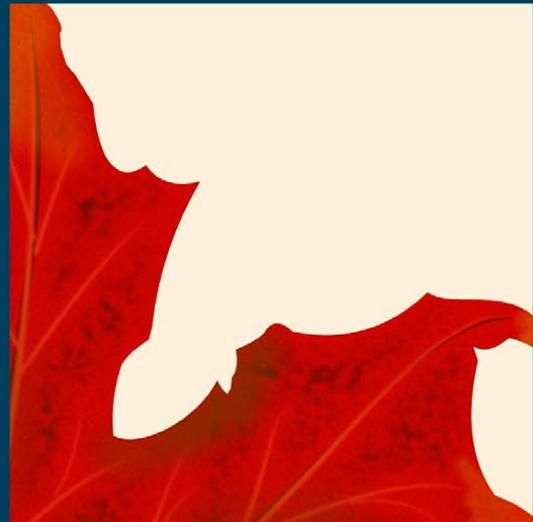


Cuadernos *de* Biodiversidad



Universitat d'Alacant
Universidad de Alicante

Las relaciones secretas entre cactus, sírfidos y bacterias contribuyen al mantenimiento del ecosistema semiárido mexicano

The secret relationships among cacti, syrphids and bacteria contribute to the maintenance of Mexican semi-arid ecosystem

Ana Paola Martínez-Falcón¹, Claudia E. Moreno¹ y M. Ángeles Marcos-García²

1 CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS, INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA, UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO. CARRETERA PACHUCA-TULANCINGO KM 4.5, MINERAL DE LA REFORMA, C.P. 42184, HIDALGO, MÉXICO

2 INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN CIBIO, UNIVERSIDAD DE ALICANTE, ALICANTE, ESPAÑA

ABSTRACT

We commented on the diversity of a cactus-syrphid-bacteria community focusing on the exploitation of decaying cacti resources by flies. The *Copestylum* (Diptera: Syrphidae) larvae feed on necrosed tissues and they are critical in the processes of vegetal decomposition of cacti in semi-arid scru-

blands from Mexico. Though a field experiment, the cactus decomposition rate was significantly faster when insects were present, and more amounts of nitrogen were recuperated by larvae action. Additionally, we described the gut bacterial diversity inhabiting two saprophagous syrphids (*Copestylum limbipenne* and *Copestylum latum*) and their breeding substrate in the columnar cactus *Isolatocereus dumor-*

Recibido/Received: 14/12/2016; Aceptado/Accepted: 8/02/2017; Publicado en línea/Published online: 19/06/2017

tieri using molecular techniques. The main findings are: 1) larvae of the studied species are dominated by several Gammaproteobacteria, Enterobacteriaceae, including nitrogen-fixing genera and pectinolytic species; 2) decayed tissues have a dominant lactic acid bacterial community. Obtained results indicate that *Copestylum* larvae play an important role in maintaining this cactus forest ecosystem and suggest how significant, but as yet under studied the role of insects is in maintaining ecosystem processes of arid habitats.

Key words: hoverflies, cacti, saprophagous insects, scrublands, insect-plant-bacteria interactions

RESUMEN

Este trabajo documenta la diversidad de las comunidades de cactus, sírfidos saprófagos y bacterias de un ecosistema semiárido de Mesoamérica. Las larvas de algunas especies de sírfidos del género *Copestylum* (Diptera: Syrphidae) se alimentan del tejido en descomposición de especies de cactus y parecen tener un papel crítico en este proceso degradativo en los ecosistemas semiáridos de México. A través de un estudio experimental de campo encontramos que las larvas saprófagas de sírfidos aceleran la tasa de descomposición de un cactus columnar (*Isolatocereus dumortieri*) y que se recupera mayor cantidad de nitrógeno por la acción de las larvas. Usando métodos moleculares, se describen las bacterias presentes en el tracto digestivo de dos especies de sírfidos saprófagos (*Copestylum limbipenne* y *Copestylum latum*) y de su medio nutricio para saber que función cumplen en el proceso degradativo. De acuerdo a los análisis, las larvas poseen alta dominancia de Gammaproteobacteria y Enterobacteriaceae, incluyendo microbiota fijadora de nitrógeno y degradadora de pectinas, mientras que el tejido de cactus tuvo mayor cantidad de bacterias fijadoras del ácido láctico. Estos resultados proveen evidencia de la importancia de la acción de las larvas de estos dípteros y hasta ahora desconocida, en el proceso de descomposición de los cactus y su papel en el reciclaje de nutrientes en zonas de matorrales de un ecosistema árido del centro de México.

