

Parasitismo estructural por lianas y su relación con la folivoría en *Vismia guianensis* (Clusiaceae)

Daniel González Tokman

Introducción

Las lianas son plantas abundantes que forman un grupo diverso con ocurrencia en todo el mundo, particularmente en los bosques tropicales. Todas las especies de lianas comparten una misma estrategia de crecimiento, que consiste en alcanzar el dosel utilizando la arquitectura de otras plantas (Schnitzer & Bongers 2002). A diferencia de los árboles, las lianas tienen relativamente poco soporte estructural, por lo que pueden asignar más recursos a la reproducción, al desarrollo de follaje y a la elongación del tallo y la raíz (Putz & Mooney 1991).

Las lianas son importantes parásitos estructurales de los árboles (Laurance *et al.* 2001) que, a diferencia de otros parásitos como las epífitas y las semiepífitas, se mantienen enraizadas al suelo (Putz & Mooney 1991). Las lianas compiten con sus hospederos por luz, humedad y recursos del suelo, además de provocarles estrés estructural. Por ello, las lianas pueden reducir el crecimiento de los árboles (Schnitzer & Bongers 2002) e incrementar su mortalidad (Putz & Mooney 1991). Debido a que presentan altas tasas de crecimiento bajo condiciones de alta

luminosidad, las lianas pueden colonizar rápidamente claros y bordes de la selva, e impedir el crecimiento de otras plantas (Schnitzer *et al.* 2000). Al dominar la sucesión temprana de los claros, las lianas están afectando considerablemente la dinámica y la regeneración de las selvas, cada vez más fragmentadas. En base a esto se han realizado estudios comparativos entre bordes e interiores para determinar el impacto de las lianas en zonas fragmentadas de la selva. Trabajando en la Amazonia Central, Laurence *et al.* (2001) encontraron que la abundancia de lianas se incrementó significativamente cerca de los bordes, y se asoció positivamente con el nivel de perturbación del bosque y negativamente con la biomasa de árboles. La proporción de árboles parasitados y la diversidad de especies de lianas también se incrementaron hacia los bordes. Adicionalmente, los claros dominados por lianas pueden permanecer en un estado de dosel bajo por más de 13 años (Schnitzer *et al.* 2000; Tabanez & Viana 2000).

Debido a que las plantas deben repartir sus recursos disponibles entre el crecimiento, la reproducción y el mantenimiento (i. e.

sistemas de defensa contra la herbivoría y el parasitismo), un aumento de la inversión en una de estas funciones se reflejará en la disminución en la inversión asignada a otra. La teoría de asignación de recursos predice una correlación negativa entre la disponibilidad de recursos y la defensa contra la herbivoría, y predice además que la variación en las defensas de una planta depende de la tasa de crecimiento inherente a la planta (Coley *et al.* 1985); aquellas plantas con tasas de crecimiento bajas (adaptadas a una baja disponibilidad de recursos) deberían tener una menor capacidad de compensar la pérdida de sus tejidos causada por la herbivoría y deberían, por lo tanto, asignar más recursos a las defensas. Por su parte, las plantas con tasas de crecimiento y tasas de sustitución de hojas alta, deberían asignar más recursos a reponer su tejido perdido por herbivoría en lugar de invertir en defensas contra ella (Coley *et al.* 1985). Por otro lado, estudios recientes sugieren que individuos de una misma especie parecen tener plasticidad fenotípica en cuestión de asignación de recursos, y aquéllos sujetos a mayor estrés parecen asignar más recursos a defensas contra la herbivoría (Boege & Dirzo 2004).

La herbivoría es un proceso que puede afectar el crecimiento y la adecuación de las plantas (Marquis 1984), además de modificar el proceso de sucesión, por lo que su papel

dentro de la estructura de las comunidades y los ecosistemas es de gran importancia (Zangerl *et al.* 2002). La folivoría (herbivoría de las hojas) no solo provoca una disminución en el área fotosintética activa de una planta (Zangerl *et al.* 2002), sino que también puede provocar el rompimiento de sus hojas (Stiling & Simberloff 1989) e incrementar la infección por hongos y otros patógenos (Thresh 1981). El objetivo del presente estudio fue determinar si existen diferencias en la folivoría sufrida por individuos de *Vismia guianensis* (Clusiaceae) sujetos a diferentes índices de competencia con lianas asociadas a ellos. De acuerdo con la teoría de asignación de recursos, mi hipótesis es que aquellos árboles con mayores índices de competencia con lianas presenten menores tasas de folivoría, pues sería más favorable para ellos invertir en defensas contra la herbivoría que reponerse de los daños causados por ella.

