

Tasas de herbivoría en dos tipos de bosques de tierra firme en la Amazonía Central

Juan E. Guevara

1. Introducción

La herbivoría es uno de los principales procesos que regulan el crecimiento, mortalidad y características adaptativas de los individuos dentro de las comunidades de plantas. La gran diversidad y ubicuidad de los mecanismos de defensa antiherbívoros ha generado discusiones acerca de cual sería el beneficio o costo de la presencia de estos mecanismos, de su relativa efectividad y de la naturaleza u origen de las fuerzas relativas que determinan su evolución (Coley 1983).

Una tendencia generalizada es que mayores concentraciones de compuestos y mayor efectividad de las defensas antiherbívoros es característica de especies leñosas de bosque maduro y de plantas de ambientes pobres en nutrientes (Coley 1983). McKey *et al.* (1978) encontró que las hojas de las especies de árboles presentes en bosques lluviosos de arenas blancas en Camerún eran mucho más duras y contenían el doble de concentración de fenoles y taninos condensados que las especies establecidas sobre suelos lateríticos en bosques lluviosos de Uganda. Por otro lado el incremento de la severidad climática e infertilidad del suelo puede inducir a las plantas a producir menos compuestos contra el ataque de herbívoros y por lo tanto sufrir más daño foliar (Landsberg & Gillieson 1995).

En este contexto defensas antiherbívoros se constituyen en respuestas adaptativas a determinadas condiciones ambientales, que pueden reducir la productividad (Coley 1983; ver Miles & Dunham 1993). No obstante, Coley (1983) demostró que la filogenia no determinó la efectividad de las características de defensa antiherbívoros en 42 especies de árboles neotropicales. La historia de vida en función del ambiente se constituyó en el principal factor del incremento de las tasas de herbivoría en este estudio. Sin embargo, existe evidencia de que características intrínsecas de ciertos grupos de plantas puede favorecer a una mayor efectividad de mecanismos de defensa antiherbívoros. Así que la discusión se centra en si estas respuestas son resultado de herencia filogenética o adaptaciones a condiciones ambientales.

El objetivo de este estudio, por lo tanto, es evaluar las tasas de herbivoría de especies filogenéticamente próximas y dentro de un mismo clado en dos ambientes diferentes. La premisa de este trabajo es que especies más relacionadas y dentro de un mismo clado deberían tener o compartir semejanzas en las respuestas antiherbívoros.

2. Materiales y Métodos

2.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la reserva forestal 1501 (Km 41, 02°24'S; 58°52'O) que pertenece al Proyecto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (INPA-SI). La reserva cubre una superficie de 10.000 hectáreas y se encuentra atravesada por una serie de senderos ubicados cada 100 m en sentido oeste-este y sur-norte. La temperatura promedio en el área es de 27,6 °C, con una precipitación anual de 2200 mm y períodos secos y lluviosos bastante definidos. La época seca comienza en junio y finaliza en octubre mientras el período de lluvias es de noviembre a mayo con un pico de precipitación en los meses de febrero y marzo en donde se puede alcanzar los 300 mm mensuales (Scariot 1996).

Los suelos se caracterizan por ser bastante pobres en nutrientes y del tipo alicalatosoles y en su mayoría de conformación arcillosa, este tipo de suelos. Sin embargo existen áreas en las que suelos son predominantemente arenosos, originados a partir del material parental del escudo Guyanés depositado durante el Mioceno después del mayor levantamiento de los Andes, y otras en las que se puede hallar intercalados ambos tipos edáficos (Lovejoy & Bierregaard 1990).