Palabras clave: moscas de las flores, cactus, insectos saprófagos, matorrales, interacciones planta-insecto-bacteria

Las zonas áridas y semiáridas ocupan en México el 60% del territorio, caracterizándose por tener periodos de sequía largos y poca lluvia. La gran extensión en su cobertura vegetal de estos ambientes obedece tanto a la ubicación geográfica del país, como a los efectos de continentalidad y relieve y son de gran importancia para la conservación de la diversidad biológica y el mantenimiento de los procesos ecológicos que allí se presentan (Verbist *et al.* 2010).

Una de las familias de plantas que mejor caracterizan las zonas desérticas y semidesérticas son las cactáceas (Cactaceae), plantas suculentas originarias de América, que a lo largo de su evolución han ido adquiriendo características anatómicas y fisiológicas que les han permitido colonizar ambientes carentes de agua (Gibson & Nobel 1990). México es altamente diverso en especies de cactáceas, con 669 registradas en el territorio nacional y con un 80% de endemismos. Dentro del país, el desierto Chihuahuense y la zona centro-este tienen una alta diversidad y endemismos de especies de cactáceas (Hernández & Godínez, 1994).

La Reserva de la Biosfera “Barranca de Metztitlán” en el estado de Hidalgo, México, presenta una gran diversidad de cactáceas, registrándose 70 especies, entre las cuales se encuentran poblaciones importantes del “viejito endémico” (*Cephalocereus senilis* (Haw.) Pfeiff.) o de “candelabros” y “órganos” importantes como *Isolatocereus dumortieri* (Scheidw.) Backer (Fig.1) y *Pachycereus marginatus* (DC.) Britton & Rose, una gran variedad de “biznagas” como *Echinocactus platyacanthus* Link & Otto, diversas especies del género *Ferocactus* Britton & Rose, así como cactáceas globosas de pequeño tamaño como los géneros *Mammillaria* Haw y *Coryphantha* (Engelm.) Lem. Muchas de estas especies son endémicas de esta zona como *Astrophytum ornatum* (DC.) Britton & Rose y *Turbinicarpus horripilus* (Lem.) John & Riha (CONANP-SEMARNAT 2003). La “Barranca de Metztitlán” fue declarada Reserva de

la Biosfera en el año 2000 con el principal propósito de salvaguardar la rica biodiversidad de las cactáceas del centro de México.



Figura 1. Matorral xerófilo dominado por el cactus candelabro (*Isolatocereus dumortieri*) en la Reserva de la Biosfera “Barranca de Metztitlán” (México).

En los sistemas áridos, marcados cambios ambientales entre la estación de sequía y la lluviosa son los principales promotores de la estructura de las comunidades vegetales y animales asociadas. Entre los representantes de artrópodos estrechamente asociados a sistemas áridos se encuentran diversas especies de dípteros del género *Copestylum* Macquart, 1846 (Syrphidae). Este género es endémico del continente americano y es el más diverso del Neotrópico, con más de 400 especies descritas, estando una gran parte de esas especies, adaptadas a vivir asociadas con cactus y agaves en descomposición (Rotheray *et al* 2007). Cuando las cactáceas (o partes de ellas) mueren, el tejido vegetal en descomposición (Fig. 2A) alberga infinidad de microorganismos de los cuales se alimentan las larvas de *Copestylum* (Fig. 2B), que son saprófagas (Rotheray *et al* 2007). Por su parte, los adultos de todas las especies de *Copestylum* (Fig. 2C), se alimentan de recursos florales como el polen y néctar (Marcos-García & Pérez-Bañón 2001).