Metodología

Realicé el presente estudio en un borde de la Reserva Forestal del Km 41 (PDBFF/INPA), 100 km al Norte de Manaus, en la Amazonia Central. En un transecto de 4 km, a lo largo del camino de acceso a la reserva, seleccioné al azar 15 individuos de *Vismia guianensis* con una altura mínima de 2 m y máxima de 3 m. De cada individuo de *V.*

guianensis medi su diámetro máximo al nivel del suelo (DAS) utilizando un vernier ($\pm 0,01$ cm), y conté el número total de ramas. Elegí aleatoriamente tres ramas de cada individuo y conté sus hojas para estimar así el número total de hojas de todas las ramas. De cada individuo tomé aleatoriamente 30 hojas para cuantificar el grado de folivoría. Para ello utilicé el método propuesto por Dirzo & Dominguez (1995), que clasifica a las hojas en seis categorías visuales correspondientes a proporciones específicas de áreas faltantes (0=0%, 1=1-6%, 2=7-12%, 3=13-25%, 4=26-50% y 5=51-100%). A partir de las frecuencias observadas en cada categoría, calculé un índice de herbivoría para cada individuo por medio de la ecuación: $IH = (\sum ni \times i) / N$, donde i corresponde a la categoría de área foliar faltante, ni al número de hojas de la categoría i y N al número total de hojas muestreadas (30 en todos los casos).

De cada una de las lianas asociadas a los árboles medi su diámetro a nivel del suelo (DAS) con un vernier ($\pm 0,01$ cm), conté su número total de hojas y estimé el área foliar promedio. Para ello dibujé el contorno de 10 hojas elegidas aleatoriamente y recorté las figuras resultantes, las pesé ($\pm 0,00001$ g) y definí su área basándome en la masa de una figura de área conocida. Multipliqué el área foliar promedio por el número total de hojas de cada liana para determinar su área foliar

total. En el caso de los individuos de *V. guianensis*, consideré que el área foliar promedio era constante para todos, por lo que el área foliar total de cada uno fue representada por su número de hojas.

Realicé un análisis de regresión lineal simple para probar relaciones entre el DAS y el número de hojas de todos los individuos muestreados de *V. guianensis*. Eliminé del análisis a un individuo que presentaba un número de hojas mucho menor que el esperado de acuerdo a su DAS (Distancia de Cook=14,09).

Para determinar el grado de competencia a nivel del suelo (CNS) entre las lianas y los individuos de *V. guianensis* muestreados, diseñé la siguiente ecuación, que considera tanto los diámetros de las plantas hospederas como los de las lianas: $CNS = \ln(DAS \text{ lianas} / DAS \text{ } V. \text{ guianensis})$. Consideré a este índice como una representación de competencia por agua y nutrientes del suelo y de estrés estructural de la liana sobre la planta hospedera.

Para determinar el grado de competencia a nivel de copa (CNC) entre las lianas y los individuos de *V. guianensis* muestreados, diseñé la siguiente ecuación, que considera tanto al área foliar total de las plantas hospederas como a la de las lianas: $CNC = \ln(\text{Área foliar lianas} / \text{Área foliar } V. \text{ guianensis})$. Consideré este índice como una

representación de competencia por luz entre la liana y la planta hospedera. De este modo, un índice de CNS o CNC igual a cero representa una asociación en la que las lianas y los hospederos tienen valores iguales de DAS o área foliar. Valores positivos de estos índices representan casos en que las lianas tienen valores mayores que los hospederos (y, por lo tanto, ventaja competitiva sobre ellos), e índices negativos representan casos en que los hospederos tienen valores mayores de DNS o área foliar que las lianas asociadas a ellos.

Relacioné la CNS y la CNC con el índice de herbivoría mediante regresiones

lineales simples, considerando sólo a los 13 individuos que presentaban asociación con lianas en los análisis de CNS y a 12 de ellos, cuyas lianas presentaban hojas, en los análisis de CNC.

Resultados

De los 15 individuos muestreados, 13 presentaban asociación con lianas, una de las cuales no tenía hojas. Encontré una relación positiva y significativa entre el DAS de cada individuo de *Vismia guianensis* y su número de hojas ($R^2=0,58$; $F_{1,13}=16,568$; $p=0,002$; $N=14$; Figura 1).

