UNIVERSIDAD AUTÓNOMA "GABRIEL RENÉ MORENO"
FACULTAD DE CIENCIAS AGRÍCOLAS
CARRERA DE BIOLOGÍA

ESTUDIO DE LA TASA DE HERBIVORIA FOLIAR Y ESTRATEGIAS DE DEFENSA DE 36 ESPECIES FORESTALES, DEL BOSQUE SUB-HUMEDO TROPICAL "LA CHONTA", PROVINCIA GUARAYOS, SANTA CRUZ, BOLIVIA

Tesis de Grado presentada para optar el título
de:
Licenciado en Ciencias Biológicas
por:
Adamo A. Diego Cusi

Santa Cruz – Bolivia
2005

DEDICATORIA

A mis padres: ***Juana*** y ***Apolinar*** por que
con su fe, paciencia y apoyo incondicional,
me brindan hoy la dicha de una profesión.

AGRADECIMIENTOS

En principio agradesco a Dios por darme existencia y el cuadro de mayor inspiración: mi familia.

También deseo expresar mis más sinceros agradecimientos a las siguientes personas e instituciones.

A la Universidad que me concedió una formación académica. A los docentes de la carrera de Biología por la enseñanza impartida.

A mis asesores: Dr. Ir. L. Lourens Poorter maestro y amigo más que asesor, por su paciencia y valiosos consejos en la ejecución de este trabajo, además de la realización de los análisis estadísticos. A la Lic. MSc. Mercy López maestra y amiga, por la revisión del escrito y sus acertados comentarios que nutrieron el presente trabajo.

Al Instituto Boliviano de Investigación Forestal (IBIF), por el apoyo financiero para llevar a cabo el trabajo. A BOLFOR I, por el apoyo logístico en campo, y al Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado, área de Zoología por la disposición de sus ambientes y equipos para la transcripción del trabajo.

Al Ing. Israel Vargas y al Lic. Ronald Ruiz amigos incondicionales y compañeros de innumerables travesías, precursores de mis conocimientos sobre la flora de bosques.

Al Lic. Huascar Azurduy y al grupo Darwin preciados amigos, por aportar al trabajo con ideas y comentarios entre otros, con el interés único de la producción intelectual.

A los investigadores Niels Raes y Eben North, por el registro fotográfico del trabajo de campo. A Carmelo Flores y José Chuviña, por el buen desempeño en la toma de datos en campo, excelentes compañeros de faena.

A los compañeros de carrera y amigos con los que se cuenta en todo momento, y a todas las personas que de una u otra manera contribuyeron en la realización de este trabajo.

TABLA DE CONTENIDO

Página

TÍTULO…….....i

DEDICATORIA……...…..ii

AGRADECIEMIENTOS……..….iii

ÍNDICE GENERAL……..…….....iv

ANEXOS……..……..……..vii

ÍNDICE DE FIGURAS……...viii

ÍNDICE DE TABLAS……...……ix

LÁMINAS FOTOGRÁFICAS…….....…….....x

RESUMEN…….……xi

I. INTRODUCCIÓN……...1

1.1. OBJETIVOS……...4

1.1.1. OBJETIVO GENERAL……..4

1.1.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS……..4

II. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA……..5

2.1. HERBIVORÍA……5

2.1.1. Definición de la palabra herbivoría y tasa de herbivorismo……5

2.1.2. Factores que influyen el herbivorismo……5

2.2. HERBIVORISMO EN BOSQUES NEOTROPICALES.……...……5

2.2.1. Tasas de herbivorismo en diferentes bosques tropicales…….…5

2.2.2. Herbívoros y su importancia relativa en los bosques tropicales…….6

2.3. ESTRATEGIAS DE DEFENSA ANTE EL HERBIVORISMO……6

2.3.1. Primera consideración científica del herbivorismo…….6

2.3.2. Defensas físicas……...6

2.3.3. Palatabilidad y dureza ……7

2.3.4. Defensas químicas ……..……7

2.3.4.1. Sustancias toxicas o irritantes en la agricultura versus herbivorismo……..……...……...….…8

2.3.5. El tercer nivel trófico ……..8

2.4. GREMIOS ECOLÓGICOS……...…8
2.4.1. Metabolismo del gremio ecológico y ciclo de colonización del bosque……..……8
2.4.2. Caracterización de gremios ecológicos en el estudio de los bosques…….9
2.5. MEDICIÓN DEL HERBIVORISMO ……..10
2.5.1. Problemas para medir la herbivoría……..…10

III. METODOLOGÍA……...11
3.1. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO……....11
3.1.1. Ubicación……..……..……..11
3.1.1. Clima y ecología……....11
3.1.2. Caracteres físicos.……..…11
3.1.3. Características de la Vegetación……...…12
3.2. DISEÑO EXPERIMENTAL….…….……..……12
3.2.1. Diseño experimental……..…13
3.2.1. Identificación de tipos de daños e incidencia en brinzales……14
3.2.2. Determinación de la tasa de herbivoría……14
3.2.3. Categorización general de defensas ……17
3.2.4.. Determinación de defensas físicas iniciales y la palatabilidad……17
3.2.4.1. Toma de datos de la resistencia de las hojas……..……...19
3.2.4.2. Determinación de defensas físicas complementarias y estrategias inducidas……..20
3.3. Caracterización de gremios ecológicos.……20
3.4. Análisis estadístico……22

IV. RESULTADOS……...……....23
4.1. Formas de daño y frecuencia sobre brinzales……23
4.2. Comparación del contenido de defensas físicas iniciales y la tasa de herbivoría en hojas jóvenes y maduras…….……..23
4.3. Correlación entre la tasa de herbivoría y las defensas en la hoja …….25
4.3.1. Correlación entre tasas de herbivoría y diversas defensas (físicas e inducidas)…….……....27

4.3.2. Estrategia de mayor eficacia contra el herbivorismo…….....28
4.4. Comparación de la defensa más eficaz y tasa de herbivoría en gremios ecológicos……..29

V. DISCUSIÓN…….31
5.1. El tipo de daño presente en brinzales……31
5.2. Comparación de defensas entre hojas jóvenes y maduras. ……...31
5.3. Relación entre herbivoría y las defensas en general ……32
5.4. Niveles de la tasa de herbivoría de acuerdo a la demanda de luz de los gremios……..34

VI. CONCLUSIONES……..36
VII. RECOMENDACIONES (E IDEAS PARA OTROS ESTUDIOS)……..37
VIII. BIBLIOGRAFÍA……..38

ANEXOS

Página

Anexo 1. Lista del grupo en estudio y las tasas de herbivorismo que sufren sus hojas en 30 días, y gremio al que pertenecen……..…46

Anexo 2. Comparación de la tasa de herbivorismo entre gremios ecológicos…….…….47

Anexo 3. Comparación de la tasa de herbivoría promedio al día del bosque tropical……..47

ÍNDICE DE FIGURAS

Página

Figura 1. Mapa de Ubicación de Parcelas de Investigación, Empresa Agroindustrial "La Chonta"……..13

Figura 2. Bloque 1 y 2, ubicación y diseño de parcelas para el estudio del Instituto Boliviano para Investigación Forestal……15

Figura 3. Registro de la herbivoría en la lámina foliar verde intacta y áreas de daño…….....18

Figura 4. Descripción del penometro, artefacto que mide la resistencia de la lámina foliar……..21

Figura 5. Tipos de daño porcentual registrados en 320 brinzales de un bosque húmedo sub-tropical…….....23

Figura 6. Comparación de peso de la hoja por unidad de área, porcentaje de materia seca, resistencia y tasa de herbivoría entre hojas jóvenes y maduras……24

Figura 7. Relación de tasa de herbivoría y las defensas en hojas de las especies.....26

Figura 8. Relación defensas /tasas de herbivoría de acuerdo con un análisis principal de componentes……..…28

Figura 9. Estrategia de defensa eficaz y tasa de herbivorismo en hojas jóvenes y maduras de cuatro diferentes gremios ecológicos…….30

ÍNDICE DE TABLAS

Página

Tabla 1. Correlación de Spearman`s entre tasas de herbivoría y diversas defensas (físicas e inducidas) de hojas jóvenes y maduras……....…….……...27

LÁMINAS FOTOGRÁFICAS

Página

Lámina 1. Invertebrados responsables de la mayor remoción del follaje en la comunidad arbórea……48

Lámina 2. Herbívoros vertebrados, responsables de la estructura y composición de la comunidad arbórea……49

RESUMEN

El presente trabajo fue realizado en la concesión forestal La Chonta, desde marzo a finales de Julio del 2002. En este estudio se determinó la pérdida porcentual de las hojas a causa de la herbivoría, y las estrategias de defensa presentes en la planta de 36 especies arbóreas de un bosque sub-húmedo tropical. Se categorizo los tipos de daño por su forma, tamaño y distribución en las hojas. Se midieron las tasas de herbivoría en hojas jóvenes y maduras marcadas de plantas jóvenes (edad brinzal, ≥ 0.5 a 2 m. de altura), colocando sobre la hoja acetatos cuadriculados y contando las intersecciones que mostraron área foliar dañada, y área foliar ilesa. Las defensas registradas en la hoja (grosor, porcentaje de materia seca, resistencia, presencia de espinas, pelos, contenido de antocianina, sustancias amargas, etc.), se correlacionaron a la tasa de herbivoría para determinar la estrategia de defensa más eficaz. Se clasificaron las especies arbóreas según su historia de vida; en esciofitas totales y parciales, especies que se ubican en el sotobosque sombreado, y las heliófitas durables y efímeras que se establecen en presencia de mayor intensidad de luz. Se comparó sus índices de herbivoría y el contenido de defensas.

El 80% de las plantas a esta edad fueron dañadas por masticadores invertebrados, causantes de la mayor remoción del follaje del bosque. La estrategia de defensa más eficaz a la herbivoría según el análisis de componentes principales fue: el grosor, porcentaje de materia seca y resistencia en la hoja. Estas defensas efectivas ya mencionadas de menor contenido en hojas jóvenes, conllevan a que estas, sufran de tasas de herbivoría más altas que la evidenciada en hojas maduras. Sugiriendo que los herbívoros seleccionan las hojas más digeribles y palatables.

Dependiendo la especie se perdió de 0.01 a 1.23% del área foliar al día. El gremio menos palatable y mejor estructurado de defensas físicas efectivas, que por defensas de origen químico fue; las esciofitas totales y parciales, y estas a su vez menor que las heliofitas durables, y estas a heliofitas efímeras. A pesar de tal tendencia clara, entre los diferentes gremios la tasa de herbivoría estadísticamente no evidencio diferencia significativa alguna.

En conclusión estas tasas de herbivoría fueron hasta 8 veces más pequeña que la expresada por especies de otros bosques tropicales, remueve al año 55% del área foliar, que efectuado sobre los brotes nuevos año tras año implica una disminución del potencial de establecimiento y de regeneración de las especies.

I. INTRODUCCIÓN

El manejo forestal sostenible busca tener un aprovechamiento sostenible del bosque sin perjudicar la biodiversidad y abundancia del recurso forestal. Garantizar el aprovechamiento del recurso en el futuro, necesita suficiente regeneración de las especies comerciales. La regeneración de plantines de especies aprovechadas se ve limitada por diversos factores como ser la competencia natural, compactación del suelo, y además el herbivorismo (Fredericksen *et al.*, 2000; Ruiz, 2001).

El herbivorismo es el consumo o remoción de partes de la planta como raíz, tallo y hojas por herbívoros vertebrados e invertebrados. La remoción del área foliar realizado en un tiempo dado es considerado como "tasa de herbivoría". Se considera a la herbivoría como un factor importante para el funcionamiento de los ecosistemas y el vigor de las plantas, por remover el 10% de la producción anual de hojas en la comunidad (Coley *et al*., 1985).

