mayor en las cercanías de la planta madre (Bustamante y Simonetti 2000) aumentando la competencia intraespecífica.

Los depredadores de semillas ejercen un rol importante en el mantenimiento de la diversidad de especies en una comunidad vegetal, disminuyendo la competencia interespecífica entre plantas (Janzen 1971a). Esto resulta de gran importancia al menos en algunos sistemas de alta diversidad como los bosques tropicales donde la estructura de la comunidad de árboles estaría progresivamente determinada por dicha competencia. Así, como resultado de la acción de los depredadores de semillas se espera encontrar una comunidad con mayor diversidad de especies de plantas, mientras que en ausencia de depredadores la comunidad estaría dominada por especies competitivamente superiores (Janzen 1970). De este modo, si los depredadores fueran removidos, es probable que la abundancia relativa de determinadas especies de plantas se modifique (Janzen 1971a). En el contexto de la fragmentación, se sabe que la riqueza de plantas de la comunidad disminuye como consecuencia directa de la disminución del área y la pérdida de hábitat (Cagnolo et al. 2006). En el mediano plazo, la menor riqueza de especies puede ser consecuencia del aumento de la competencia interespecífica causada por la disminución en la depredación de semillas (Cascante et al. 2002). Por ello, la evaluación de la depredación resulta un eslabón necesario para intentar dilucidar el impacto de los depredadores de semillas sobre la demografía poblacional de diferentes especies de plantas y en consecuencia sobre la diversidad de una comunidad (Janzen 1971a, Nakagawa et al. 2005).

Insectos depredadores de semillas

Para los insectos, las semillas representan un recurso fundamental en el desarrollo y la supervivencia de las larvas ya que constituyen el soporte necesario para la oviposición y un importante alimento en su dieta, rico en proteínas y minerales (Fenner et al. 2002, Nurse et al. 2003, Cariveau et al. 2004, Garcia-Robledo et al. 2005). En la mayoría de los trabajos donde se evaluó la depredación de semillas en ambientes fragmentados, el daño predispersión en las semillas fue ocasionado fundamentalmente por larvas de lepidópteros y coleópteros de la familia Bruchidae (Cunningam 2000a, Steffan-Dewenter et al. 2001, Cascante et al. 2002, Johnson et al. 2004, Chacoff et al. 2004, Ward y Johnson 2005). Estos insectos se caracterizan por poseer un tamaño reducido, movilidad restringida y una dieta especializada, rasgos particulares que los haría vulnerables a la fragmentación de hábitat (Crawley 2000).

Depredación de semillas y fragmentación

La fragmentación de hábitat puede modificar y/o interrumpir las interacciones mutualistas y antagonistas (Calvo-Irabién e Islas-Luna 1999, Steffan-Dewenter y Tscharrntke 1999, 2002, Cunningham 2000a, Steffan-Dewenter et al. 2001, Lienert y Fischer 2003, Diekötter et al. 2007), afectando la red de interacciones bióticas de la comunidad (Valdadares et al. 2006, Dupont y Nielsen 2006). En la mayoría de los estudios donde se ha evaluado la depredación de semillas en relación a la fragmentación de hábitat, se ha considerado al factor fragmentación como reducciones en el área de los sitios remanentes del sistema original o modificaciones en la densidad de conespecíficos vegetales en poblaciones remanentes de bosque (Apéndice III). Un aspecto común en la mayoría de estos estudios es que han sido realizados a nivel poblacional considerando especies vegetales perennes, a excepción de un trabajo que evaluó una especie de vida corta (Calvo-Irabién e Islas-Luna 1999). En los trabajos analizados, en general la pérdida de semillas causada por los insectos tendió a disminuir con la fragmentación, es decir, la intensidad de la depredación disminuyó con el aumento de la fragmentación de hábitat (Apéndice III). A partir de los antecedentes que existen con respecto a la relación mutualista planta-polinizador, y que fueron abordados en la primera sección de este capítulo, se conoce que en general la abundancia y riqueza de los polinizadores disminuye como consecuencia de la fragmentación (Aizen y Feinsinger 1994b, Ghazoul y McLeish 2001, Barbosa y Marquet 2002, Aizen y Feinsinger 2003, Quesada et al. 2004). Estas alteraciones en la disponibilidad de polinizadores a menudo conducen a una disminución en la producción de semillas con el aumento de la fragmentación del hábitat (Ghazoul y McLeish 2001, Ward y Johnson 2005, Aguilar et al. 2006). Debido a que la tasa de depredación se encuentra positivamente correlacionada con la producción de semillas (Janzen 1971a, Costin et al. 2001), un menor éxito reproductivo puede llevar a una disminución en la tasa de depredación. En este sentido, las plantas autoincompatibles, que son negativamente más afectadas por la fragmentación en la producción de frutos y semillas que las especies autocompatibles (Aguilar et al. 2006) podrían experimentar menores niveles de depredación de semillas. Es decir, con el aumento de la fragmentación la depredación de semillas podría impactar proporcionalmente menos sobre las especies autoincompatibles y más sobre las especies autocompatibles, cuya producción de semillas es menos afectada por la fragmentación. En un estudio particular real-

