

LA HERBIVORÍA: CARRERA ARMAMENTISTA ENTRE PLANTAS Y ANIMALES

JULIÁN MONGE-NÁJERA
PATRICIA GÓMEZ FIGUEROA
Dirección de Producción de Materiales Didácticos, UNED

Los estudios han mostrado que los ecosistemas con biodiversidad alta, o el número total de diferentes especies, tienden a ser más productivos, estables y capaces de resistir las alteraciones que los ecosistemas con una biodiversidad más baja, resultado de las actividades humanas. La biodiversidad reducida ocurre cuando se expanden los ecosistemas basados en la agricultura humana y la extinción de las especies. Casi toda la vida en la Tierra está activada por la energía de la luz solar, que es aprovechada por los autótrofos durante la fotosíntesis. La herbivoría es la alimentación con base en plantas. Millones de animales se alimentan cada día de tejido vegetal, adquiriendo así la materia que necesitan para desarrollar y mantener sus propios cuerpos.

¿Por qué unas plantas son más atacadas que otra, o a veces, algunas partes del follaje sufren más? Desde hace mucho se conocen algunas causas, como diferencia de humedad y temperatura, o simplemente la casualidad de que los herbívoros llegaran a unas hojas y no a otras. Pero ahora se sabe que en la mayoría de los casos también hay diferencias en los nutrientes o en las defensas químicas de las plantas, y que los herbívoros detectan esas diferencias. Otra posible causa es la necesidad de ocultarse de enemigos como parasitoides y depredadores. Incluso la edad de las hojas tiene importancia, pues aunque normalmente el contenido de fibra no cambia, las hojas más viejas son normalmente más secas y tienen más defensas químicas (Janzen, 1970 y 1981).

Un caso particularmente interesante de herbivoría es el de las hormigas zompopas, *Atta cephalotes*, que aunque cortan hojas no se alimentan directamente de ellas. Además, no cortan cualquier hoja; eligen en buena medida, las que tengan pocas defensas químicas ya que les importa poco de su valor nutritivo y la presencia de "pelos" defensivos (tricomas) porque, en realidad, no se las comen sino que las usan como medio de cultivo para los hongos que son la verdadera base de su dieta. La dureza y la humedad de la hoja carecen de importancia para ellas; en contraste, su alimento es tan importante que estas hormigas son capaces de distinguir los hongos provenientes de su propia colonia (Caroll y Janzen, 1973).

La rapidez con que cortan las hojas depende del tamaño de la hormiga y también de la dureza de la hoja. Al igual que entre los humanos variamos en nuestros gustos, cada colonia de hormigas tiene sus propias preferencias de alimentación. Aunque todavía no se sabe con certeza la causa, juegan un papel importante los compuestos secundarios, los nutrientes y la abundancia relativa de alimento (Rockwood, 1973, 1975, 1976 Y 1977).

Al menos desde que los europeos implantaron su estilo de agricultura en la América tropical, se ha soñado con eliminar estas tenaces hormigas de ciertos cultivos, especialmente frutales. En años recientes se ha encontrado sustancias naturales que dañan a las hormigas o sus hongos, pero todavía falta mucho por avanzar en este aspecto.

Las orugas de mariposas son herbívoros muy importantes y llamativos. Por ejemplo, en Guanacaste, Costa Rica, de 725 especies de plantas vasculares del bosque seco, ninguna es comida por más de 20 orugas, o sea, cada una de estas especies tropicales tiene menos enemigos que un árbol típico de región templada. Además, lo normal es que no pierdan más del 20% del área foliar por herbivoría. Aparentemente, no sufren más herbivoría porque poseen defensas químicas o porque carecen de algún estimulante químico que el herbívoro necesita. Además, algunas deben escapar por simple suerte cuando algún herbívoro no logra llegar hasta ellas (Janzen, 1977 y 1981).



FIGURA 1

Los minúsculos herbívoros invisibles en este paisaje, son los que verdaderamente controlan el ecosistema vegetal.

En la batalla por vencer las defensas químicas de las plantas, los herbívoros han debido especializarse. En algunos sitios, los consumidores de semilla son muy específicos y entre los coleópteros (95 especies) predominan los brúquidos, que son el 82%, seguido de curculiónidos (14%) y cerambícidos (4%).