La herbivoría es especialmente importante en los bosques tropicales donde son mayores las tasas de herbivoría en comparación a bosques templados. En los bosques tropicales hay una mayor abundancia de animales herbívoros de estrechas relaciones con plantas específicas como alimento (Ribeiro *et al.,* 1999).

La estación seca afecta en gran medida la fenología vegetal del bosque, incluso los más húmedos. Las plantas pierden hojas en mayor parte de la estación seca y producen más hojas nuevas en la estación de lluvia. Las hojas nuevas son más tiernas, y tienen una mayor incidencia de herbivoría en comparación con hojas maduras (Guariguata y Kattan, 2002).

La importancia relativa del tipo de herbívoro sobre las plantas, vertebrado, invertebrado y/o fito-patógeno, varía con relación al estrato del bosque, al percibirse una variación vertical de la herbivoría con notable reducción a mayor estrato arbóreo, al presentar adversidades a los herbívoros, condiciones microclimáticas (Lowman, 1985), pájaros (Marquis y Whelan, 1994) y mayor población de avispas. El sotobosque tiene una herbivoría más fuerte

con un impacto mayor especialmente en plántulas o brinzales, una de las fases más vulnerables del ciclo de un árbol. La tasa de mortandad de plántulas es de hasta 80% por año, en comparación al 1.5% por año para árboles de mayor tamaño (Willems y van de Plassche, 1996). La herbivoría podría ser una de las causas más importantes para la alta mortandad de plántulas.

Las plantas llegan a defenderse ante el herbivorismo por medio de defensas que van desde físicas (pelos, espinas, contenidos de agua, fibras y lignina), químicas (alcaloides cyanogenicos, aleloquímicos, fenoles, taninos, terpenos), a interacciones con el tercer nivel trófico, como es el caso de *Triplaris americana* (palo diablo) que brinda vivienda a predadores de herbívoros, protegiendo así sus hojas.

La cantidad y calidad de la defensa adoptada afectará el grado de herbivoría que sufra una planta. Estas defensas hacen variar el nivel del herbivorismo en las especies de 0.0003 a 0.8% del área de la hoja por día (Coley, 1983). Especies heliófitas y esciófitas optan por diferentes defensas sujetas a su historia de vida y a la inversión metabólica que significa la defensa.

Las especies heliófitas crecen en alta presencia de luz, y tienen una fijación de carbono positiva. La baja inversión metabólica que representa la elaboración de sus hojas de vida corta, hace que se beneficien más de defensas de bajo costo. Estas defensas beberían ser retransportables de hojas próximas a caer hacia hojas nuevas en formación. A este tipo de defensa se refiere como defensa química. Las esciófitas son poco demandantes de luz y tienen fijación de CO_2 bajo. La alta inversión en la elaboración de sus hojas de mayor duración de vida, precisa de defensas más durables, cuales son costosas y no retransportables. A este tipo de defensa se refiere como defensa física (Van de Plassche y Willems, 1996).

Las heliófitas tienen además en sus hojas un mayor contenido de agua (Coley, 1983), nitrógeno y fósforo (Raaimakers *et al.*, 1995). Por lo tanto, las hojas de especies heliófitas tienen un mayor valor nutritivo que las especies esciófitas, cuyas hojas tienen un mayor

contenido de lignina y fibras. Esta diferencia en calidad nutritiva resulta en una mayor tasa de herbivoría para las especies heliófitas en comparación con las especies esciófitas.

Este estudio en particular evalúa la pérdida de la lámina foliar en hojas jóvenes y maduras en brinzales de especies arbóreas. El brinzal es una fase determinante en el establecimiento de la planta como árbol de futura cosecha. Además la tesis describe una serie de defensas en respuesta a la presión dada por parte de los herbívoros especies del bosque que difieren en su tolerancia a la sombra.

El interés en el proceso es doble; a) desde un punto de vista silvicultural es deseable saber cuanta es la presión de la herbivoría sobre las especies de actual aprovechamiento en está edad. Identificando el grado de efectividad de sus defensas expuestas al fenómeno, otorgaría pautas sobre la capacidad regenerativa de la especie; b) desde un punto de vista ecológico, la investigación básica de este género, otorgará los primeros datos de la interacción sobre las especies arbóreas. Ello incrementará nuestro conocimiento del rol que cumple la herbivoría en la estructura y composición de un bosque sub-húmedo tropical.

1.1. OBJETIVOS

1.1.1. OBJETIVO GENERAL

- Determinar la tasa de herbivoría foliar y estrategias de defensa en 36 especies forestales de un bosque sub-húmedo tropical, con la finalidad de entender uno de los factores de impacto importante en la estabilización de las especies en áreas del bosque

1.1.2. OBJETIVOS ESPECIFÍCOS

- Establecer la frecuencia relativa de diferentes tipos de daño foliar en brinzales de un bosque sub-húmedo tropical.

- Determinar el contenido de defensas físicas iniciales y la tasa de herbivoría en hojas jóvenes y maduras.

- Establecer la correlación entre la tasa de herbivoría y las defensas en hojas jóvenes y maduras, e identificar la defensa de mayor eficacia a la herbivoría.

- Evaluar la variación de la defensa más eficaz y la tasa de herbivoría en los diferentes gremios ecológicos, establecidos en el presente estudio.

II. REVISIÒN BIBLIOGRÁFICA

2.1. HERBIVORÍA

2.1.1. Definición de herbivoría y tasa de herbivorismo.

Herbivoría es el consumo parcial o total de la raíz, tallo u hoja, es atribuido a un herbívoro. Tasa de herbivorismo es la medición del consumo (de la hoja) de la planta, en un tiempo dado, expresado en forma porcentual (Coley, 1983).

2.1.2. Factores que influyen el herbivorismo

La presencia y atracción de especies herbívoras son influenciadas en líneas generales por clima (época seca o lluviosa), hábitat (tipo de bosque) y etapa de la planta (floración, fructificación etc.) (Benitez *et. al.,* 2001). En sí el uso del hábitat realizado por la fauna entre (ellos los herbívoros) según la estación del año, ya que para alimentarse mayormente usan en la época seca áreas perturbadas con un número de especies heliófitas, de mayor producción de flores, fruto y semillas. El uso del hábitat en época lluviosa es más general por una producción del alimento en mayor parte del bosque.

2.2. HERBIVORISMO EN BOSQUES NEOTROPICALES

2.2.1. Tasas de herbivoría en diferentes bosques tropicales

Una comparación de las tasas de herbivoría entre bosques de la zona neotropical establecen que, en el bosque tropical húmedo; las especies tolerantes a la sombra, presentan tasas de herbivoría del 11,1 % por año, lo cual es menor en comparación a tasas de las especies pioneras con 48 % por año. Para bosques tropicales secos la tasa es del 14 % por año y en bosques templados la tasa es del 7,1 % por año (Coley y Barone, 1996).

2.2.2. Herbívoros y su importancia relativa en los bosques tropicales

En los bosques tropicales el daño causado por los herbívoros es considerable, pero no todos son igualmente importantes. En los bosques tropicales los herbívoros más dañinos en plantas juveniles (> a 1m de alto, pero < de 10 cm. de DAP) son los insectos, y dependiendo del tipo de insecto, podrían consumir hasta el 75 % del área foliar de la producción anual de la comunidad (Guariguata y Kattan, 2002).

Los herbívoros mamíferos son los principales responsables por el daño que sufren las plántulas de los bosques tropicales. De acuerdo a estudios se ha demostrado que estos herbívoros son responsables del mantenimiento de la diversidad y la estructura de las comunidades de plantas del bosque (Coley y Barone, 1996).

2.3. ESTRATEGIAS DE DEFENSA ANTE EL HERBIVORISMO

2.3.1. Primera consideración científica del herbivorismo

Hairston, Smith y Slobodkin (1960), llegan a dos conclusiones del porque no se han acabado las plantas en la tierra. 1.- Las plantas han desarrollado formidables formas de defensa contra herbívoros y patógenos. 2.- Las plantas se liberan de sufrir más daño debido a la existencia de parásitos y predadores de herbívoros, fundamentales como reguladores de poblaciones de estos.

2.3.2. Defensas físicas

Gilbert (2002) menciona que estas defensas en general son muy efectivas a una gama amplia de organismos. Aquellas que protegen primordialmente de daños mecánicos y se hallan en toda planta en general, algunas por ser inherentes a la anatomía o a la fisiología de la planta se conocen como defensas constitutivas o defensa inicial. Por Ej.: la dureza del tejido, la calidad nutritiva del hospedero, la presencia de compuestos fenólicos.

Otros autores anexan que además existen estructuras superficiales o defensas complementarias que logran que partes de la planta queden fuera de alcance a los herbívoros. Estas defensas evidentes a veces, cerca o en las hojas al ser estas responsables de la elaboración de nutrientes. Por Ej.: El género *Acacia* (Leguminosa), evita mayor daño de sus hojas por mamíferos ramoneadores, presentando espinas en la base del pecíolo (Coley y Barone, 1996; Van de Plassche y Willems, 1996).

2.3.3. Palatabilidad y dureza

El alto contenido de agua, nitrógeno y menor contenido de lignina, en la hoja de una especie las convierte en preferidas por los herbívoros. Por esta razón la planta hace madurar rápidamente las hojas tiernas, convirtiéndolas rígidas y poco digeribles. La dureza (grado de lignina presente en las paredes celulares), es una defensa no tan sensacional, pero de mayor éxito (Coley y Barone, 1996).

2.3.4. Defensas químicas

Mecanismo de defensa también llamados metabolitos o compuestos secundarios. *Defensas inducidas* que se producen como respuesta a una infección o daño provocado por un agente particular y comprenden un vasto arsenal de tóxicos. Las altas cantidades de estas defensas en la hoja reducen el ataque de herbívoros, ejemplos de defensas químicas son terpenos y taninos. Alcaloides como por ejemplo cafeína y nicotina que atacan el sistema nervioso de los herbívoros. Aminoácidos tóxicos que causan hasta la muerte por sobredosis por Ej.: Cianuro. Está evidenciado la mayor presencia y cantidad de defensas químicas en especies de bosques tropicales (Coley y Barone, 1996).

La determinación y el contenido de los elementos básicos del compuesto químico (N, P, K, Ca y Mg) en hojas verdes, se determinan por métodos como: Kajeldhal, colorimetría, fotometría de llama y espectrofotometría (Carvalho *et. al.,* 1999).

La presencia de algunas *defensas inducidas*, aunque de manera muy subjetiva se estima en base a indicios fenológicos expresados en la planta. Por Ej.: Los glúcidos, expresan olores y son desagradables e irritantes al paladar (sustancias amargas). Antocianina, fungicida responsable del color rojo-violeta, generalmente obvio en hojas en expansión (Rodrigues, 1991; Azcon-Bieto y Talon, 1993).

2.3.4.1. Sustancias toxicas o irritantes en la agricultura versus herbivorismo.

León (1987), enseña que la selección de cultivos de semillas blancas de menores concentraciones del toxico o sustancias amargas (cristales de oxalato de calcio), minimizan defensas limitantes a enemigos naturales como herbívoros, ejemplo: el fréjol, donde los glúcidos cianogenicos tóxicos, van de acuerdo al color de la testa o cáscara de la semilla. Por lo tanto a medida que se selecciona una especie, existe mayor probabilidad de padecer una invasión de herbívoros por la reducción de contenidos defensivos, al ser cultivos monoclonales de mayor susceptibilidad, Ej.: Bananos.