La estructura del bosque es muy similar a la de otras regiones que se encuentran hacia el oeste de la base amazónica. El dosel tiene entre 30 y 35 m y árboles emergentes pueden alcanzar los 45 m (Oliveira & Daly 2001). Árboles característicos de este estrato son *Cariniana micrantha*, *Dinizia excelsa*, *Scleronema micranthum* y *Catostemma milanezii*. El sotobosque está dominado por palmas acaulescentes como *Astrocaryum*

sciophyllum y *Attalea attaleoides* y el estrato herbáceo tiene poca cobertura (observación personal)

2.2 Colecta de datos

Se escogieron cinco pares de especies dentro de un mismo género de cinco familias diferentes, siendo que cinco especies presentes en bosques con suelos arcillosos y cinco especies exclusivas de bosques de arenas blancas (localmente llamadas campinarana). Esta selección se hizo bajo la premisa de que especies dentro de un mismo clado son filogenéticamente próximas y de que las familias de angiospermas escogidas son lo suficientemente alejadas para evitar dependencia filogenética (ver Chase 1993).

Para poder explicar las diferencias en las tasas de herbivoría de todas las especies se muestrearon 10 individuos de 1 a 2 m de altura, se seleccionaron dos ramas al azar de cada uno de ellos y de cada rama se escogió aleatoriamente cinco hojas para determinar los porcentajes de daño foliar. Esta medida se tomó estimando visualmente el porcentaje de remoción de tejido de la superficie total de la hoja. Este porcentaje fue transformado luego en categorías de niveles de herbivoría de 1 a 5 según el protocolo sugerido por Dirzo & Dominguez (1995) (Tabla 1).

Tabla 1. Categorías de herbivoría, basadas en el porcentaje de tejido foliar removido (según Dirzo & Dominguez 1995).

Categoría de dano foliar	Porcentaje de herbivoría (%)
0	0
1	1 - 6
2	7 -12
3	13 - 25
4	26 - 50
5	51 - 100

2.3 Análisis estadísticos

Para determinar si existen diferencias en los niveles de herbivoría entre especies dentro de un mismo clado y entre los diferentes géneros entre cada ambiente se realizó un ANOVA en bloques. Los tratamientos fueron los ambientes de arena blanca y arcilla y en este estudio se utilizó los términos “campinarana” y “tierra firme” respectivamente, para diferenciar a ambos ambientes. Los géneros se constituyeron en los bloques dentro del análisis y este se llevó a cabo en el programa SYSTAT versión 8.

3. Resultados

Como un todo, los niveles de herbivoría fueron superiores en terra firme con respecto a la campinarana ($1,66 \pm 0,80$; $1,49 \pm 0,98$). Los géneros *Ouratea* y *Vochysia* presentaron mayores niveles de daño foliar (Figura 1). Por otro lado, el análisis de variancia en bloques determinó que se encontraran diferencias significativas en los niveles de herbivoría entre los dos tipos de habitat y también diferencias en los niveles de herbivoría entre géneros (Tabla 2).

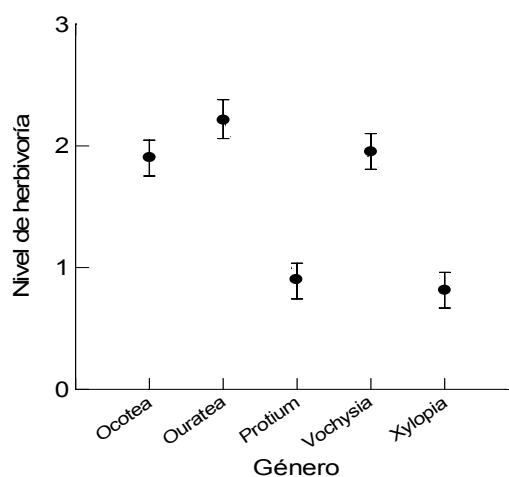


Figura 1. Nivel de herbivoría en cinco géneros presentes en dos tipos de habitat en un bosque húmedo de la Amazonía central. Puntos representan promedios y barras la desviación estándar.

Tabla 2. Análisis de variancia en diseño de bloques de los niveles de herbivoría entre pares de especies dentro de un mismo género para dos tipos de hábitat en un bosque de tierra firme en la Amazonia central.