La defensa química es más fuerte en condiciones ambientales extremas, como lugares muy secos donde los herbívoros querrían consumir las pocas plantas presentes, y en épocas donde la presión de los herbívoros es mayor, por ejemplo, el cornizuelo, *Acacia farnesiana*, concentra sus defensas en la estación lluviosa (Traveset, 1990 y 1991).

También *Pithecellobium saman* sufre más presión de insectos herbívoros donde hay más humedad (hábitats ribereños), perdiendo al menos un 43% de las semillas por acción del gorgojo, *Merobruchus columbinus*, y de 1 a 3% por *Stator limbatus* (otro gorgojo).

En algunos árboles, el follaje cercano a las carreteras no es consumido por las orugas, tal vez porque el humo de los vehículos afecta la composición química de las hojas, o porque molesta o mata a los insectos.

Los herbívoros suelen diferir en la forma específica en que se alimentan. Las orugas satúrnidas simplemente cortan las hojas con sus mandíbulas simples, eligen hojas viejas y correosas, con sustancias químicas llamadas taninos (son las que dan ese sabor sarroso al té hervido) y prefieren plantas pobres en alcaloides, pero con muchos compuestos fenólicos. Aunque aquí no nos interesa detallar qué son esos compuestos químicos, es útil mencionarlos porque en comparación con las orugas esfingidas hay diferencias. Estas últimas arrancan y aplastan cuidadosamente las hojas con mandíbulas complejas, comen hojas tiernas y con pocos compuestos fenólicos, aunque tengan muchos alcaloides. Es obvio que estas dos grandes familias de mariposas no compiten entre sí por el alimento, ya que consumen hojas diametralmente diferentes (Janzen, 1981).

También, en el caso de los coleópteros sabemos un poco sobre la presión que, como herbívoros, ejercen sobre la vegetación. Un 75% de sus especies solo consumen las semillas de una especie de planta. Se sabe de cinco casos en que una misma especie vegetal tiene varias especies de coleópteros herbívoros, pero aparentemente éstas nunca coinciden en las mismas plantas individuales.

Hay una planta llamada *Andira inermis* cuyas semillas germinan más cuando han pasado por el sistema digestivo de un murciélago. Aparentemente, los murciélagos evitan comer frutas con muchas semillas parasitadas por gorgojos del género *Cieogonus*. Se cree que reconocen las frutas que se ven dañadas, pero también podría ocurrir que las tomen al vuelo de las partes externas de la copa, ya que el abejaón prefiere poner sus huevos en los frutos de la parte interna de la copa, más protegida de los elementos (Janzen, 1982).

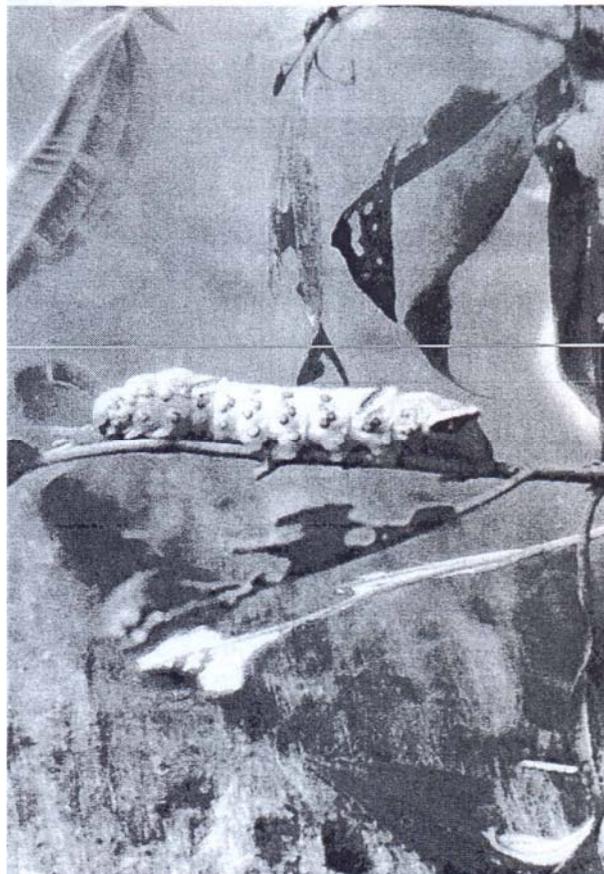


FIGURA 2

Las orugas están entre los principales herbívoros tropicales.