2.3.5. El tercer nivel trófico

Se hicieron pocos estudios sobre el papel que cumple el tercer nivel trófico (depredadores y parasitoides) en la regulación de los herbívoros. Sin embargo la planta atrayendo a los depredadores de sus herbívoros reduce los daños posibles a sufrir. Por Ej.: A través de nectarios extraflorales (glándulas), las plantas atraen a hormigas y estas se llevan huevecillos y larvas de los herbívoros, reduciendo el herbivorismo (Guariguata y Kattan, 2002).

2.4. GREMIOS ECOLÓGICOS

2.4.1. Metabolismo del gremio ecológico y ciclo de colonización del bosque

Las plantas de una comunidad del bosque, clasificadas desde un punto de vista ecológico de acuerdo al requerimiento de luz: Aquellas que necesitan plena luz para su buen

desarrollo se conocen como heliófitas. Aquellas tolerantes a la sombra se conocen como esciófitas. Las esciófitas son especies de uso fotosintético menor, balance positivo o poco uso del carbono (CO_2). Las heliófitas son especies que aun en la oscuridad, tienen alto uso fotosintético o balance negativo con el CO_2. Tal descompensación en sombra las lleva a perecer (Benitez *et. al.,* 2001).

Las heliófitas son especies pioneras porque se establecen, en claros naturales del bosque. Las especies que colonizan estas áreas luego que se establecen los árboles heliofiticos, son las esciófitas o también llamadas especies "clímax o primarios", la tasa de herbivorismo que sufre una especie está de acuerdo a su historia de vida y la estrategia de defensa que opte para contrarrestar el fenómeno (Coley y Barone, 1996).

2.4.2. Caracterización de gremios ecológicos en el estudio de bosques

Mostacedo y Fredericksen (2001), señalan que el gremio ecológico es un grupo de especies botánicas con similares requerimientos para la regeneración, crecimiento y desarrollo, a lo largo de su historia de vida, habiendo para cada gremio predicciones claras de cómo responden a distintas intervenciones. Esto constituye a los gremios ecológicos como una de las bases principales para el manejo y estudio del bosque.

Ante tales antecedentes y con el fin de recabar información más detallada y precisa los investigadores han caracterizado los gremios ecológicos de la manera siguiente: Las esciófitas *totales;* son especies vegetales que pueden germinar, crecer y reproducirse en la sombra, bajo el dosel del bosque. Las *esciófitas parciales;* son aquellas especies que pueden germinar bajo el dosel, pero necesitan de mayor radiación para crecer hasta el dosel. Las *heliófitas durables;* son especies de germinación moderada y crecimiento tardado bajo el dosel que de encontrar mayor intensidad lumínica. Son árboles de dosel o emergentes y de vida larga. Las *heliófitas efímeras;* son especies de arbustos o árboles de germinación alta y sobreviven únicamente en claros con alta radiación. Tienen un crecimiento acelerado pero una vida efímera (menor a 30 años), (según, Jardim *et al.,* 2003; Mostacedo *et al.,* 2001 y observaciones de campo de Poorter y Justiniano, datos no publicados).

2.5. MEDICIÓN DEL HERBIVORISMO

2.5.1. Problemas para medir la herbivoría

La forma más común de medir la herbivoría, es la evaluación del daño en un momento en el tiempo. Este método subestima la herbivoría hasta en un 63 %. Muchas veces los herbívoros consumen la hoja enteramente, lo cual no puede ser constatada por una sola observación y donde las hojas viejas mostraran mayor daño (acumulado) que las nuevas, por lo que se recomienda marcar las hojas y medir y volver a medir el daño a lo largo del tiempo. Esto brindará más que una medición puntual, una tasa de herbivoría (Coley y Barone, 1996).

III. METODOLOGÍA

3.1. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

3.1.1. Ubicación

El estudio se llevó a cabo en la concesión forestal La Chonta (15°37' S, 62°66' O), ubicada en la provincia Guarayos del Departamento de Santa Cruz, Bolivia, al noroeste de la población de Ascensión de Guarayos. La Chonta tiene una extensión de 100.000 ha (Fig. 1).

3.1.2. Clima y ecología

La región de la Chonta presenta una precipitación promedio anual de 1530 mm., y tiene una época seca del mes de mayo a octubre. La temperatura promedio anual varía de 23,5 a 28,9 °C, con frecuentes y bruscos descensos de temperatura (CORDECRUZ, 1994; Mostacedo *et al.,* 1999), y durante la época seca alrededor del 40% de las plantas pierden sus hojas (IBIF, 2004).

3.1.2. Caracteres físicos

El relieve es plano a ondulado, debido al proceso de erosión y sedimentación simultánea de rocas Precámbricas y Cámbricas (Guamán, 1982). Dicha estructura va de áreas rocosas superficiales (serranías-pedregrosidad) a la ausencia de las mismas, constituyendo suelos profundos bien drenados a medianamente drenados, de ligeramente ácidos a neutros.

La textura arenosa, franco-arenosa a areno-limosa, otorga un notable grado de humedad incluso en época seca. Los suelos “ferrasoles y acrisoles” otorgan buen grado de fertilidad para la agricultura y ganadería (Navarro y Maldonado, 2002; Jardim *et al.,* 2003).

3.1.3. Características de la Vegetación

El bosque es clasificado como bosque sub-húmedo tropical, tiene un dosel entre 20 a 35 m de altura. La riqueza en árboles es de 87.9 especies/ha, arbustos y brinzales 27 especies/ha y bejucos 39 especies/ha. El área basal total es de 23.2 m/ha. Las especies de mayor área basal y abundancia con un dap > a 10 cm son: *Pseudolmedia laevis, Hura crepitans, Terminalia* spp., *Cariniana ianeirensis, Inga* sp., *Aspidosperma* sp., *Myrciantes* sp., *Ficus glabrata* y *F. trigona* (Gil, 1998; Mostacedo *et al.,* 1999).

El dosel está dominado por *Hura crepitans, Ficus glabrata* y *Pseuldolmedia laevis*. El estrato codominante o sub-dosel de 15 a 20 m de altura esta conformado por especies como: *Amphelocera ruizii, Aspidosperma cylindrocarpon,* palmeras importantes son *Attalea speciosa* y *A. phalerata*. Especies pioneras del hábitat son: *Cecropia* sp., *Heliocarpus americanus* y *Zanthoxylum* sp. El estrato arbustivo semileñoso (dap< 10 cm, mayor a 2 m de altura) tiene especies dominantes como *Costus* sp., *Heliconia sp* y *Piper* sp. (Gil, 1998; Mostacedo *et al.,* 1999).

3.2. DISEÑO EXPERIMENTAL

El estudio se llevó a cabo alrededor de las parcelas silviculturales a largo plazo del Instituto Boliviano para Investigación Forestal (IBIF), bloque 1 y bloque 2. Las parcelas pertenecieron al tratamiento testigo de ambiente conservado y del tratamiento intensivo, con un alto índice de extracción de especies comerciales (Fig.2).

El presente trabajo fue realizado en la transición de dos épocas, de la segunda mitad de una época lluviosa (marzo-mayo), a principios de la época seca (junio y mediados de julio). Para este estudio se eligió 36 especies, que difieren en su tolerancia a la sombra y altura máxima.

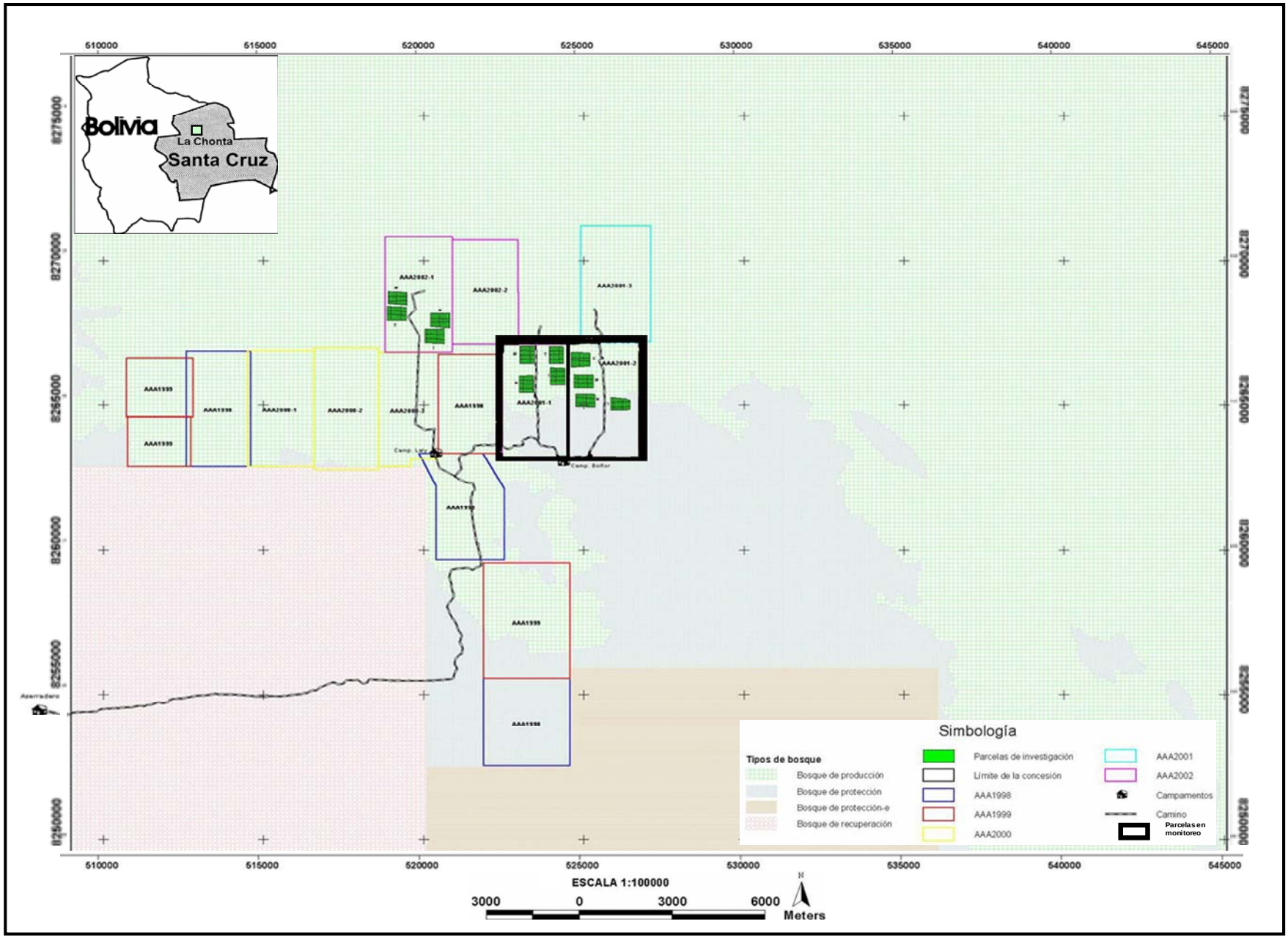

Figura 1. Mapa de Ubicación de Parcelas de Investigación, Empresa Agroindustrial "La Chonta" (Gil, 1998; IBIF, 2004)**.**

Para cada especie se eligió al azar 10 brinzales entre 0.5 a 2 m de altura. De cada individuo se marcó 3 hojas jóvenes y 7 maduras. Las hojas jóvenes ubicadas generalmente entre el 1er y 3er nudo de la región apical de ramas o el tallo, seguidas de las hojas maduras a partir del 4to nudo en adelante, contando del ápice en dirección a la base. A diferencia de las hojas maduras anatómicamente las hojas jóvenes fueron más blandas, de color más claro y en ocasiones de menor tamaño, aunque la textura varió según la especie.