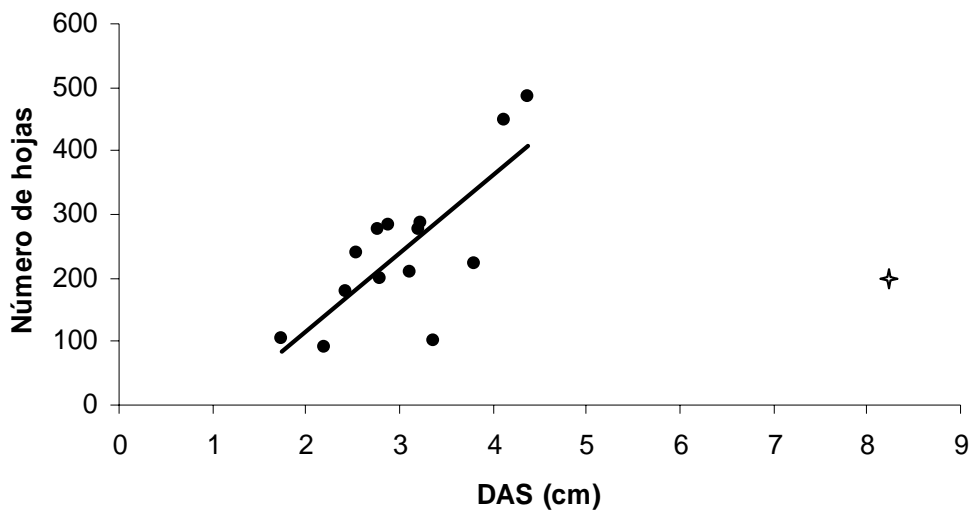


Figura 1. Relación entre el diámetro a nivel del suelo (DAS) y el número de hojas de 14 individuos de *Vismia guianensis* muestreados en un borde forestal de la Reserva Km 41, en la Amazonia Central. La línea de ajuste no incluye a un outlier, marcado con un símbolo diferente.

Encontré una relación entre el índice de herbivoría y el \ln del índice de competencia a nivel del suelo (CNS) ($R^2=0,406$; $F_{1,12}=7,511$; $p=0,019$; $N=13$). Un aumento en el estrés

estructural provocado por las lianas y la competencia por nutrientes y agua se refleja en una disminución en el índice de herbivoría de los individuos de *V. guianensis* (Figura 2).

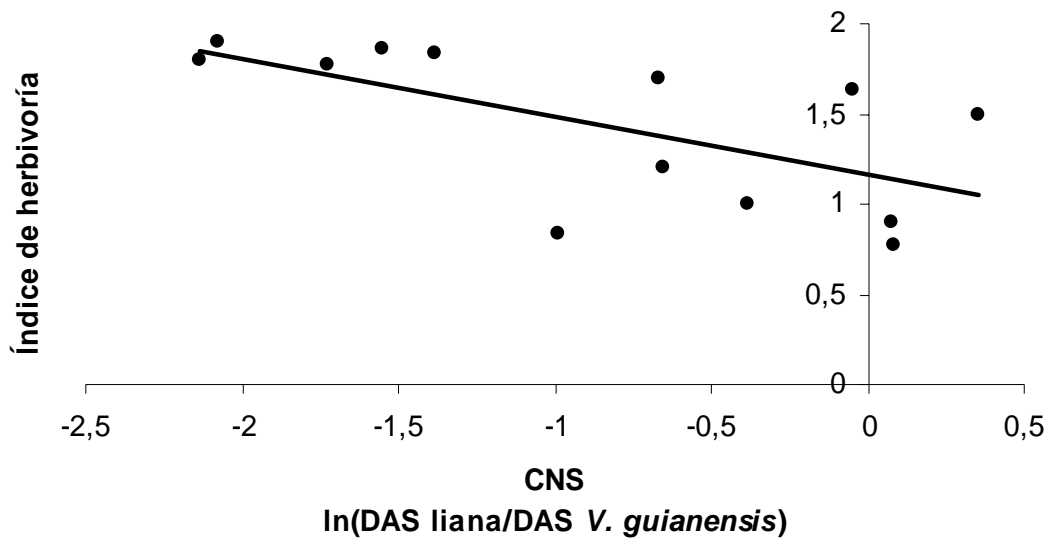


Figura 2. Relación entre el índice de herbivoría y el \ln del índice de competencia a nivel del suelo (CNS) de individuos de *Vismia guianensis* con las lianas asociadas a ellos.