La fruta del guapinol, *Hymenaea courbaril*, tiene varios enemigos. Las larvas de la mariposa pirálida, *Ectomyelois muriscis*, se comen la pulpa y el gorgojo, *Rhinochenus stigma*, las semillas. Tal vez la mariposa aproveche el hueco hecho por el abejaón para ovipositar. Cuando la fruta cae dispersada puede servir de alimento al tepezcuintle, *Agouit paca*, que se come las larvas (al menos las del escarabajo) y suele enterrar parte de las semillas (Janzen, 1975).

Muchas de las sustancias químicas vegetales llamadas compuestos secundarios pueden ser tóxicos para algún animal, lo cual explica porqué, por ejemplo, los insectos semilleros suelen ser tan específicos en cuanto a lo que comen. El escarabajo brúquido, *Caryedes brasiliensis*, se alimenta exclusivamente de semillas de la liana leguminosa *Dioclea megacarpa*, que son altamente venenosas. ¿Cómo puede hacerla? Se cree que en este caso existe un fenómeno de mutualismo entre el brúquido y su bacteria. Aparentemente, en la peligrosa digestión le

ayudan ciertas bacterias que viven en su sistema digestivo. El veneno L-Canavanina (que representa 13% del peso de la semilla) es descompuesto y convertido en aminoácidos que son inocuos e incluso podrían aprovecharse como alimento (Pfaffenberger y Janzen, 1988 y Bleiber y Rosenthal, 1988).

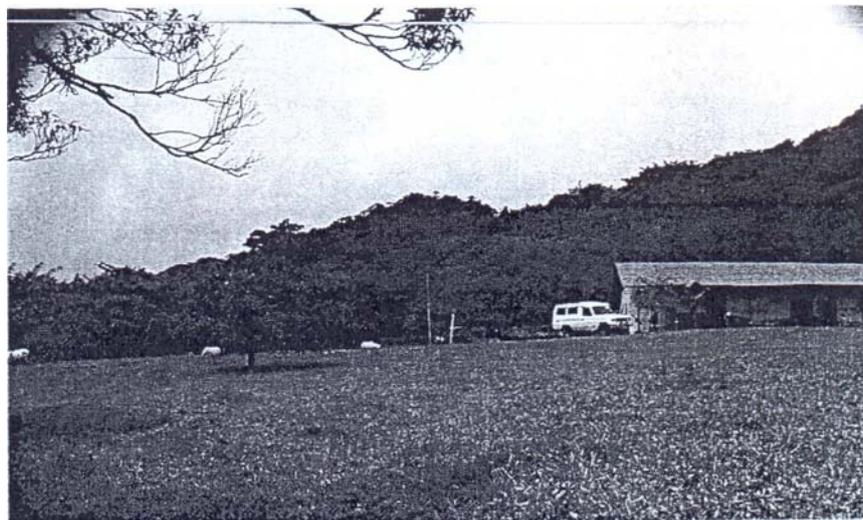


FIGURA 3

Los herbívoros afectan tanto al tronco, como el follaje, las flores, los frutos y las semillas

En publicaciones sobre este grupo de escarabajos, se ha sugerido que en cada región la población puede tener hábitos diferentes, con lo que la especie en conjunto consume más de un tipo de plantas. En ello difieren de los vertebrados, que como grupo consumen a lo largo del año gran variedad de especies de semillas, tal vez gracias a que cuentan con comportamientos específicos para enfrentar sus defensas. Los ratones, *Liomys salvini*, rompen la semilla, haciéndola así germinar y luego la comen sin peligro.