3.2.1. Identificación de tipos de daños e incidencia en brinzales

A través de observaciones directas "*in situ*", el estudio identificó la pérdida o cualquier alteración negativa en la lámina de la hoja, como daño foliar atribuido a herbívoros. Se intentó identificar los agentes del herbivorismo por medio del tipo de daño. Los tipos de daño fueron categorizados como; necrosis (muerte de tejido verde), masticadores, raspadores (desmembración de tejido), agallas, minadores (endofito-fagosis) y chupadores. Estableciendo así la frecuencia del daño sobre los brinzales.

3.2.2. Determinación de la tasa de herbivoría

Las hojas jóvenes y maduras ya selectas, fueron marcadas con recortes de sorbetes (bombillas) de diferentes colores. A cada color se le asigno un número para facilitar el monitoreo. La determinación de la tasa de herbivoría se realizó a través de dos mediciones o conteos por hoja marcada, denominadas: área foliar total (AFT) o área ilesa y un área de daño o faltante en la lámina foliar. Ambas mediciones fueron realizadas a través de láminas trasparentes cuadriculadas o acetatos. Las cuadrículas tenían 3 tamaños diferentes: pequeña, mediana y grande (0.25, 1 y 2 cm^2 respectivamente). La lámina de acetato usada en la medición del área foliar total, fue proporcional al tamaño de la hoja a medir.

El procedimiento de la toma de datos del porcentaje de la tasa de herbivoría, se realizó a través de dos mediciones o conteos:

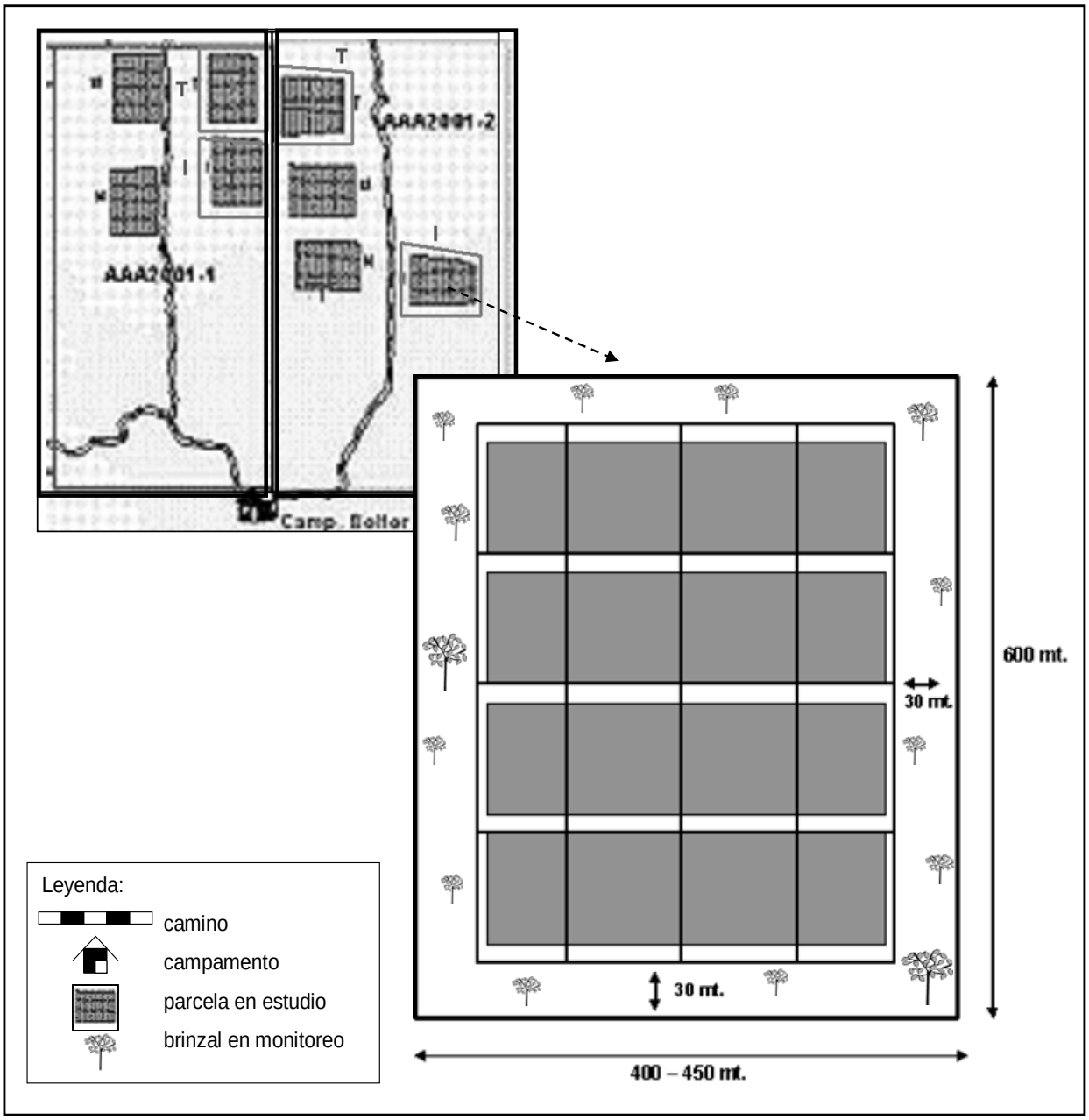

Figura 2. Ubicación del bloque 1 y 2, y parcelas de tratamiento testigo (T) e intensivo (I) del Instituto Boliviano para Investigación Forestal. Ejemplo del diseño de parcelas para el estudio.

1) A través de la superposición de una lámina de acetato cuadriculada sobre la hoja, se procedió al conteo, de las intersecciones que coincidían con el área verde ileso (funcional) de la hoja. No tomando en cuenta intersecciones que queden excluidas de dicha área (orificios, otros). Así se obtuvo el área foliar total (AFT) de la hoja.

2) De similar procedimiento al anterior y a través de la superposición de la lámina de acetato de cuadrícula 0.25 cm^2 preferentemente (minimizando el grado de error en dicha medición), se procedió al conteo, de las intersecciones que coincidían únicamente con áreas de daño o faltantes de la hoja (orificios y otros, vistos en detalle más adelante). Así se obtuvo el "grado de daño" en la hoja (Fig. 3).

Ambas mediciones fueron reiteradas en cada hoja de la planta, en tres fechas con lapsos de 15 a 18 días entre mediciones. Obteniéndose en cada medición un porcentaje de *herbivoría* y esta medición porcentual, se define como;

% herbivoría = (área daño/ área total) *100

Específicamente para este estudio se calculó dos tasas de herbivoría: 1) una tasa basada en la primera y tercera fecha de medición para las hojas que se conservaron en la planta hasta el final del monitoreo. 2) otra tasa basada en la primera y segunda fecha de medición para las hojas que cayeron entre la segunda y tercera medición. Así se aprovechó la mayoría de los datos registrados en las hojas por el estudio.

Obtenidos los datos porcentuales de herbivoría *inicial* y *final* por hoja, se procedió a establecer la "tasa de herbivoría" (TH, en % $^{\text{por 30 días}}$) de la hoja, a través de la siguiente formula:

$$\mathbf{TH} = \frac{\%herbivoría_f - \%herbivoría_i}{tiempo}$$

La tasa promedio de herbivoría por especie, fue obtenida en base a la tasa expresada por planta y esta a su vez en base a la tasa de sus hojas (una tasa para hojas jóvenes y otra tasa para hojas maduras).

3.2.3. Categorización general de defensas

La clasificación de un tipo de defensa ante la herbivoría, es regido por el origen y la ubicación de la defensa en la planta. Defensas *físicas iniciales*, inherentes a la fisiología o anatomía de la especie, como por Ej.: Dureza de la lámina foliar. Defensas *físicas complementarias* y otras estrategias de defensa inducidas, resultado o no de la interacción con el medio como; espinas, pelos, acumulación de metabolitos secundarios, etc. Para identificar el grado eficaz ecológico e importancia de las defensas en las especies.

3.2.4. Determinación de defensas físicas iniciales y la palatabilidad

Estas defensas físicas de la hoja, fueron estudiadas en base al análisis del contenido de agua, grosor y resistencia de la lámina foliar. Para ello se realizó un muestreo de 5 plantas por especie y de cada planta se trabajo con 1 hoja joven y 1 hoja madura.

Las hojas fueron retiradas a través de un corte, entre el final del pecíolo y el inicio de la lámina foliar. En caso de hojas compuestas el corte fue desde el primer foliolo. Con la ayuda de las láminas cuadriculadas (transparencias) se procedió a la medición del área foliar total. En hojas compuestas, esta medición tomo en cuenta las intersecciones coincidentes con el raquis principal.

Para determinar el peso fresco de las hojas se procedió a humedecer las hojas en papel toalla mojado por un tiempo de 24 horas. Una vez saturada con agua se registró el peso fresco de las hojas. Luego estas muestras fueron secadas en la estufa a 70 °C por 2 días, registrando el peso seco de cada una de las hojas.

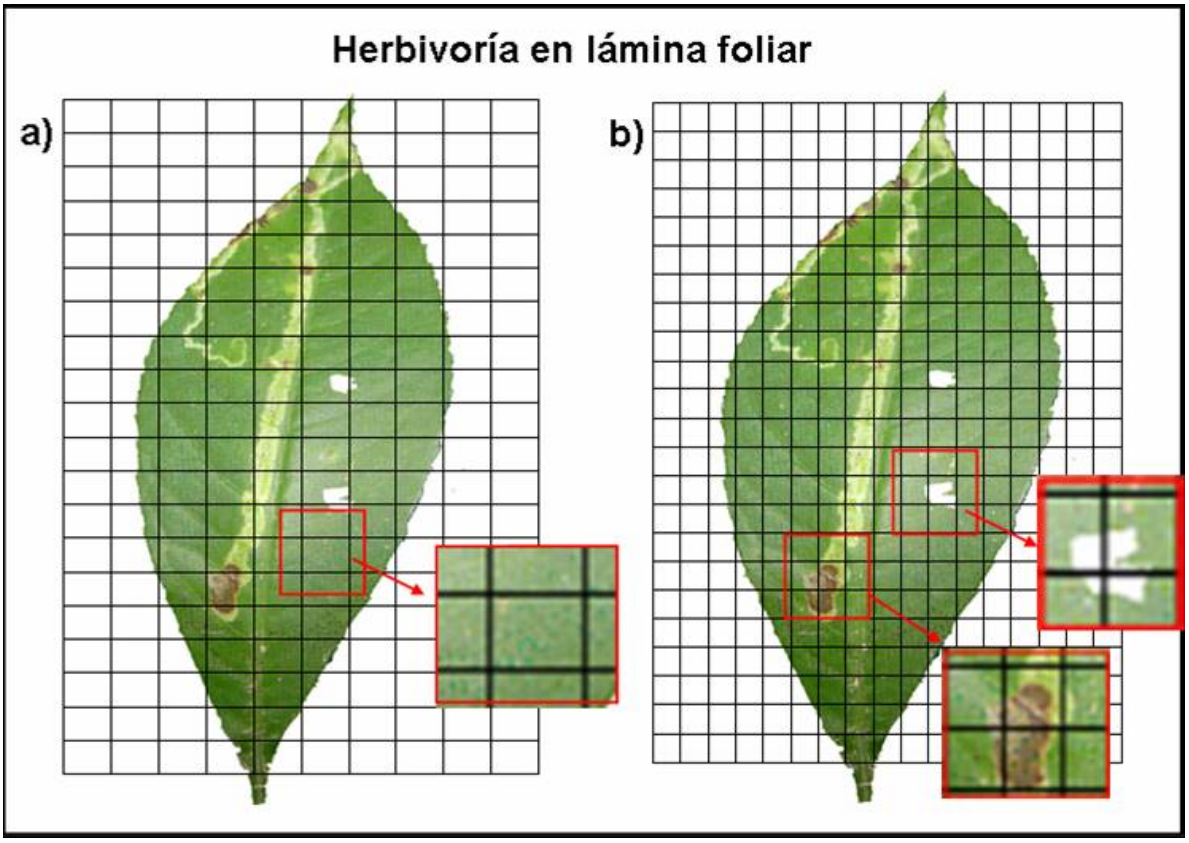

Figura 3. Registro de la herbivoría en la hoja. a) medición del área foliar total (AFT), y b) medición del área de daño o partes faltantes. Lámina de acetato cuadriculada en uso, mediana (1 cm^2) y pequeña (0.25 cm^2) respectivamente.