Encontré una relación negativa y significativa entre el índice de herbivoría y el \ln del índice de competencia a nivel de copa ($R^2=0,414$; $F_{1,11}=7,062$; $p=0,024$; $N=12$). Un aumento en el área foliar de las lianas respecto

al área foliar de la planta hospedera se refleja en un menor índice de herbivoría (Figura 3).

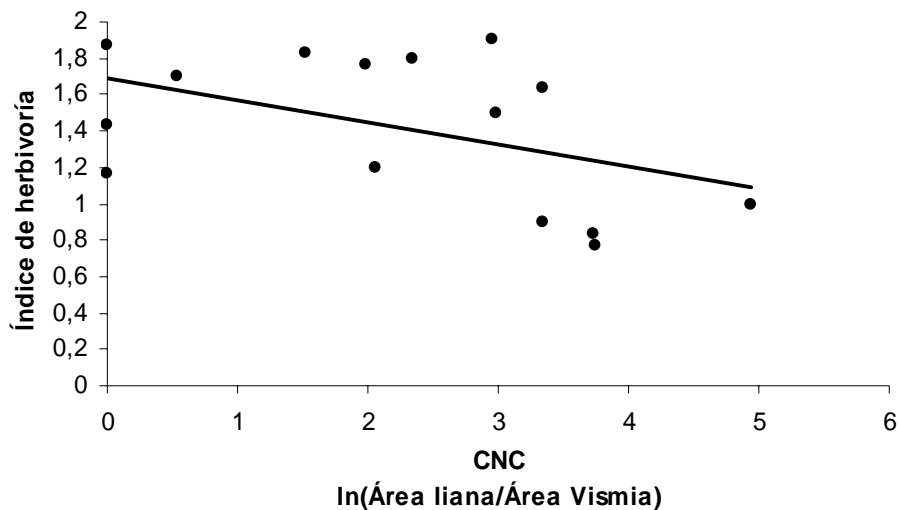


Figura 3. Relación entre el índice de herbivoría y el \ln del índice de competencia a nivel de copa (CNC) de individuos de *Vismia guianensis* con las lianas asociadas a ellos.

Discusión

Las lianas tienen influencia sobre la folivoría sufrida por sus plantas hospederas en el caso de *Vismia guianensis*, una especie pionera abundante en bordes forestales de la Amazonia Central. Al provocar estrés estructural y competir por nutrientes, agua y luz, las lianas afectan el desarrollo de sus plantas hospederas (Schnitzer & Bongers 2002). La combinación de estos factores se reflejó en la tasa de folivoría de las plantas hospederas, siendo que cuanto mayor la competencia por luz y nutrientes del suelo, las tasas de folivoría disminuyeron.

La teoría de asignación de recursos (Coley *et al.* 1985) predice que una planta que se desarrolla en un ambiente de recursos escasos presenta tasas de crecimiento lentas y

asigna más recursos a defenderse contra la herbivoría. Comparada con otras especies pioneras, *V. guianensis* es una especie de crecimiento lento, con una espesura de copa alta (la copa ocupa el 69% del tronco) y una densidad de madera alta (Williamson *et al.* 1998). Adicionalmente, los individuos de esta especie producen látex como sistema de defensa (Ribeiro *et al.* 1999). Considerando que las lianas compiten con sus plantas hospederas, una planta parasitada por lianas tendría menos recursos a su disposición, por lo que su tasa de crecimiento lenta favorecería una mayor asignación a recursos de defensa contra la herbivoría.

Por otro lado, la relación positiva y significativa encontrada entre el diámetro del tronco de los individuos de *V. guianensis* y su

número de hojas fue independiente de los índices de competencia con las lianas. Esto puede reflejar la capacidad de crecimiento de una planta pionera que, a pesar de habitar un ambiente en el que las lianas son muy abundantes, no reduce su producción de hojas al estar parasitada. La estrategia de crecimiento de las plantas de esta especie no les permite desarrollarse en ambientes de poca luz (Williamson *et al.* 1998). Por ello, *V. guianensis* ha desarrollado estrategias, como la reproducción clonal, que podrían permitirle escapar de la competencia con las lianas (Williamson *et al.* 1998). Por otro lado, la herbivoría podría ser muy costosa para una planta que depende de condiciones de alta luminosidad y debe tener un área fotosintética grande.