Los mamíferos, y especialmente los rumiantes, cuyo estómago es alcalino, no ácido, están expuestos a defensas químicas de las plantas que pueden acortarles la vida, inhibir su crecimiento, retrasar su reproducción, enflaquecerlos y causarles caída de pelo y desórdenes cerebrales. Ante tales defensas, no resulta sorprendente que los mamíferos herbívoros busquen plantas y partes de plantas que sean poco tóxicas, y a menudo deban comer porciones pequeñas de varias plantas. Sin embargo, para no dañar a las bacterias endosimbiontes que les ayudan en la digestión y a sus órganos destoxicantes (hígado y riñones), deben también concentrarse en los alimentos conocidos, agregando novedades a la dieta sólo en cantidades muy pequeñas. Un ejemplo es la danta, *Tapirus bairdii*, que en un estudio sólo aceptó claramente 29% de las especies vegetales que se le ofrecieron, rechazando el 55% y tratando ambiguamente el 16% restante.

La supervivencia de la semilla es variable, si ésta es baja, el animal se considera un "depredador de semillas" más que un dispersar, la danta sólo pasa por sustrato digestivo un 23% de semillas vivas, y la vaca un 80%. Los animales que rumian pasan mejor a las semillas pues éstas suelen pasar al intestino antes de ser devueltas para una segunda masticación.

Lo que consumen los herbívoros grandes es poco, comparado con el tributo que las plantas deben pagar a los pequeños pero abundantes insectos. Sin embargo, la relación entre plantas y vertebrados también es importante.

Los murciélagos filostómidos se han especializado en plantas que fructifican todo el año y agregan otros alimentos a su dieta según se presente la oportunidad. Los que consumen alimentos muy nutritivos (como frutos de Piper y Solanum) suelen tener dietas más amplias que los que comen frutas menos nutritivas pero abundantes, como los higos.

Algunos investigadores creían que los murciélagos más grandes consumirían frutas más grandes, pero de menor valor nutritivo y que pasarían menos tiempo fuera del bosque. En un experimento, los resultados coincidieron con esta hipótesis. Los murciélagos de especies más emparentadas muestran comportamientos muy diferentes, pero sus actividades relativas no difieren entre los bosques seco y húmedo (Janzen, 1981).



FIGURA 4
Las orquídeas tienen buenas defensas contra los herbívoros, aunque la causa se ha estudiado poco. (Fotografía cortesía de Zaidett Barrientos)

Hay un murciélago frugívoro, *Carollia perspicillata*, que en la estación seca debe volar distancias mayores para encontrar alimento, concentrando su búsqueda en lugares donde éste se acumula. Por alguna razón, en esta época se vuelve más sensible a la luz de la luna. Sin embargo, en ambas estaciones este murciélago tiende a volver a los sitios donde ha encontrado alimento en el pasado (Heithaus y Fleming, 1978).

Los frutos consumidos por los murciélagos filostómidos tienen variedad de aminoácidos (esos compuestos químicos que constituyen las proteínas del cuerpo), siendo limitantes las concentraciones de dos aminoácidos llamados metionina y lisina, al menos en las frutas de *Chlorophora tinctoria* o *Muntingia calabura*. Se estima que estas dos especies de frutas son menos digeribles que las del higo *Ficus insipida*. No todos los alimentos son semejantes desde el punto de vista del murciélago, y solo los frutos de *Piper amalago* son lo suficientemente nutritivos para las hembras que amamantan. Los insectos consumidos accidentalmente con la fruta no aportan una cantidad significativa de nitrógeno a la dieta de estos mamíferos voladores (Janzen, 1977).

Muchas aves también se alimentan de frutas y semillas, y la alimentación está relacionada incluso con su comportamiento social. Por ejemplo, las bandadas de loras en vuelo crecen conforme lo hace el alimento, pero el tamaño de las bandadas de descanso no se relaciona con la comida. En general, las bandadas son más grandes al anochecer y más pequeñas al inicio de la estación seca, que es la época de anidamiento. En la mañana, salen bandadas pequeñas de los grupos de descanso, lo cual podría indicar que evitan salir muy seguidas, como si se tratara de pilotos tratando de evitar congestionar un aeropuerto.