Por sus hábitos alimenticios, su alta abundancia y su estrecha relación con las cactáceas, las larvas de *Copestylum* participan en procesos ecosistémicos importantes relacionados con la descomposición de cactáceas y el reciclaje de nutrientes. Martínez-Falcón *et al.* (2011) demuestran que existe una diferencia muy marcada entre las dos estaciones anuales (sequía y lluvias), tanto en diversidad y abundancia, como en la composición de las comunidades de *Copestylum* de la Barranca de Metztitlán, siendo esta diferencia incluso mayor que la influencia derivada de las actividades agropecuarias en la zona. Los autores del mencionado trabajo criaron en condiciones de laboratorio 3329 individuos de 12 especies de *Copestylum* que fueron recolectados en el matorral crasicaule (dominado por cactáceas de tallos carnosos) de la Reserva de la Biósfera “Barranca de Metztitlán”. En ese mismo trabajo se demuestra un mayor solapamiento de nicho en la época de secas que en la época de lluvias, sugiriendo estos resultados que de acuerdo a la estacionalidad, las especies se reparten los recursos de forma diferente. Otro hallazgo derivado de los muestreos realizados en el territorio de esta Reserva de la Biosfera, fue el descubrimiento de una nueva especie para la ciencia, *Copestylum hidalgense* Marcos-García & Rotheray, 2009, endémica de la zona y cuyo nombre fue dedicada a Hidalgo, el estado de México donde fue descubierta (Rotheray *et al.* 2009).

¿Cómo cambian las interacciones cactus-*Copestylum* a través del año? El estudio de las interrelaciones entre especies en las comunidades, se han tratado recientemente con modelos de redes complejas en los cuales la estructura de una comunidad no presenta una distribución aleatoria, sino más bien anidada. Las interrelaciones entre especies en un patrón anidado están caracterizadas por tener muchas especies generalistas y pocas especialistas, y a su vez las especies especialistas interactúan con las especies generalistas (Bascompte & Jordano, 2008). En la Barranca de Metztitlán, la disponibilidad de recursos es predecible durante la temporada de lluvias, dando



Figura 2. Tejido vegetal de *Isolatocereus* en descomposición, del cual se alimentan las larvas de sírfidos (A), Larva de *Copestylum* (B) y ejemplar adulto de *Copestylum* (C).

lugar a comunidades saprófagas de *Copestylum* con una estructura anidada. Sin embargo, durante la temporada de sequía, los recursos tróficos son escasos, menos predecibles y son explotados por una comunidad de *Copestylum* no anidada (Martínez-Falcón et al. 2010). Este patrón puede explicarse por la biología de las cactáceas adaptadas a la aridez. Las cactáceas como *Isolatocereus dumortieri* tiene una fenología altamente determinada por las condiciones de humedad, de tal manera que la asignación de recursos se reparte de acuerdo a la temporada. En época de lluvias estas cactáceas asignan recursos al crecer a la vez que desechan fragmentos de sus tejidos para este propósito, de tal manera que existe una alta disponibilidad de fragmentos en descomposición en época de lluvias que son colonizados por las larvas de los sírfidos. Por otra parte, en época de sequía, los cactus adaptados a esta condición, almacenan grandes cantidades de agua en su interior y prácticamente no desechan fragmentos de sus tejidos, por lo que encontrar segmentos en descomposición donde poder desarrollarse las larvas, es menos probable.

Las especies de *Copestylum* tienen un papel importante en la tasa de descomposición de los cactus y en las proporciones de nitrógeno, lo cual influye en el reciclaje de nutrientes en el suelo de los ecosistemas áridos (Martínez-Falcón et al. 2012). Para estudiar este papel, se seleccionó la cactácea columnar *Isolatocereus dumortieri* (Cactaceae), por ser un recurso trófico importante para la comunidad de sírfidos. Se llevó a cabo un experimento de campo durante dos eventos consecutivos de lluvias, en 2008