izado con *Brunsvigia radulosa*, la depredación de semillas se relacionó positiva y significativamente con la densidad de los individuos (valorando densidad como un indicador de fragmentación de hábitat). La intensidad de depredación fue menor a medida que aumentó la fragmentación de hábitat (Ward y Johnson 2005). Algunas de las características interesantes de esta especie son su sistema autoincompatible limitado por la deposición de polen, dos características generalmente relacionadas a la abundancia de los polinizadores. Si consideramos que los depredadores de semillas estructuran la composición de la comunidad (Janzen 1970) y que la depredación de semillas disminuye con la fragmentación (Apéndice III), es de esperar que la riqueza de especies de plantas también disminuya con la fragmentación (Cagnolo et al. 2006). Sin embargo esta especulación no considera el efecto que la fragmentación tiene sobre los polinizadores. Si se consideran las interacciones antagonistas y mutualistas, en este caso particular entre polinizadores y depredadores de semillas predisposición, las predicciones serían diferentes. Si bien la evidencia es escasa, se ha propuesto que podría darse una relación de compromiso entre estas interacciones. De esta manera, la disminución en la producción de semillas debido a la baja tasa de polinización en los ambientes fragmentados, sería contrarrestada por una baja depredación de semillas, no encontrándose un efecto final neto en la cantidad de semillas producidas (Steffan-Dewenter et al. 2001, Johnson et al. 2004, Chacoff et al. 2004, Ward y Johnson 2005). También podría ocurrir un balance de la presión de depredación mediado por el sistema reproductivo de las especies. De este modo, si las plantas autoincompatibles producen menos semillas que las autocompatibles, el resultado neto luego de ocurrida la depredación, en términos de cantidad de semillas que sobrevivieron, entre ambos grupos de especies, sería similar. Considerando el efecto de los depredadores de semillas sobre las comunidades vegetales, las alteraciones en los niveles de depredación podrían ser una de las causas de los cambios observados a nivel de la composición y/o diversidad de las comunidades de plantas en ambientes fragmentados (Cagnolo et al. 2006). Resultaría interesante entonces, abordar la interacción planta-depredador de semilla en el marco de fragmentación al nivel de la comunidad, dado que hasta el momento la mayoría de los estudios realizados han sido al nivel poblacional.

10.5. Consideraciones finales

En la actualidad la fragmentación de los ecosistemas es concebida como uno de los tópicos más importantes en los estudios de biología de la conservación, pues este proceso es el principal causante de la pérdida de biodiversidad en el planeta (Laurance y Bierregaard 1997, Sala et al. 2000, Hobbs y Yates 2003). En este sentido, si bien la pérdida de especies individuales es un fenómeno tangible y preocupante, la extinción de las interacciones ecológicas, en cambio, puede pasar desapercibida por algún tiempo, o ser menos evidente en el corto plazo. Por ejemplo, una determinada especie de planta podría persistir por varios años luego que sus polinizadores o dispersores se hayan extinguido. Este podría ser el caso de las especies que poseen formas de vida longevas o mecanismos de compensación como la reproducción asexual o banco de semillas (cf. Kearns e Inouye 1997, Kearns et al. 1998). Estas características de las plantas podrían enmascarar o retardar los efectos de la pérdida de polinizadores o dispersores. Sin embargo, estas pérdidas no podrían ser compensadas a largo plazo, ya que la interacción

Apéndice III. Trabajos que abordan la predación de frutos o semillas predispersión en relación a la fragmentación del hábitat. Un efecto positivo indica que la variable de predación es mayor a medida que aumenta la fragmentación y un efecto negativo indica que la depredación disminuye con la fragmentación. SC = Sistema de compatibilidad; AI = autoincompatible, AC = autocompatible.