Se calculó el porcentaje de materia seca (%MS), como la razón del peso fresco sobre el peso seco de la hoja, multiplicado por cien.

%MS (gr/gr) = 100*(*peso seco / peso fresco*)

Para determinar el grosor o peso de hoja por unidad de área (PHA) de la hoja, se calculó la razón entre el peso seco y el área foliar de la hoja, multiplicado por mil.

Grosor o PHA (gr/cm^2) = 1000*(*peso seco / área foliar*)

3.2.4.1. Toma de datos de la resistencia de las hojas

De las láminas foliares (de hojas simples) o foliolos (en caso de hojas compuestas), se muestreó la parte media (lado izquierdo y derecho), entre nervaduras secundarias (evitando elevaciones de la resistencia).

La medición de la resistencia de una hoja fue realizada con un penómetro, el mismo que consta de un soporte fijo como base, de posición vertical de 50 cm de alto. Un brazo pinza de 20 cm de largo, sujeto al soporte fijo en posición horizontal a 30 cm de alto. Un cilindro vertical en el extremo libre del brazo soporte, que protege internamente un pistón que viaja libremente (jeringa, sin aguja ni caucho interno). Fundido al extremo inferior del pistón hay un punto de presión (clavo invertido de ½ pulgada, 3.60 mm ∅). Una lámina (tapa circular) es adherida al extremo superior del pistón. Sobre la lámina se pone un recipiente libre (vaso precipitado) (Fig. 4).

Con el punto de presión ya ubicado procedemos a verter agua al vaso precipitado desde la pipeta en forma lenta y constante, produciendo una presión sobre el pistón que empuja el punto de presión, terminando este último por perforar la lámina foliar. Llevando el vaso precipitado y su contenido (agua) a la báscula, se obtendrá el peso (gr.), que será proporcional a la dureza o resistencia de la hoja.

3.2.4.2. Determinación de defensas físicas complementarias y estrategias inducidas

El estudio en base a 5 individuos por especie, y a través de planillas preelaboradas registró en campo, estructuras físicas e indicios de estrategias inducidas. Defensas, ecológicamente importantes y dirigidas a preservar o mantener las hojas fuera del alcance de herbívoros. Las defensas registradas en las especies fueron:

A través de un registro binomial (es decir, presencia o ausencia). Para resina; exudado liquido semi-translucido aromático, látex; liquido-acuoso, blanco, amarillo o marrón, pelos; simples o urticantes, verdecer tardío; restricción de la maquinaria fotosintética a hojas nuevas en expansión y de aspecto blanca - rosada, y edad de la hoja (Gilbert, 2002).

Un registro de forma ordinal (presencia; baja, intermedia o alta). Para, espinas; modificación de la hoja, que al tratar de retirar de su ubicación, también se retira parte del tejido vascular, glándulas; como nectarios extraflorales, convivencia con hormigas; estructuras formadas por la planta, con espacio interno para nidos, antocianina; pigmento rojo-violáceo obvio en hojas nuevas, y sustancias amargas; glúcidos tóxicos, desagradables e irritantes al gusto (Azcon-Bieto y Talon, 1993; Coley y Barone, 1996; Rodrigues, 1991).

3.3. Caracterización de gremios ecológicos

Para el estudio se distinguieron cuatro gremios ecológicos: Esciófitas-totales, Esciófitas-parciales, Heliófitas-durables y Heliófitas-efímeras (Guzmán, 1997). Donde las especies fueron clasificadas en diferentes gremios en base a la literatura (Jardim *et al.,* 2003; Mostacedo *et al.,* 2001) y observaciones de campo (Poorter y Justiniano, datos no publicados).

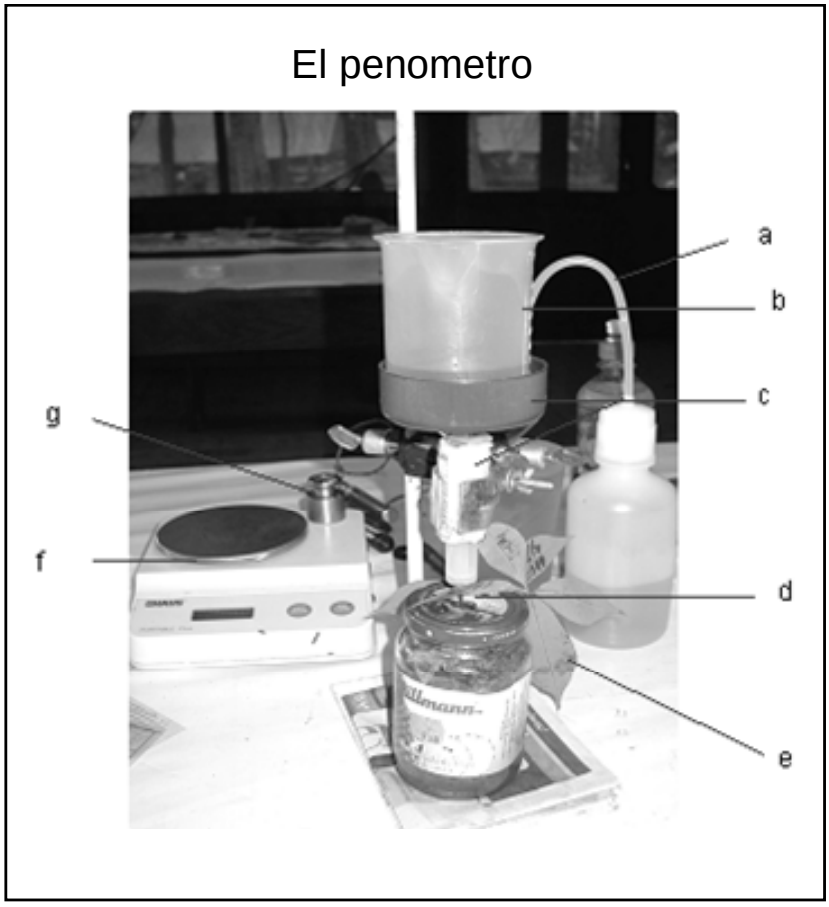

Figura 4. Descripción del penómetro, artefacto que mide la resistencia o fuerza necesaria para romper la lámina foliar. a) pipeta, b) vaso precipitado, c) soporte base adherida a pistón, d) punto presión, e) muestra foliar, f) balanza electrónica, y g) pesa (extra).

3.4. Análisis estadístico

Se analizó la frecuencia de tipos de daño en toda la población en estudio a través de análisis porcentuales.

Se analizó diferencias entre las defensas físicas iniciales de hojas jóvenes y maduras y entre especies con un análisis de varianza de dos vías al 95% de confiabilidad.

Se analizó la relación entre la tasa de herbivoría y las variadas defensas (físicas e inducidas) a través de la Correlación de "*Spearman*".

Con un análisis de componentes principales (ACP), se analizó el conjunto de defensas más eficaces ante la herbivoría.

La diferencia en el contenido de defensas eficaces y la tasa de herbivoría de gremios ecológicos fue analizada a través de un Análisis de varianza y se hicieron comparaciones posteriores utilizando el método de Tukey al 95% de confiabilidad.

El paquete estadístico utilizado para ambas pruebas fue el SPSS-11.

IV. RESULTADOS

4.1. Formas de daño y frecuencia sobre brinzales.

El análisis de los 320 brinzales correspondientes a las 36 especies en estudio, revela que un 80 % sufrió daños de masticadores, 50% de necrosis, seguidos por raspadores, minadores, chupadores y agallas (todos con presencia menor al 16%) (Fig. 5).

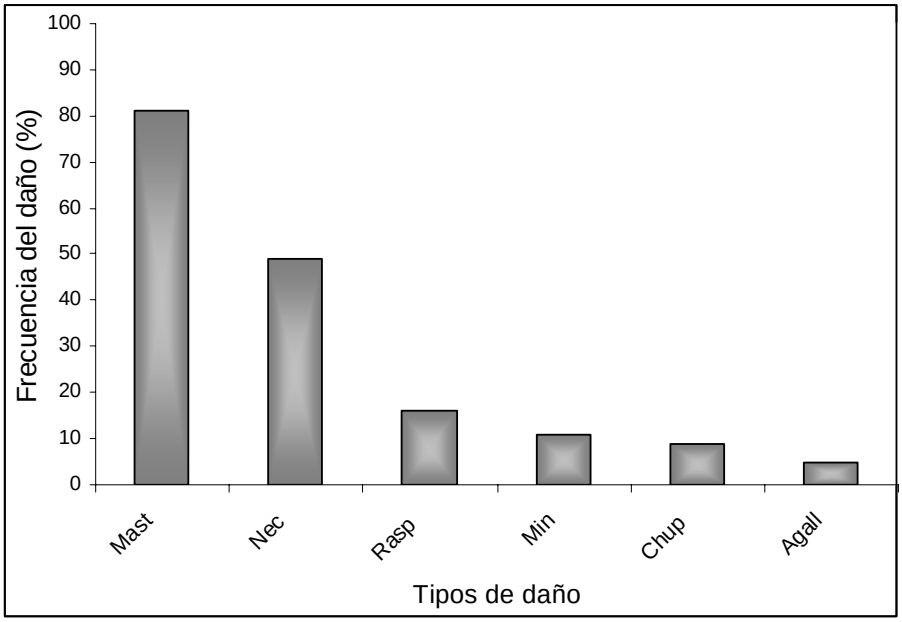

Figura 5. Frecuencia de daños sobre brinzales de 36 especies de un bosque sub-húmedo tropical. Tipos de daño: Masticadores (Mast), Necrosis (Nec), Raspadores (Rasp), Minadores (Min), Chupadores (Chup) y Agallas (Agall).

4.2. Comparación del contenido de defensas físicas iniciales y la tasa de herbivoría en hojas jóvenes y maduras.

El grosor o peso de la hoja por unidad de área (PHA), varia significativamente con la edad de la hoja (Anova, $F= 12.8$, $P< 0.001$) y la especie (Anova, $F= 13.1$, $P< 0.001$). Las hojas maduras tienen mayor peso por unidad de área (Fig. 6 A).

El porcentaje de materia seca (%MS), varia significativamente con la edad de la hoja (Anova, F= 5.5, P< 0.020), y con la especie (Anova, F= 28.7, P< 0.001) (Fig. 6 B).

La resistencia, de las hojas no varia con la edad (Anova, F= 0.018, P> 0.8), únicamente de acuerdo a la especie (Anova, F= 66.2, P< 0.01) (Fig. 6 C).