y en 2009. Se seleccionaron segmentos de *Isolatocereus dumortieri* de igual peso, algunos de los cuales fueron colocados en el interior de un recipiente con paredes de malla y otros sin dicha protección con el propósito de permitir o evitar la libre entrada de insectos. En los fragmentos en descomposición libres de protección, hubo una alta abundancia de larvas del género *Copestylum* en ambos años. La tasa de descomposición encontrada en las muestras con larvas fue significativamente más rápida que en las muestras sin larvas, lo cual tiene una repercusión directa en el mantenimiento del ecosistema, ya que contribuyen a evitar la acumulación de materia orgánica en el sistema. Es destacable que los valores de recuperación de nitrógeno reportados en este trabajo muestran una aportación importante de nutrientes derivada de la descomposición de los cactus, nunca antes reportada en la literatura. Estos resultados proveen evidencia de la importancia de la acción de las larvas de estos dípteros en el proceso de descomposición de los cactus y su papel en el reciclaje de nutrientes en zonas de matorrales crasicuales de un ecosistema árido del centro de México.

Recientemente, Pavón et al. (2016) han analizado el contenido de carbono en *Isolatocereus dumortieri* y lo han cuantificado usando un modelo alométrico. Tradicionalmente, se consideraba que los matorrales áridos albergaban bajas cantidades de carbono en sus tejidos vegetales, siendo otros bosques los que acaparaban la atención en lo relacionado con el contenido de carbono verde. Este trabajo demostró que las extensiones de cactus de la especie *Isolatocereus*

dumortieri son importantes reservorios de agua y carbono. Un solo individuo de este cactus columnar de la Barranca de Metztitlán alberga 1.25 kg m² de carbono, mucho más de lo que se ha documentado para otros ambientes desérticos y de tundra; éstos resultados evidencian el potencial de los bosques de cactáceas ante el cambio climático ya que atrapan y almacenan dióxido de carbono, con lo cual contribuyen considerablemente a mitigar el cambio climático. Igualmente se reporta una gran acumulación de agua en los tallos de esta cactácea con un total de 537.64 litros por cactus en la época de sequía y de 692.24 litros para la época de lluvias. Es evidente la importancia que tienen los cactus como especies clave en los ambientes semiáridos por su capacidad de almacenar una gran cantidad de agua que mantiene a otras poblaciones de animales que usan este recurso. Además, los tejidos de estas cactáceas son buenos fijadores de carbono y al descomponerse devuelven importantes cantidades de nitrógeno y carbono al suelo contribuyendo así a su fertilidad.

Y hay otro protagonista en estas interesantes interacciones: la microbiota. Martínez *et al.* (2011) describen las especies de microorganismos presentes en el tracto digestivo de las larvas de dos especies de sírfidos saprófagos (*Copestylum limbipenne* Williston y *Copestylum latum* Wiedemann) que crecen en los tejidos de cactáceas en descomposición, pero que presentan diferentes estrategias de alimentación. *Copestylum limbipenne* se desarrolla y alimenta en medios líquidos y semilíquidos y *Copestylum latum* en tejidos vegetales de textura sólida, pudiendo llegar a horadar el medio nutricional. Además, dichos autores describen también las especies de bacterias del medio nutricional (tejido en descomposición de *Isolatocereus dumortieri*). Mediante técnicas moleculares se obtuvo el ADN y secuencias del gen 16S rRNA de muestras de tractos digestivos de las larvas y de sus medios nutricionales. Uno de los principales resultados fue demostrar que la microbiota de las larvas de estas dos especies de *Copestylum* es más parecida entre sí que con la de su medio nutricional, indicando este resultado que la transmisión de la microbiota puede ser de madres a hijos desde el momento de la oviposición. *Copestylum latum* tiene una microbiota más compleja que *Copestylum limbipenne*, probable-

mente debido a que, al poseer una estrategia alimenticia excavadora, debe procesar el tejido vegetal en un estado menos avanzado de descomposición. Las principales bacterias encontradas en el tracto digestivo de las larvas son de tipo nitrificantes, pectinolíticas y del ácido láctico, como las bacterias del grupo Enterobacteraceae y las Gammaproteobacterias, mientras que el tejido del cactus en descomposición tuvo una microbiota principalmente compuesta por bacterias del ácido láctico degradadoras de azúcares. Este descubrimiento permite entender mejor el proceso de descomposición del cactus llevado a cabo por la actividad de las larvas de sírfidos, así como la acción renovadora de tejido y descomponedora por parte de las bacterias. Juntos, dípteros y bacterias degradan el tejido vegetal del cactus y participan en la reincorporación de nutrientes al suelo de los ecosistemas áridos del centro de México.