Ecosistema	Escala de fragmentación	Origen de la fragmentación	Variable respuesta	Especie vegetal	SC	Insectos depredadores	Efecto	Referencia
Bosque	Seis fragmentos lineales de 10 ha vs. seis bosques continuos (> 10 ha)	Deforestación	Número de frutos dañados	<i>Dianella revoluta</i> <i>Sama arvensioides</i> <i>Eremophila glabra</i> <i>Acacia brachybotrya</i>	AI AC AC AI	Lepidoptera (Noctuido)	No hay Positivo Negativo Negativo	Cunningham et al. (2000)
Pastizal	Tamaño poblacional (número de individuos), 14 sitios. Aislamiento (distancia a la población más cercana)	Deforestación	% de semillas depredadas por infructescencias	<i>Leucochrysum albicans</i> var. <i>tricolor</i>	AI	Sin datos	Negativo	Coslin et al. (2001)
Pastizal	Tamaño poblacional (numero de plantas cada una de las 17 poblaciones)	Deforestación	Proporción de plantas depredadas	<i>Brunsigia naluosa</i>	AI	Lepidoptera (Noctuido)	No hay	Ward & Jonson (2005)
Pastizal	Área (ha)	Deforestación	Proporción de plantas depredadas	<i>Brunsigia naluosa</i>	AI	Lepidoptera (Noctuido)	No hay	Ward & Jonson (2005)
Pastizal	Aislamiento (distancia a la población más cercana)	Deforestación	Proporción de plantas depredadas	<i>Brunsigia naluosa</i>	AI	Lepidoptera (Noctuido)	No hay	Ward & Jonson (2005)
Pastizal	Tamaño poblacional (número de clones) Área (0.12-3.38 ha) (4 poblaciones)	Deforestación	Número de semillas depredadas por infructescencias	<i>Gabera aurantiaca</i>	AI	Lepidoptera (Noctuidae) Diptera (Tephritida)	Negativo	Jonson et al. (2004)
Bosque	Proporciones de hábitat seminatural (15 sitios entre 250 y 3000 m de radio)	Deforestación	% de infructescencias depredadas	<i>Cenitarea juaca</i>	AI	Lepidoptera Diptera (Tephritidae)	Negativo	Steffan-Dewenter et al. (2001)
Pastizal	22 fragmentos pequeños (8 - 27 ha) y 23 fragmentos grandes (63- 206 ha)	Natural	Número de semillas depredadas	<i>Aster curtus</i>	AI	Coleoptero (s/f) Diptera (Tephritidae) (Urophora sp.)	Negativo	Bigger (1999)

Bosque seco	4 fragmentos chicos (< 1 ha), 4 fragmentos grandes (>2 ha -21 ha) y 4 bosques continuos	Deforestación	Proporción de semillas depredadas por fruto	<i>Acacia aroma</i> <i>Cercidium praecox</i>	AI	Coleoptera (Bruchidae)	Negativo	Chacoff et al. (2004)
Bosque tropical seco	24 árboles aislados vs 27 árboles en bosque continuo	Deforestación	Proporción de semillas depredadas por fruto	<i>Samanea saman</i>	AI	Coleoptera (Bruchidae)	Negativo	Casante et al. (2002)
Bosque tropical húmedo	"Gaps" vs. bosque continuo	Natural	% de infrutescencias depredadas	<i>Aphelandra aurantiaca</i>	AC	Diptera Lepidoptera Coleoptera	Negativo	Calvo-Irabién & Islas-Luna (1999)
Pastizal y pantano	27 poblaciones Área entre 0.05 ha- y 47 ha	Natural	Cuatro categorías de depredación por fruto (no depredado, poco, moderadamente o altamente depredado)	<i>Primula farinosa</i>	AI	Larvas sin identificar	Positivo	Lienert & Fisher (2003)
Pastizal y pantano	Aislamiento (> a 300 m del bosque vs. <300 m)	Natural	Cuatro categorías de depredación por fruto (no depredado, poco, moderadamente o altamente depredado)	<i>Primula farinosa</i>	AI	Larvas sin identificar	No hay	Lienert & Fisher (2003)
Pastizal y pantano	Borde vs. centro	Natural	Cuatro categorías de depredación por fruto (no depredado, poco, moderadamente o altamente depredado)	<i>Primula farinosa</i>	AI	Larvas sin identificar	No hay	Lienert & Fisher (2003)
Agro-ecosistema	32 parcelas (14 m ² c/u) Área (pequeña vs. grande)	Experimental	Semillas sanas por inflorescencia	<i>Trifolium pratense</i>	AI	Hymenopterae (Eurytomidae)	No hay	Diekötter et al. (2007)
Agro-ecosistema	Fragmentación (continua vs. fragmentada)	Experimental	Semillas sanas por inflorescencia	<i>Trifolium pratense</i>	AI	Hymenopterae (Eurytomidae)	No hay	Diekötter et al. (2007)