La tasa de herbivoría, presenta niveles mayores para hojas jóvenes, en comparación al de hojas maduras. Tales niveles no fueron analizados estadísticamente (Fig. 6 D).

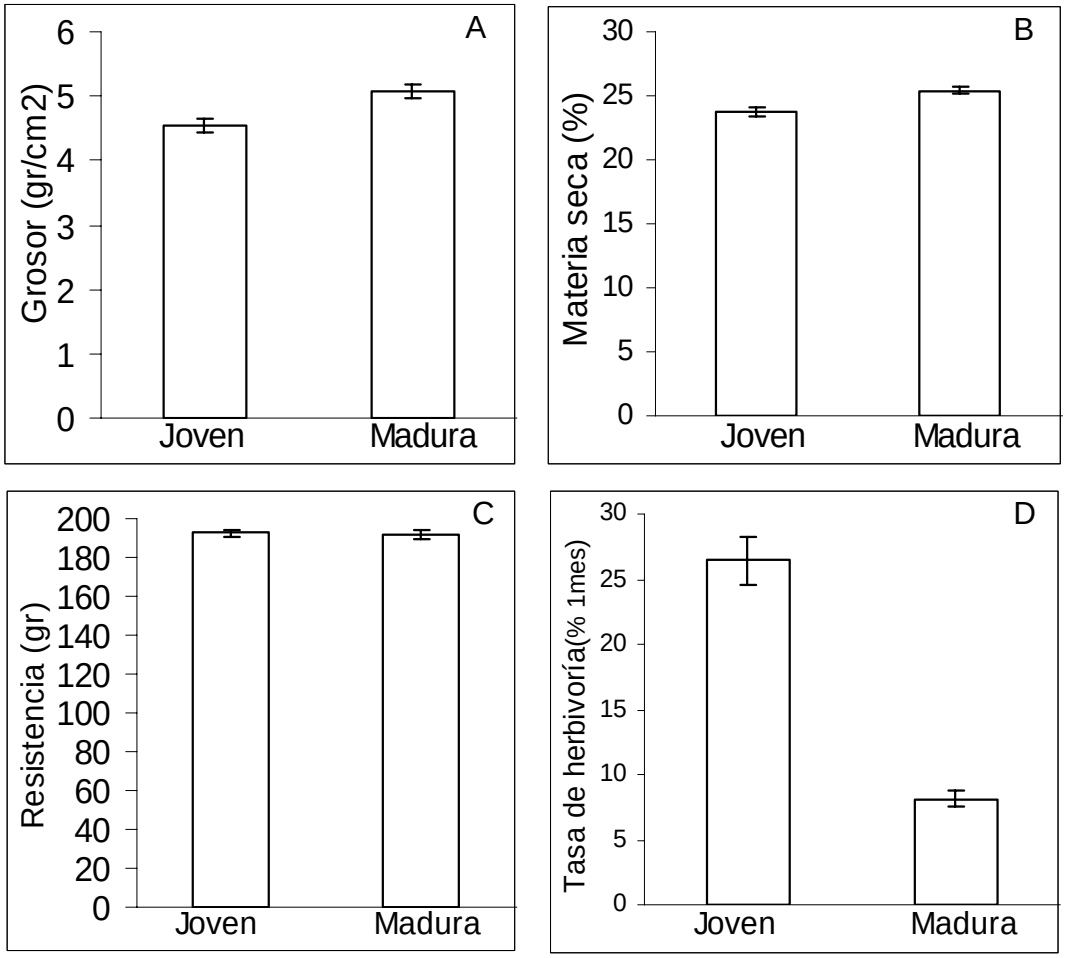

Figura 6. Contenidos en hoja joven y madura de: A) Grosor o Peso de la hoja por unidad de área; B) Porcentaje de materia seca; C) Resistencia. Se muestra el promedio y el error típico, y D) Tasas de herbivoría.

4.3. Correlación entre tasas de herbivoría y las defensas en la hoja

Las correlaciones entre la tasa de herbivoría y el contenido de defensas fueron en general negativas, independientemente de la edad de la hoja. Las especies con tasas altas se encuentran en la parte superior izquierda de los gráficos y las especies de bajas tasas y mayor contenido de la defensa se encuentran en la parte inferior derecha de los gráficos (Fig. 7).

Las hojas jóvenes y maduras presentan una correlación negativa entre la tasa de herbivoría y el grosor (PHA), siendo significativo solo para hojas maduras (Spearman´s r_s= -0.33, P= 0.04). El grosor vario de 2 a 10 gr/cm^2 donde *Nectandra* sp. (Nsp) y *Simarouba* sp. (Ssp) fueron especies de grosor alto, y *Jacaratia spinosa* (Js), *Hura crepitans* (Hc) y *Maclura tinctoria* (Mt) especies de grosor bajo (Fig. 7 A-B).

Independientemente de la edad de la hoja, la correlación de la tasa de herbivoría y el porcentaje de materia seca (%MS) fue negativa, (Spearman´s r_s= -0.35, P= 0.032 para hojas jóvenes, y r_s= -0.46, P= 0.004 para hojas maduras). El %MS vario de 10 a 40 % en hoja y mostró a especies de hojas compuestas como *Eugenia* sp. (Esp) y *Sweetia fruticosa* (Sf) con mayores porcentajes de materia seca y especies de hojas simples como *Jacaratia spinosa* (Js) y *Cavanillesia hylogeiton* (Ch) con menor %MS (Fig. 7 C-D).

La correlación de la tasa de herbivoría y el factor resistencia, fue negativa, aunque solo significante para hojas maduras (Spearman´s r_s= -0.33, P= 0.05). La resistencia vario de 76 a 504 gr. y mostró a especies como *Erythrochiton fallax* (Ef), *Stylogyne ambigua* (Sa) y *Pouteria nemorosa* (Pn) con alta resistencia a fuerzas ejercidas sobre sus laminas foliares, y especies como *Maclura tinctoria* (Mt) y *Sweetia fruticosa* (Sf) con bajos grados de resistencia (Fig. 7 E-F).

Entre las estrategias inducidas, únicamente se observo una correlación negativa entre la tasa de herbivoría y la cantidad de sustancias amargas, aunque este fue significante solo para hojas jóvenes (Spearman´s r_s= 0.40, P= 0.01). El mayor contenido de sustancias amargas fue en especies como *Swietenia macrophylla* (Sma) y *Hura crepitans* (Hc) y el menor contenido en especies como *Urera baccifera* (Ub) y *Spondias mombin* (Sm) (Fig. 7 G-H).

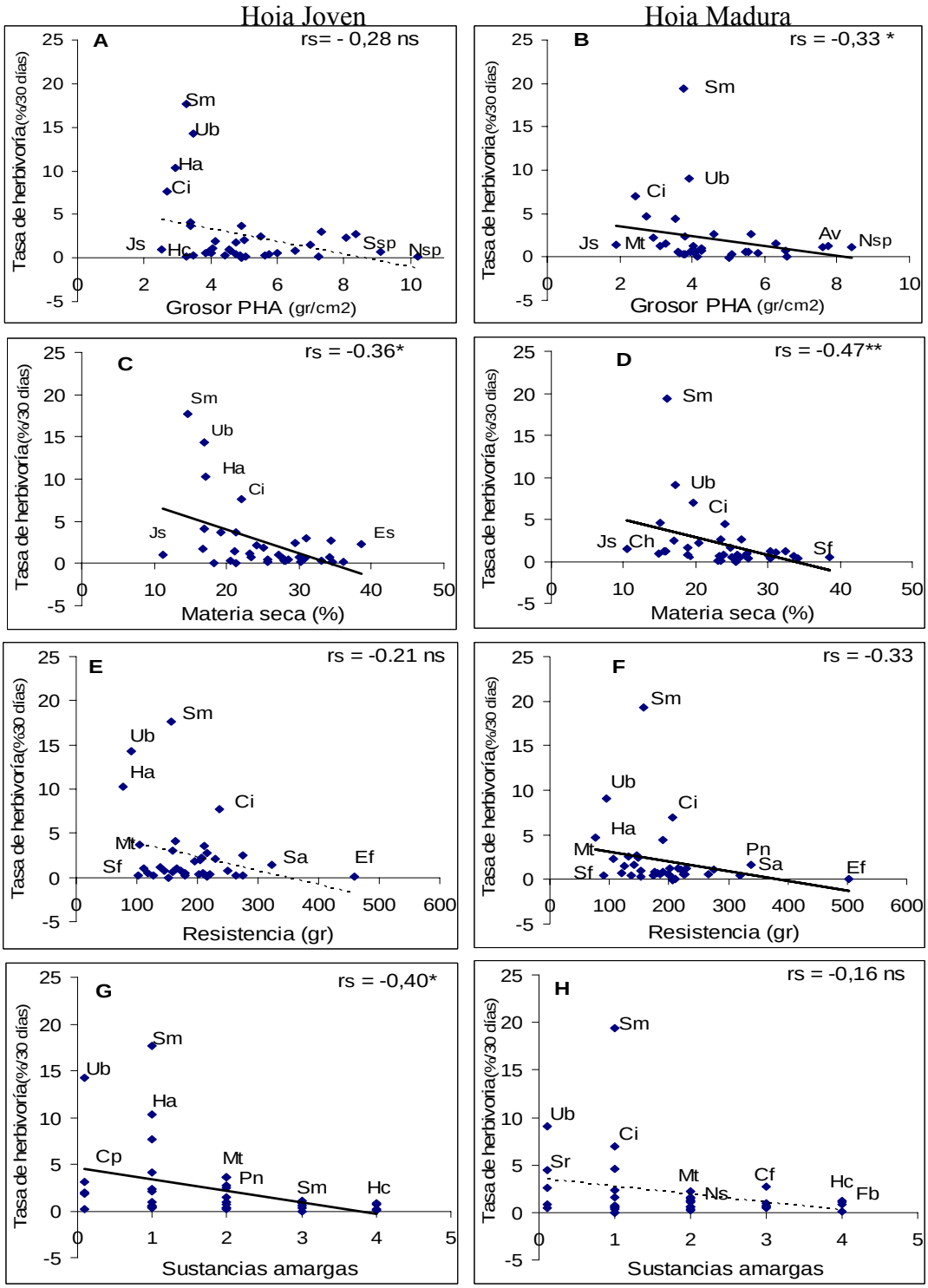

Figura 7. Relación entre tasa de herbivoría y defensas físicas iniciales y el contenido de sustancias amargas, en hojas. A y B) Peso de la hoja por unidad de área, C y D) Materia seca, E y F) Resistencia, y G y H) Sustancias amargas. Gráficos a la izquierda muestran relaciones para hojas jóvenes y gráficos a la derecha para hojas maduras. Se muestra la correlación de Spearman`s (r_s), con líneas de regresión de tratarse de relaciones significantes (* P< 0.05, ** P< 0.001).

4.3.1. Correlación entre tasas de herbivoría y diversas defensas (físicas e inducidas)

Se relacionó la tasa de herbivoría y diversas defensas presentadas por las especies en hojas jóvenes y maduras (Tabla 1). Solamente hubo correlaciones significantes para la tasa de herbivoría en hojas maduras. La tasa de herbivoría aumentó con la cantidad de resina y área de la hoja y disminuyo con la edad de la hoja.

Tabla 1. Correlación de Spearman`s entre tasas de herbivoría y diversas defensas (físicas e inducidas). Se muestra la correlación (r_s) y significancia (P) para hojas jóvenes y maduras.