LA BÚSQUEDA Y ELECCIÓN DEL ALIMENTO

Los patrones de búsqueda de alimento se han estudiado con cierto detalle en monos colorado o araña (*Ateles geoffroyi*), congo (*Alouatta palliata*) y carablanca o capuchino (*Cebus capucinus*). Las tres especies son tan flexibles en cuanto a dieta y región utilizada, que su comportamiento no corresponde de manera clara con los cambios en la disponibilidad de alimento ni con la estación (Freese, 1975, 1976 Y 1977).

En el caso de *Ateles geoffroyi*, come más hojas justo antes de descansar, tal vez porque las hojas secas son difíciles de digerir y no desea viajar con el estómago pesado. Los primates, en general, consumen frutas al inicio de la mañana, recuperando rápidamente la energía que gastada durante la noche. También cenan frutas, cuyas calorías les deben permitir soportar el frío nocturno. Una manada de monos colorados usaba 11 árboles como dormitorio, elegían cada noche los dormitorios más cercanos a sus áreas de alimentación (Freese, 1978 y Freese y Oppenheimer, 1981).

Los gibones y los monos colorados tienen alimentación, tamaño y modos de moverse similares, pero los gibones viven en estables grupos pequeños, mientras que los monos colorados forman subgrupos inestables que varían mucho en tamaño según la estación. ¿Por qué? Aparentemente porque los monos colorados tienen alimentos que varían mucho en abundancia.

Ya hemos visto que los insectos pueden elegir su alimento según factores como abundancia, presencia de sustancias desagradables o venenosas, peligro por enemigos, etc. En el caso de los mamíferos, también muestran comportamientos interesantes al momento de elegir el menú. Los monos colorados, carablanca y congos buscan sitios donde se concentra el alimento y comen hasta acabar con todo lo que pueden. Los monos, en general, no cambian de manera paulatina, sino que pasan fácilmente de una clase de alimento a otra, por ejemplo de frutas a insectos (Freese, 1977).

Esta variabilidad dietética no depende ni del parentesco, ni del tamaño corporal, ni de la estación, ni de cual sea el alimento base (por ejemplo frutas o insectos). Más bien parece una característica fija y común a muchas especies. Las tres especies guanacastecas son tan variables que una especie puede considerarse principalmente frugívora un mes y principalmente comedora de hojas al siguiente.

Incluso dentro de una especie, las manadas difieren. Una manada puede comer fundamentalmente frutas (81 % del tiempo de alimentación), mientras otras prefieren frutas (70% del tiempo) o tiene una dieta intermedia (frutas 53%, insectos 30%). Posiblemente la selección depende del valor nutricional del alimento y de la tradición de cada manada (Freese, 1975 y 1978).

Desde un punto de vista muy general, las tres especies son semejantes en la organización de sus manadas. Todos se unen a subgrupos grandes cuando viajar representa un gran esfuerzo. El congo y el colorado forman subgrupos pequeños cuando el alimento está agrupado (por ejemplo, en un solo árbol) pero es poco abundante. El mono colorado parece controlar el tamaño de los grupos alterando la frecuencia de sus llamadas. Llaman más los individuos dominantes, especialmente en árboles grandes y cuando abunda el alimento. Sin embargo, cuando el grupo es exclusivamente femenino, no hace más llamadas que los grupos que incluyen machos (Freese, 1978).

El ser humano es lo suficientemente inteligente para destruir algunas especies, pero aún no ha encontrado la manera para volver a crear alguna de las que ha destruido.

Ese conjunto de seres vivos viene cambiando sin interrupción y sin una dirección determinada desde hace millones de años, de manera que han desaparecido miles de especies vegetales y animales (muchas más de las que el ser humano ha logrado destruir en su corta historia); pero al mismo tiempo han surgido otros miles de especies que han reemplazado a las ya desaparecidas. Así pues, el planeta sigue allí, sin que le influya la desaparición de los dinosaurios o del hombre mismo. Al fin y al cabo, es el ciclo normal de su existencia.

Pero la perspectiva de desaparecer no nos agrada y la única manera de que no se extinga nuestra especie es mantener la Tierra tal y como la conocemos. Mejor aún, como la conocieron nuestros antepasados. Pero mantenerla en esas condiciones no es tarea fácil, porque supone asumir los costos de existencia acumulados en todo el sistema de la vida, pues el ser humano ha interferido con el funcionamiento natural de los ecosistemas, reduciendo su biodiversidad y provocando la extinción de las especies.