con polinizadores y dispersores de semillas provee la oportunidad para mantener o incrementar la diversidad genética y el potencial para adaptarse a nuevos ambientes (Wilcock y Neiland 2002). Precisamente, el concepto de “deuda de extinción” (Tilman et al. 1994, McCarthy et al. 1997) sugiere que podrían existir cambios en la actualidad cuyos efectos completos recién se evidenciarán en el futuro, aún cuando los eventos de fragmentación hayan cesado. Por lo tanto, examinar las interacciones planta-animal que afectan la demografía y viabilidad de las poblaciones vegetales remanentes en los fragmentos de hábitat es una prioridad para la biología de la conservación. Si los vectores bióticos de dispersión de polen y semillas son incapaces de intercambiar genes entre las poblaciones de plantas de los fragmentos, la duración en el tiempo del cuello de botella disminuirá considerablemente la variabilidad genética dentro de los fragmentos y aumentará la diferenciación genética entre ellos, por lo que cada fragmento será genética y demográficamente independiente (Nason et al. 1997). La menor diversidad genética en los fragmentos puede disminuir la habilidad de esas poblaciones a adaptarse a futuros cambios ambientales. Finalmente, la eventual extinción local de una población como consecuencia de procesos estocásticos representará una pérdida de la variación genética al nivel de la especie (Templeton et al. 1990, Hamrick y Nason 1996).

Desde hace más de una década, el incremento en la cantidad y calidad de las investigaciones ha permitido comprender mejor el proceso de fragmentación y sus impactos sobre la biota (Davies et al. 2001, Haila 2002, Hobbs y Yates 2003). No obstante, a pesar del conocimiento acumulado hasta el momento en diversas áreas de la ecología, en general para la mayoría de los organismos y procesos estudiados aún predomina la ausencia de patrones de respuesta consistentes que permitan ahondar y poner a prueba los posibles mecanismos asociados a ellos. Asimismo, hasta el momento las aproximaciones experimentales no han provisto de visiones claras sobre los mecanismos ecológicos involucrados en el proceso de fragmentación (Davies et al. 2001, McGarigal y Cushman 2002). La ausencia de patrones consistentes se ha adjudicado recientemente a las diferentes formas de conceptualizar y abordar los estudios de fragmentación (Fahrig 2003). Esto pone en evidencia lo difícil que será desarrollar en el corto plazo un marco conceptual uniforme para develar cómo la fragmentación afecta los diversos procesos ecológicos, o cómo influye sobre la composición de la comunidad y la diversidad de especies o sobre la dinámica poblacional de las especies individuales (pero ver Haila 2002, Kattan y Murcia 2003). En este sentido, establecer generalizaciones cuantitativas para detectar la presencia o ausencia de patrones de respuesta a la fragmentación del hábitat en ciertas áreas de la ecología donde las investigaciones han alcanzado un volumen importante podría ser el primer paso para alcanzar este objetivo, permitiendo corroborar o refutar con mayor precisión los conceptos teóricos existentes. La posibilidad de predecir los impactos de la fragmentación de hábitat sobre la demografía de las poblaciones de plantas depende de la capacidad de comprender cómo especies con características contrastantes responden al mismo factor (Hobbs y Yates 2003). Hasta el momento, sólo se ha podido arribar a generalizaciones robustas en relación al mutualismo de la polinización por lo que resulta decisivo avanzar con este tipo de generalizaciones sobre otros procesos del ciclo de vida de las plantas y sus respectivas interacciones con animales y que son tan importantes como la reproducción (Midgley y Bond 2001, Hobbs y Yates 2003). Partiendo de la única generalización cuantitativa sobre la interacción planta-polinizador y considerando las tendencias en-