	Tasa de herbivoría			
	hoja Joven		**hoja Madura**	
Defensas	r_s	**P**	r_s	**P**
Pelo	0,17	0,33	0,11	0,52
Resina	0,30	0,08	0,33	0,05
Látex	0,04	0,80	-0,07	0,71
Verdecer tardío	0,18	0,30	-0,14	0,43
Edad de la hoja	-0,32	0,06	-0,47	0,00
Área de la hoja	0,18	0,31	0,37	0,03
Espinas	-0,02	0,93	0,22	0,19
Glándulas	0,22	0,19	0,25	0,15
Conviv. c. hormigas	0,23	0,18	0,21	0,21
Antocianinas	0,16	0,35	-0,17	0,31

4.3.2. Estrategia de mayor eficacia contra el herbivorismo

El análisis principal de componentes expresó el tipo de defensas físicas, específicamente; edad de la hoja, peso de la hoja por unidad de área (PHA), porcentaje de materia seca (%MS) y resistencia, y sustancias amargas (indicio de defensa química), tienen una clara relación negativa contrapuesta a la tasa de hebivoría. Otras defensas tales como resina, convivencia con hormigas, glándulas, pelos, área de la hoja, tienen relación positiva a la herbivoría (Fig. 8).

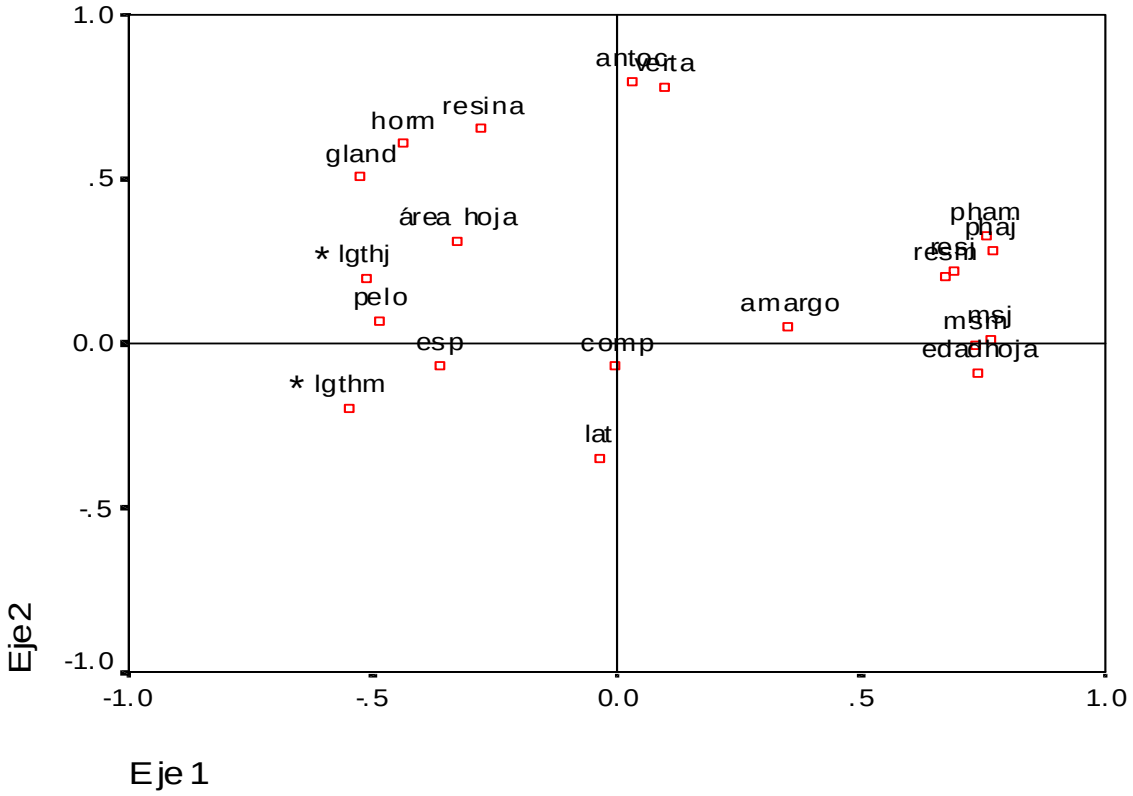

Figura 8. Relación defensas /tasa de herbivoría de acuerdo con un análisis de componentes principales. El eje uno explica las defensas de mayor uso y porcentaje de variación con la herbivoría, el eje dos defensas de menor uso y porcentaje de variación a la herbivoría. Las abreviaturas son; peso de la hoja por unidad de área (phaj, m); porcentaje de materia seca (msj, m); resistencia (resj, m); logaritmo de la tasa de herbivoría (*lgthj; m), acompañadas de "*j*" al ser registros en hojas jóvenes y "*m*" en maduras. Edad de la hoja (edadhoja); sustancias amargas (amargo); antocianina (antoc); verdecer tardío (verta); hojas compuestas (comp); látex (lat); resina; área de la hoja (área hoja); convivencia con hormigas (horm); glándulas (gland); espinas (esp), y pelo.

4.4. Comparación de la defensa más eficaz y tasa de herbivoría en gremios ecológicos

El grosor (PHA) de hojas jóvenes y maduras varió significativamente entre gremios (Anova, F= 9.4, P< 0.001 para hojas jóvenes, F= 8.14, P< 0.001 para hojas maduras). El grosor disminuyó con un incremento de la demanda lumínica del gremio. Según la prueba de Tukey, las esciófitas totales, tuvieron un grosor más alto que las esciófitas parciales, heliófitas durables y efímeras (Fig. 9 A-B).

El porcentaje de materia seca (%MS), varió significativamente de acuerdo al gremio ecológico (Anova, F= 6.08, P< 0.002 para hojas jóvenes, F= 4.98, P< 0.006 para hojas maduras). Las heliófitas efímeras tienen un menor porcentaje de materia seca en comparación con las esciófitas totales, parciales y heliófitas durables (prueba de tukey, Fig. 9 C-D).

La resistencia de hojas jóvenes y maduras varió significativamente entre gremios (Anova, F= 9.99, P< 0.001 para hojas jóvenes, F= 7.79, P< 0.001 para hojas maduras). La resistencia disminuyó con mayor demanda de luz del gremio. La prueba de Tukey, designa a esciofitas totales y heliófitas efímeras como grupos extremos y diferentes entre sí de mayor y menor grado de resistencia respectivamente, y a las esciófitas parciales y heliófitas durables como grupo intermedio a los primeros (Fig. 9 E-F).

La tasa de herbivoría aumentó de acuerdo a la demanda de luz del gremio (de esciófitas totales a heliófitas efímeras), aunque no significativamente (Anova, F= 1.79, P= 0.16 para hojas jóvenes, F= 0.63, P= 0.6 para hojas maduras) (Fig. 7 G-H).

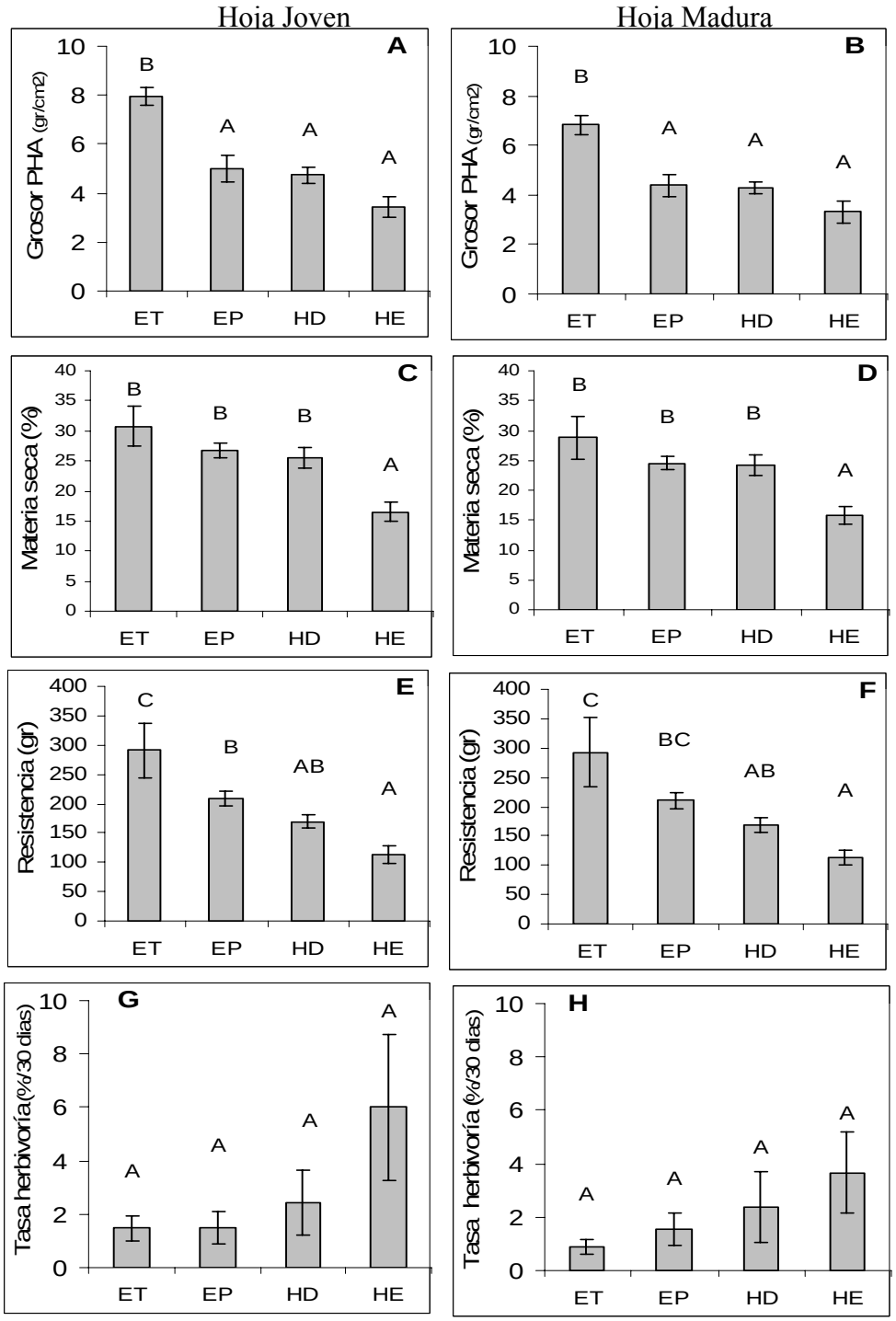

Figura 9. Defensas físicas más eficaces en hojas jóvenes (gráficos a la izquierda) y hojas maduras (gráficos a la derecha) de cuatro diferentes gremios ecológicos. A y B) Peso de la hoja por unidad de área, C y D) Porcentaje de materia seca, E y F) Resistencia, y G y H) Tasa de herbivorismo. Los gremios son; Esciófitas totales (ET), Esciófitas parciales (EP), Heliófitas durables (HD), y Heliófita efímeras (HE). Donde letras diferentes establecen grupos de promedio diferente (prueba de Tukey, $P<0.05$).

V. DISCUSIÓN

5.1. Tipos de daño presente en brinzales

El estudio evidenció que los brinzales son dañados con mayor frecuencia por "masticadores", seguido por "necrosis". Aunque daños de baja presencia como "chupadores", tienen una gran capacidad de consumo pese a su tamaño (Fig. 5). Los daños fueron mayormente causados por insectos, debido a la edad de las plantas (Leigh, 1999). La baja presencia de daños por vertebrados puede deberse a su menor población en relación a los insectos, y el mayor consumo de semillas y frutos (Barone y Coley, 2002), o simplemente al radio de actividad mayor que tienen. En el peor de los casos la baja presencia de daños por estos herbívoros vertebrados, seria un efecto negativo indirecto del aprovechamiento del bosque, con presencia de caminos, rodeos, sendas de arrastre, etc. (Fredericksen *et. al.,* 1999), al tratarse de una concesión forestal.