Estos primeros resultados han abierto una línea de investigación importante, pero aún falta mucho por conocer sobre este sistema tritrófico de medios áridos, como su participación en la tasa de descomposición de otras especies de cactáceas dominantes, su influencia en las cantidades de agua y carbono reservadas en los tallos y raíces de las cactáceas, así como su importancia en otras zonas áridas y semiáridas de Norteamérica. También será interesante analizar el contenido de nitrógeno que pueden aportar otras especies de cactáceas y si estas relaciones descubiertas entre bacterias y larvas de sírfidos, se mantienen bajo distintas circunstancias. También ha sido documentada la abundante presencia de larvas de dípteros del género de *Drosophila*, por lo que habría que incluir a estas especies saprófagas en futuros estudios. Otros protagonistas a integrar son las especies del cuarto nivel trófico, es decir los depredadores, parásitos o parasitoides de las larvas de sírfidos que se encuentran asociadas a estas cactáceas en descomposición, ya que pueden estar regulando las poblaciones de insectos saprófagos e incidir indirectamente en el proceso de descomposición de la materia vegetal de cactáceas en estas zonas áridas. Al parecer, las relaciones secretas entre diferentes componentes de la biodiversidad, y su influencia en los procesos de los ecosistemas, apenas empiezan a desvelarse.

REFERENCIAS

- Bascompte, J., & Jordano, P. (2008). Redes mutualistas de especies. *Investigación y ciencia*, 384, 50-59.
- CONANP-SEMARNAP. (2003). *Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Barranca de Metztlán*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas – Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Eds., México, D.F.
- Gibson CA, Nobel PS. (1990). *The cactus primer*. Harvard University Press, London.
- Marcos-García, M.A., Pérez-Bañón, C. (2001). Immature stages, morphology and feeding behaviour of the saprophytic syrphids *Copestylum taumalipanum* and *C. lentum* (Diptera, Syrphidae), *European Journal of Entomology* 98: 375–385.
- Martínez-Falcón, A.P. Marcos-García, M.A., Moreno C. (2011). Temporal shifts and niche overlapping shifts and niche overlapping in *Copestylum* (Diptera, Syrphidae) communities reared in cactus species in a central Mexican scrubland. *Ecological Research*, 26: 341-350.
- Martínez-Falcón, A.P. Marcos-García, M.A. Díaz-Castelazo, C. Rico Gray, V. (2010). Seasonal changes in a cactus-hoverfly (Diptera: Syrphidae) network. *Ecological Entomology*, 35:754-759.
- Martínez-Falcón, A.P. Marcos-García, M.A. Moreno C. Rotheray. (2012). A critical role for *Copestylum* larvae (Diptera, Syrphidae) in the decomposition of cactus forests. *Journal of Arid Environments*, 78: 41-48.
- Martínez-Falcón, A.P. Durbán, A., Latorre, A. Antón J. Marcos-García M.A. (2011). Bacteria associated to *Copestylum* (Diptera, Syrphidae) larvae and their host breeding cactus. *PLoS ONE*, 6(11): e27443. doi:10.1371/journal.pone.0027443 .
- Hernandez, H. M., & Godínez, H. (1994). Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana*, (26), 33-52.
- Pavón, N., Ayala, C., Martínez-Falcón A.P. (2016). Water and carbon storage capacity in *Isolatocereus dumortieri* (Cactaceae) in an intertropical semiarid zone in Mexico. *Plant Species Biology*, 31: 240-243
- Rotheray, G. E., Marcos-García, M. A., Hancock, G., Pérez-Bañón, C & Maier, C. T. (2009). Neotropical *Copestylum* (Diptera, Syrphidae) breeding in Agavaceae and Cactaceae including seven new species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 156(4), 697-749.
- Verbist K., Santibañez F., Gabriels D., Soto, G. (2010). *Atlas de Zonas Áridas de América Latina y El Caribe*. CAZALAC. Documentos Técnicos del PHI-LAC.