Trabajando con una especie de árbol tropical de dosel, *Dialium guianense* (Caesalpiniaceae), Boege y Dirzo (2004) observaron que los individuos de esta especie creciendo en ambientes de recursos escasos presentaron menor herbivoría en sus hojas y mayor concentración de metabolitos secundarios para la defensa contra herbivoría en comparación con los individuos de otro ambiente, más rico en recursos. A partir de los resultados obtenidos, los autores sugieren que la plasticidad fenotípica puede llevar a una variación en la respuesta contra la herbivoría de las plantas de una misma especie.

Es factible pensar que cuanto mayores sean el parasitismo estructural y la competencia por nutrientes y agua generados por las lianas asociadas a individuos de *V. guianensis*, menores sean los recursos disponibles para la planta hospedera. Individuos de esta especie sometidos a distintas condiciones ambientales parecen responder de forma diferente en cuanto a su defensa contra la herbivoría. En este estudio, sin embargo, no cuantifiqué metabolitos secundarios en las plantas hospederas, y tampoco consideré su crecimiento clonal. Estudios futuros podrían determinar las funciones que compromete una planta hospedera de lianas para asignar una mayor cantidad de recursos a la defensa contra la herbívora.

Agradecimientos

A quienes me ayudaron con el diseño del proyecto, para poder estar aquí: Fernanda, Karina, Lluvia, Julieta y Diego. A Dani y Leo, por su ayuda en el trabajo de escritorio. A quienes me ayudaron a planear todo detalladamente, con sugerencias, correcciones, índices y opiniones: a Zé Luis, a Carolina, a Thiago, a Bráulio, a Adal y a Glauco que, por si fuera poco, me ayudó en el campo. Y a todos los amigos que participaron de esta

experiencia inolvidable, de este curso de campo. Muito obrigado.

Referencias bibliográficas

- Boege, K. & Dirzo, R. 2004. Intraspecific variation in growth, defense and herbivory in *Dialium guiaense* (Caesalpiniaceae) mediated by edaphic heterogeneity. *Plant Ecology* 175: 59-69.
- Coley, P.D.; Bryant, J.P. & Chapin III, F.S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Dirzo, R. & Domínguez, C.A. 1995. Plant-herbivore interactions in a Mesoamerican tropical dry forest. In: *Seasonally Dry Tropical Forest*, Bullock, S. H.; Mooney, A. & Medina, E. (eds.), pp. 305-325. Cambridge University Press.
- Laurance, W.F.; Pérez-Salicrup, D.; Delamonica, P.; Fearnside, P.M.; D'Angelo, S.; Jerozolinski, A.; Pohl, L. & Lovejoy, T.E. 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology* 82: 105-116.
- Marquis, R.J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537-539.
- Putz, F.E. & Mooney, H.A. (eds.). 1991. *The Biology of Vines*. Cambridge University Press.
- Ribeiro, J.E.; Hopkins, M.J.; Vicentini, A.; Sothers, C.; Costa, M.A.; Brito, J.M.; Souza, M.A.; Martins, L.H.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R. & Procópio, L.C. 1999. *Flora da Reserva Ducke*. INPA.
- Schnitzer, S.A. & Bongers, F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution* 17, 5: 223-230.
- Schnitzer, S.A.; Dahling, J.W. & Carson, W.P. 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology* 88: 655-666.
- Stiling, P. & Simberloff, D. 1989. Leaf abscission: induced defense against pests or response to damage? *Oikos* 55: 43-49.
- Tabanez, A.A.L. & Viana, V.M. 2000. Patch structure within Brazilian Atlantic forest fragments and implications for conservation. *Biotropica* 32: 925-933.
- Thresh, J.M. 1981. *Pests, pathogens and vegetation*. Pitman, London.
- Williamson, G.B.; Guimarães R.C.; Ickes, K. & Ganade, G. 1998. *Estratégias de*

colonização de árvores pioneiras nos Neotrópicos. In: Floresta Amazônica: dinâmica, regeneração e manejo, Gascon, C. & Moutinho, P. (eds.), pp. 121-144. Manaus..

Zangerl, A.R.; Hamilton, J.G.; Miller, T.J., Crofts, A.R.; Oxborough, K.; Berenbaum, M.R. & de Lucia, E.H. 2002. Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes. PNAS 99, 2: 1088-1091.