contradas en las revisiones cualitativas generadas en este capítulo para las interacciones de herbivoría, depredación y dispersión de semillas, se podrían generar algunas especulaciones acerca del impacto que estaría ejerciendo, a través de las interacciones, la fragmentación de hábitat sobre las comunidades vegetales. En este ejercicio, podríamos intentar predecir posibles escenarios sobre la diversidad taxonómica y funcional de las comunidades vegetales en ambientes fragmentados. En primer lugar, se pudo determinar que la reproducción sexual de las plantas es negativamente afectada por la fragmentación de hábitat. Esto sería consecuencia de un efecto descendente, es decir, mediado a través de los efectos que sufren los animales polinizadores y que afectan la cantidad y/o calidad de polen recibido, como se puso en evidencia a partir de la relación positiva entre los efectos sobre la polinización y el éxito reproductivo (Figura 10.3, Aguilar et al. 2006). Asimismo, se determinó que el único rasgo que podría indicar *a priori* una susceptibilidad reproductiva diferencial a la fragmentación es el sistema de compatibilidad de las plantas. Estos resultados estarían indicando que la extinción de especies de plantas como consecuencia de la fragmentación de hábitat no es azarosa, sino que seguiría un patrón ordenado regido por el grado de dependencia reproductiva de las plantas sobre sus polinizadores, siendo las especies autoincompatibles las más propensas a la extinción. Si sumamos a este análisis los efectos encontrados sobre las interacciones con dispersores y depredadores de semillas predispersión podríamos generar otro escenario. Si las plantas autoincompatibles producen menos frutos y semillas que las autocompatibles en los fragmentos de bosque, las primeras podrían representar un recurso poco conveniente tanto para los dispersores como para los depredadores de semillas y entonces presentar menores niveles de dispersión pero también de depredación en sitios fragmentados. La magnitud del efecto sobre cada una de estas interacciones y la existencia de un posible balance entre ellas son factores aún desconocidos que podrían modificar las predicciones anteriores y situar a estos dos grupos de plantas en niveles similares de riesgo de extinción ante la fragmentación. Independientemente del sistema de compatibilidad, el éxito reproductivo de las plantas puede ser afectado por la fragmentación indirectamente a través la herbivoría y la depredación de semillas. Si los efectos negativos de estas dos interacciones antagonistas son minimizados por la fragmentación, cabe la posibilidad de que especies de plantas con grandes capacidades competitivas dominen los fragmentos en desmedro de especies menos competitivas, afectando negativamente la diversidad de especies. Por otro lado, sería muy interesante analizar las características genéticas de las semillas producidas, es decir determinar el vigor de la progenie vegetal en sitios fragmentados. Este aspecto, que hasta el momento ha sido poco abordado, es de gran importancia pues determina la calidad genética de los futuros individuos en ambientes fragmentados (Cascante et al. 2002, Fuchs et al. 2003, Mathiasen et al. 2007). La relación entre estos procesos (polinización, dispersión, herbivoría, depredación, reclutamiento, etc.), y el crecimiento poblacional de las especies vegetales en el largo plazo requiere del conocimiento de la variación en cada una de las etapas, puesto que como se ha observado en este capítulo, entre ellas los efectos podrían ser opuestos o sinérgicos para una determinada especie y afectar en distinto grado la demografía poblacional (Horvitz y Schemske 1995, Garcia y Chacoff 2007). Para comprender de manera acabada los efectos demográficos de la alteración en las interacciones planta-animal en los fragmentos de bosque se requerirá de estudios a largo plazo sobre la fecundidad y supervivencia, identificando la transición más crítica

entre etapas, así como del uso de modelos de proyección (Schemske et al. 1994, Jules y Rathcke 1999, ver García y Ehrlén, este volumen). Actualmente, estudios de estas características son extremadamente escasos (Jules 1998, Jules y Rathcke 1999, Bruna 2003). Encontrar patrones generales de respuesta a la fragmentación sobre diferentes procesos demográficos, a partir de caracteres particulares de las plantas que sean relativamente sencillos de determinar, permitirá detectar no sólo las especies o grupos funcionales, sino los procesos más susceptibles a la fragmentación del hábitat, aportando información clave para el manejo y conservación de la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas.

Agradecimientos

Agradecemos a todas las entidades que financiaron los proyectos, pasantías y estancias posdoctorales a lo largo de los últimos años, de los que surgen muchos de los resultados e ideas aquí expuestos. La Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica de Argentina, a través de FONCyT, financió a RA, LA, LC, MJ y LG (PICT 00132, 20341, 11130 y 33440), de la misma forma que el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET PIP 6192) y la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional de Córdoba. El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (SEP-CONACyT 2005-C01-51043 y 2005-C01 50863) y la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la Universidad Nacional Autónoma de México (IN221305 y IN224108) financiaron a MQ y RA. Agradecemos especialmente a Marcelo Aizen por extendernos la invitación a participar de esta importante etapa del proyecto CYTED 2003-XII-6. La sección de herbivoría fue críticamente leída por Martín Videla y Graciela Valladares. RA, LA y LG son miembros de la Carrera del Investigador Científico de CONICET y MJ y LC son becarios de CONICET. MQ es Investigador de la Universidad Nacional Autónoma de México.