BIBLIOGRAFÍA

- BLEISER, J.A. & G.A. Rosenthal. 1988. Biochemical; ecology of canavanine-eating seed predators. *Ecology* 69 (2): 427-433.
- CARROLL, C. R. & D. H. Janzen. 1973. Ecology of foraging by ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4:231-257.
- HEITHAUS, E. R. & T. H. Fleming. 1978. Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomatidae). *Ecol. Monogr.* 48:127-143.
- FREESE, C. H. 1975. Censusing *Alouatta palliata*, *Ateles geoffroyi*, and *Cebus capucinus* in the Costa Rican dry forest. In *Neotropical primates: field studies and conservation*, R. W. Thorington and P. G. Heltne eds., National Academy of Sciences, Washington, D. C. pp. 4-9.
- FREESE, C. H. 1976. Predation on swollen-thorn acacia ants by white- faced monkeys *Cebus capucinus*. *Biotropica* 8:278-281.
- FREESE, C. H. 1977. Food habits of the whited-faced capuchins *Cebus capucinus* L. (Primates: Cebidae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Brenesia* 10/11:43-56.
- FREESE, C. H. 1978. The behavior of white-faced capuchins (*Cebus capucinus*) at a dry-season waterhole. *Primates* 19:275-286.
- FREESE, C. H. & J. R. Oppenheimer. 1981. The capuchin monkeys, genus *Cebus*. In *Ecology and behavior of neotropical primates*, A. F. Coimbra-Filho and R. A. Mittermeier eds., Academia Brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro, Brazil, pp. 331-390.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Amer. Natur.* 104: 501-528
- JANZEN, D. H. 1973. Comments on host-specificity of tropical herbivores and its relevance to species richness. In *Taxonomy ecology*, V. H. Heywood ed., Systematics Assoc. Spec. vol. no. 5, Academic Press, London pp. 201-211.
- JANZEN, D. H. 1975. Behavior of *Hymenaea courbaril* when its predispersal seed predator is absent. *Science* 189: 145-147.
- JANZEN, D. H. 1977. Promising directions of study in tropical animal- plant interactions. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 64:706-736.
- JANZEN, D. H. 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 13: 271-282.
- JANZEN, D. H. 1982. Simulation of *Andira* fruit pulp removal by bats reduces seed predation by *Cleogonus weevils*. *Brenesia* 19/20: 165-170.
- PFAFFENBERGER, G. S. & D. H. Janzen. 1984. Life history and morphology of first and last larval instars of Costa Rican *Caryedes brasiliensis* Thunberg (Coleoptera: Bruchidae). *The Coleopterists Bulletin* 38:267 -281.
- ROCKWOOD, L. L. 1973. Distribution, density and dispersion of two species of *Atta* (Hymenoptera: Formicidae) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Jour. of Animal Ecol.* 42:803-817.
- ROCKWOOD, L. L. & K. E. Glander. 1979. Howling monkeys and leaf-cutting ants: comparative foraging in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 11: 1 - 10.

- ROCKWOOD, L. L. 1975. The effects of seasonality of foraging in two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica* 7: 176-193.
- ROCKWOOD, L. L. 1976 Plant selection and foraging in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). *Ecology* 57:48-61.
- ROCKWOOD, L. L. 1977. Foraging patterns and plant selection on Costa Rican leaf-cutting ants. *J. New York Ent. Soc.* 85:222-233.
- ROSENTHAL, G. A. & D. H. Janzen. 1983. Arginase and L-canavanine metabolism by the bruchid beetle, *Caryedes brasiliensis*. *Ent. exp. and appl.* 34:336-337.
- TRAVESET, A. 1990. Bruchid egg mortality on *Acacia farnesiana* caused by ants and abiotic factors. *Ecol. Entomol.* 15:463-467.
- TRAVESET, A. 1990. Post-dispersal predation of *Acacia farnesiana* seeds by *Stator vachelliae* (Bruchidae) in Central America. *Oecologia* 84: 506-512.