	Suma de Cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado Medio	F	p
Habitat	1,998	1	1,998	4,637	0,034
Género	32,803	4	8,201	19,035	<0,001

Los géneros *Protium* y *Xylopia* presentaron valores muy similares de daño foliar y estos fueron notablemente inferiores a los del resto de los clados (Tabla 3; Figura 1).

Las respuestas de las especies en los dos ambientes siguió el mismo patrón, las especies de *Protium*, *Xylopia* y *Vochysia* exclusivas de bosques con suelos de arena blanca tuvieron niveles de herbivoría menores en este ambiente con respecto a sus pares presentes en suelos arcillosos, no obstante diferencias significativas se encontraron únicamente en entre las especies de *Xylopia*, en este caso *Xylopia benthamii* tuvo niveles de herbivoría significativamente mayores que su par de arcilla. Únicamente *Ouratea discophora* exclusiva de arenas blancas presentó mayores niveles de herbivoría que su conespecífica *Ouratea odora* presente en bosques con suelos arcillosos.

Tabla 3. Nivel de herbivoría de 10 especies de árboles presentes en dos tipos de habitat en un bosque de tierra firme de la Amazonía Central. Se presentan promedios por especie y su desviación estandar, así como nivel de significación estadística.

Taxon	Ambiente	Índice de herbivoría	Test de t (g.l=9)
Annonaceae			
<i>Xylopia benthamii</i>	Campinarana	0,49 ± 0,36	t=3,40; p=0,001
<i>Xylopia</i> sp.1	Tierra Firme	1,14 ± 0,49	
Burseraceae			
<i>Protium heptaphyllum</i>	Campinarana	0,73 ± 0,51	t=-1.42; p=0.15
<i>Protium decandrum</i>	Tierra Firme	1,09 ± 0,61	
Lauraceae			
<i>Ocotea longifolia</i>	Campinarana	1,86 ± 0,82	t=-0,45; p=0,66
<i>Ocotea</i> sp.1	Tierra Firme	1,98 ± 0,80	
Ochnaceae			
<i>Ouratea discophora</i>	Campinarana	2,32 ± 0,88	t=-0,88; p=0,37
<i>Ouratea odora</i>	Tierra Firme	2,01 ± 0,30	
Vochysiaceae			
<i>Vochysia</i> sp.1	Campinarana	1,74 ± 0,48	t=-1,39; p=0,16
<i>Vochysia vismifolia</i>	Tierra Firme	2,17 ± 0,88	

4. Discusión

La historia de vida y restricciones ambientales han sido correlacionadas con las diferentes características defensivas de las plantas más que con las relaciones filogenéticas de miembros de un mismo grupo (Coley 1983; Coley *et al.* 1985). Los trabajos realizados por Coley (1983)

demonstraron que plantas pioneras y especies persistentes a la sombra dentro de una misma familia no se agrupaban en relación a las defensas antiherbívoros.

Al nivel general los menores niveles de herbivoría encontrados en las especies de árboles de suelos arenosos independiente de sus relaciones

filogenéticas, corroboran las predicciones hechas por la hipótesis de disponibilidad de recursos, HDR (Coley *et al.* 1985). La hipótesis asume que la influencia de un conjunto de herbívoros semejantes en abundancia y diversidad sería menor en plantas que crecen en ambientes con suelos pobres determinando menor herbivoría. Esta respuesta fue observada en todas las especies de arena blanca a excepción de *Ouratea discophora*. No obstante existe evidencia de que las predicciones de la hipótesis HDR pueden no aplicarse a toda la comunidad de árboles.

Castanho (2004) en su trabajo realizado en la misma localidad de este estudio, determinó que en sólo una de las cinco especies que analizó existía una correlación entre menor tasa de herbivoría y mayor porcentaje de arena en el suelo. En este trabajo se propone que existirían respuestas diferenciales por parte de la comunidad de herbívoros en la detección de recursos disponibles debido cambios en su abundancia a lo largo de un gradiente.