Esto permite inferir en que el tipo de daño y su magnitud presente en la planta, en principio estará ligado a la taxa del herbívoro y al estrato arbóreo como por Ej.: la presencia de herbívoros vertebrados, al diseminar semillas y predar plántulas con el pisoteo, en tiempo y espacio establecerán la estructura y la composición de la comunidad del bosque (Hartshorn, 1990). Ya en la dinámica de colonización y establecimiento de una especie arbórea se verá con mayor presión y remoción de su follaje en el sotobosque, por ser el estrato de mayor interacción planta-animal (Bawa, 1990; Coley y Barone, 2002), con los insectos como directos responsables.

5.2. Comparación entre hojas jóvenes y maduras

El estudio encontró que hojas jóvenes en comparación a hojas maduras tienen un menor grosor PHA y %MS, y resistencia similar y una alta tasa de herbivoría (Fig. 6). Van de Plassche y Willems (1996) encontraron para 6 especies del bosque amazónico también características similares para hojas de edades diferentes.

El grosor PHA (sólidos, lignina y fibra) y el %MS es significativamente menor en hojas jóvenes que en hojas maduras (Fig. 6 A). Por lo tanto las hojas jóvenes sufren de mayor incidencia de la herbivoría, al ser dietas más ricas en agua y nitrógeno (Coley y Kursar, 1996; Stamp y Casey, 1993), menor en fibra y dureza (Feeny, 1970 y 1976), más digeribles (Willems y Van de Plassche, 1996), y preferidas por los herbívoros, vertebrados e invertebrados (Tanton, 1962; Reichle *et al.,* 1973; Milton 1979; Feeny, 1970), con algunas excepciones (Claridge y Wilson, 1978; Rohades, 1977a, b).

La falta de diferencias dramáticas en la resistencia entre edades, se debe tal vez al muestreo realizado en principios de la época seca, que inician en el bosque una defoliación. Esta pérdida ineludible a futuro provocaría la maduración pronta de las hojas, realizando el muestreo en hojas marcadas como jóvenes que hasta este tiempo ya no son tan jóvenes. Concordando con lo que menciona Coley (1982) la hoja joven permanece joven por poco tiempo, dejando de crecer y endureciendo de forma pronta y rápida, dificultando su hallazgo por los herbívoros, pero aun así son dañadas en orden de magnitud mayor que hojas maduras.

5.3. Relación entre herbivoría y las defensas en general

Existe una significativa relación negativa entre la tasa de herbivoría y las defensas como el grosor PHA, %MS, resistencia y sustancias amargas (Fig. 7 A-H). La relación de defensas inducidas fue solamente significante para hojas jóvenes. La relación de defensas físicas fue solamente significante para hojas maduras, al ser estas más lignificadas. Esta última relación fue observada también por un estudio sobre herbivoría y las caracteres defensivos en plantas del bosque tropical Barro Colorado (Coley 1983a)

Entonces para las hojas jóvenes son más importantes las defensas químicas como por Ej.: sustancias amargas y la antocianina, y las hojas maduras usan más defensas físicas (grosor PHA, %MS y resistencia) (Fig. 7 A-F). Esto afirma que los brinzales ante la herbivoría, optan por producir defensas solo cuando los beneficios superan los costos (Willems y van de Plassche, 1996). A causa de una canalización de la energía, para crecer rápido y no para crear defensas costosas (Barone y Coley, 2002).

En efecto el análisis principal de componentes, estableció; 1) Las defensas físicas iniciales: (grosor PHA, %MS, resistencia y edad de la hoja) por su elevada relación entre sí, son las defensas de mayor uso y eficacia a la herbivoría (Fig. 8), al ser un reto doble para el herbívoro: en estadio temprano se les hará imposible cortar y masticar la hoja, y tanto fibras como lignina son difíciles de digerir (Coley y Barone, 2002). Estas defensas en conjunto se traducen en una baja calidad nutritiva de la hoja (Coley y Kursar, 1996) lo cual no es preciado por un herbívoro. Esto significaría que las especies arbóreas de mayor contenido de estas defensas, en los claros naturales serian las más dominantes.

Aunque contrariamente a lo anterior, existen algunos herbívoros que pueden adecuarse al consumo de altas cantidades de celulosa, y prefieren hojas de especies pioneras (Fragoso, 1991). Uno de ellos, el tapir que busca su alimento más en claros, y afectando de mayor forma estas áreas afectadas por la tala (Salas y Fuller, 1996). Pero otros herbívoros rumiantes capaces de desdoblar con relativa facilidad la celulosa y además de una preferencia por los bordes del claro consumirán más las hojas de especies tolerantes a la sombra (Fragoso, 1991).

2) Otras defensas físicas y estrategias inducidas; como pelos, espinas, resina, látex, hojas compuestas, edad de la hoja, área de la hoja, glándulas, convivencia con hormigas, antocianina y verdecer tardío, tienen relación positiva al herbivorismo (Fig. 8). En si el causal de la no significancia de este grupo de defensas ante la herbivoría, se debió al registro subjetivo e insuficiente de las mismas, y que el alto potencial de las defensas se aprecien a nivel de especie o hábitat como vemos a continuación.

a) Un análisis reflexivo de estas defensas generales, establece que, las espinas, tienen alto valor contra herbívoros pero en bosques secos (Grubb, 1992). b) Sustancias amargas y antocianina defensas químicas son importantes más en algunas especies que en otras pero siempre en hojas jóvenes. Levin (1976); Coley y Kursar (1996); Guariguata y Kattan (2002), indican que en los trópicos la mayor concentración y diversidad de compuestos secundarios tóxicos esta en hojas jóvenes. Según lo expuesto al investigar sobre el uso y propiedades de varios de estos compuestos secundarios aun desconocidos, se debe incidir con mayor detenimiento en las hojas jóvenes. Esto además de diversificar el aprovechamiento,

fundamentaría la conservación del bosque ya no solo con fines madereros o agrícolas (Capson *et. al.,* 1996). Direccionando a algún uso el 95% de las especies arbóreas de bajo o ningún aprovechamiento actual.

El estudio expresó un aumento significativo del herbivorismo con el área de la hoja. De no ostentar una defensa física o un contenido bajo de estas en sus hojas, la planta expresara otras estrategias ante el herbivorismo. El "verdecer tardío"; aspecto blanquecino-rosado de la hoja, una restricción de la clorofila en la hoja nueva hasta que madure, según Coley y Barone (2002) es una estrategia bastante común que sencillamente no reduce el herbivorismo, pero minimiza el costo de una eventual pérdida de la hoja y los componentes estructurales, proteínas y nitrógeno que se invierten en formar la clorofila (Coley y Kursar, 1996). La evidencia de esta estrategia en el sotobosque, un estrato de alto índice de herbivorismo y reducida elaboración de los elementos por la baja captación de luz, agregan mayor valor a la estrategia en el estrato.

5.4. Niveles de la tasa de herbivoría de acuerdo a la demanda de luz de los gremios

El estudio establece que el gremio esciófitas-totales es el mejor estructurado y de mayor contenido de grosor PHA, %MS y resistencia en sus hojas (Fig. 7 A-F). En un bosque amazónico Van de Plassche y Willems (1996), también registra resultados similares, por tanto las esciófitas son más duras y resistentes a los herbívoros.

Los gremios que demandan más luz tienden a ser más atractivos al herbivorismo, que gremios tolerantes a la sombra, por la calidad nutritiva y baja estructura defensiva de las hojas del gremio (Fig. 7 G-H). Una razón es que las esciófitas deben sobrevivir en la sombra e invierten más recursos en armarse de defensas, mientras que las heliófitas por crecer rápido en los claros antes de que el dosel se cierre no invierten en defensas.

No se encontró diferencias significativas en la tasa de herbivorismo entre gremios (Fig. 7 G-H). Esto es corroborado por los resultados de Willems y van de Plassche (1996), Van de

Reichle, D. E., R. A. Goldstein, R. I. Van Hook, Jr. y G. J. Dodson. 1973. Analysis of insects consumption in a Forest Canopy. Ecology 54: 1076-1084.

Rodrigues, R. M. 1991. Fisiología vegetal. Los amigos del líbro, Cochabamba-Bolivia. 16: 277-336.

Rohades, D. F. 1977a. Integrated Anti-herbivore, Antidesiccant, and Ultraviolet Screening Properties of Creosote Bush Resin. Biochemical Systematics and Ecology 5: 281-290.

Rohades, D. F. 1977b. The Anti-herbivore Defense of Larrea. Pp. 135-175 en The Biology y Chemistry of the Creosotebush in New World Deserts, eds. R. J. Mabry, J. Hunziker, y D. R. DiFeo, Jr. Stroudsburg, Pa: Dowden, Hutchinson and Ross.

Rosenthal, G. A. 1991. Nonprotein amino acids as protective allelochemicals. Pp. 1-34, en: Rosenthal, G. A. y M. R. Berenbaum. (Eds.). Herbivores: their interactions whit secondary metabolites. Volume 1. Second edition. Academic Press, USA.

Ruiz, T. y I. Krajevick. 1996. Las Plantas Útiles de Lomerío. BOLFOR. Pp. 11-12

Ruiz, R. 2001. Impacto del aprovechamiento forestal e incendios en la abundancia y producción de frutos importantes para la alimentación de la fauna en un bosque húmedo. Tesis de grado. Universidad Autónoma Gabriel Rene Moreno. Pp 45-51

Salas, L. A. y T. Fuller. 1996. Diet of the lowland tapir (*Tapirus terrestres* L.) in the Tabaro River valley, southern Venezuela. Canadian Journal of Zoology, 74(8): 1444 -1451.

Sagers, C. L. y P. D. Coley. 1995. Benefits and costs of defense in a neotropical shrub. Ecology 76: 1835-1843.

Schuwalter, T. S. y D. A. Crossley, Jr. 1988. Canopy Arthropods and their response to forest disturbance. Pp. 207-218. en: Swank, W. y D. A. Crossley, Jr. (Eds.). Forest Hydrology and Ecology at Coweeta. Springer-Verlag. USA.

Stamp, N. E. y T. M. Casey (Eds.). 1993. Caterpillars: Ecological and Evolutionary Contraints on Foraging. Chapman and Hall, USA.

Sutton, S. L. 1983. The spatial distribution of flying insects in tropical rain forests. Pp. 77-92. en: Sutton, S. L, T. C. Whitmore y A. C. Chadwick (Eds.). Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Blackwell, Oxford.

Tanton, M. T. 1962. The effect of leaf "toughness" on the feeding of larvae of the mustard beetle Phaedon cochleariae. Entomología Experimetalis et Applicata. 5:74-78.

Van de Plassche, M. y S. Willems. 1996. Herbivory and leaf characteristics of tree and palm species in a Bolivian tropical forest. Tesis de maestria. PROMAB Department of Plant Ecology and Evolutionary Biology, Utrecht University, Utrecht.

Willems, S. y van de Plassche, M. 1996. A study on leaf herbivory rates in a Bolivian tropical forest. Tesis de maestria. PROMAB and the Department of Plant Ecology and Evolutionary Biology, Utrecht University, Utrecht

Wilson, E. O. 1988. The current state of biological diversity. Pp. 3-18. en: Wilson, E. O. (Ed.). Biodiversity National Academy Press, Washington.

ANEXOS