A pesar de que en este estudio no se analizaron concentraciones de compuestos secundarios y otras características de defensa contra herbívoros las respuestas de grupos taxonómicos como *Xylopiya* y *Protium* al presentar bajas tasas de herbivoría, tanto en las especies presentes en tierra firme como en campinarana, permiten sugerir que características defensivas son intrínsecas de ambos grupos. Esto se sustenta en el hecho de que algunas familias de angiospermas presentan una gran concentración de terpenoides y taninos en sus estructuras, como es el caso de Burseraceae, que les son útiles en la

defensa contra herbívoros. Entonces la presión selectiva impuesta por el ambiente es importante en la generación de adaptaciones en características fenotípicas (Futuyma 1986). En este caso baja fertilidad y drenaje deficiente son factores que pueden haber determinado respuestas adaptativas de las especies a estas condiciones y, por lo tanto, haber evolucionado mecanismos que permitan menores tasas de herbivoría (ver Coley 1983; Coley *et al.* 1985). Sin embargo, al ser grupos bastante alejados filogenéticamente dentro del clado de las angiospermas (Chase 1993), estas similitudes en las respuestas contra herbívoros pueden atribuirse a convergencia funcional en la fisiología entre estos dos clados.

Análisis filogenéticos de los grupos estudiados, en combinación con estudios de herbivoría a lo largo de la historia de vida de estos, podrían sustentar con mayor certeza si las defensas contra herbívoros en grupos taxonómicos definidos pueden estar determinadas por la filogenia además de la historia de vida de las plantas.

5. Agradecimientos

A todo el personal del INPA que me brindaron su ayuda incondicional a lo largo del curso, en especial mis sinceros agradecimientos a Juruna por los conocimientos transmitidos y su confianza. A Glauco y Adal por la orientación y guía para la ejecución del proyecto, a Braulio por las fructíferas conversaciones sobre ecología y a todos mis compañeros del curso por su paciencia; en especial a Agustín y Daniel por brindarme además su amistad. A todos gracias por la experiencia compartida.

6. Referencias bibliográficas

- Castanho, C. 2004. Herbivoria em um gradiente de ambientes em floresta de terra firme da Amazônia central. Livro do curso de campo Ecologia da Floresta Amazônica, edição 2004.
- Coley, P. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-233.
- Coley, P.D., Bryant, J.P. & Chapin.III, F.S. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230:895-899.
- Chase, M. W. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from plastid gene *rbcl*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 528-580.
- Dirzo, R. & Domingues, C.1995. Plant-animal interactions in Mesoamerican tropical dry forests. *In: Seasonally Dry Tropical Forests*. Bullock, S.H, Mooney, H.A & Medina, E. (eds). Cambridge University Press, Cambridge.
- Futuyma, D.J. 1986. *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Landsberg, J. & Gillieson, D.S. 1995. Regional and local variation in insect herbivory, vegetation and soils of *Eucalyptus* associations in contrasted landscape positions along a climatic gradient. *Australian Journal of Ecology* 20: 209-315.
- Lovejoy, T. & Bierregard, R.O. 1990. Central Amazonian Forest and the minimal critical size of ecosystems project. *In: Four Neotropical Rainforests*, Gentry, A.H. (ed.). Yale University , Press. New Haven.
- McKey, D.J.; Waterman, P.G.; Mbi, C.N.; Gartlan, J.S. & Struhsaker, T.T. 1978. Phenolic content of vegetation in two African rain forests: ecological implications. *Science* 202: 61-64.
- Miles, D.B. & Dunham, A.E.1993. Historical perspectives in ecology and evolutionary biology: the use of phylogenetic comparative analyses. *Annual Reviews in Ecological Systematics* 24: 587-619.
- Oliveira, A.A. & Daly, D. 2001. *Florestas do Rio Negro*. Editora Schwarz. Rua Bandeira Paulista, Sao Paulo.
- Scariot, A.O. 1996. The effects of rain forest fragmentation on the palm community in Central Amazonia. Tesis de Doctorado. Universidad de California, Santa Bárbara.