

EFFECTO DE LA DUREZA FOLIAR SOBRE LA HERBIVORÍA EN *CRYPTOCARYA ALBA* (LAURACEAE), *QUILLAJA SAPONARIA* (ROSACEAE) Y *LITHREA CAUSTICA* (ANACARDIACEAE), EN LA RESERVA NACIONAL RÍO CLARILLO, CHILE

RODRIGO W. SORIA¹ y CARLOS M. ZAMBRANA²

¹ Centro de Biodiversidad y Genética, Universidad Mayor de San Simón, Cochabamba, Bolivia
e-mail: wilbersa@supernet.com.bo

² Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia
e-mail: cmzambrana@hotmail.com

RESUMEN

Cryptocarya alba (Lauraceae), *Quillaja saponaria* (Rosaceae) y *Lithrea caustica* (Anacardiaceae) poseen hojas con diferente dureza. Experimentalmente demostramos que estas diferencias afectan la herbivoría sobre estas hojas, siendo las hojas más blandas consumidas con mayor frecuencia e intensidad por insectos herbívoros.

Palabras clave: Herbivoría, Saturniidae, Matorral.

ABSTRACT

Effect of foliage hardness upon herbivory on *Cryptocarya alba* (Lauraceae), *Quillaja saponaria* (Rosaceae) and *Lithrea caustica* (Anacardiaceae), in Reserva Nacional Río Clarillo, Chile. *Cryptocarya alba* (Lauraceae), *Quillaja saponaria* (Rosaceae) and *Lithrea caustica* (Anacardiaceae) exhibit leaves with different hardness. Experimentally, we demonstrate that these differences affect herbivory on these leaves, where softer leaves are consumed with the highest frequency and intensity by herbivorous insects.

Key words: Herbivory, Saturniidae, Heath.

INTRODUCCIÓN

La herbivoría tiene un efecto importante sobre la diversidad, estructura y productividad de la vegetación (Harper, 1969; Janzen, 1970). Las plantas poseen una variedad de características que actúan como defensas contra herbívoros, tales como la presencia de espinas, hojas pubescentes, altos contenidos de taninos y metabolitos secundarios (Chew y Rodman, 1979; Colety y Aide, 1991; Crawley 1986). Asimismo, la dureza en hojas maduras se correlaciona negativamente con la herbivoría en algunas especies, actuando así como otro mecanismo de defensa (Coley, 1983; Kursar y Coley, 1991).

La dureza foliar puede variar y este cambio puede responder a variaciones microclimáticas asociadas a la altitud. De hecho, en la Reserva Nacional de Río Clarillo, la dureza foliar aumenta significativamente con la altitud en *Cryptocarya alba* (Atala y Libedinski, 2002). Si la dureza foliar influye sobre la herbivoría, se esperaría una menor intensidad de herbivoría sobre individuos creciendo a mayor altitud. De igual forma, si el patrón de variación de dureza foliar es común para otras especies del matorral, la herbivoría debería variar de igual forma. En este trabajo contrastamos experimentalmente estas hipótesis. En primer lugar analizamos si la dureza de las hojas de *Quillaja saponaria* (Mol.), *Lithrea caustica* (Hook. et Arn.) aumentan con la altitud, al igual que *Cryptocarya alba* (Mol. Looxi.). Al mismo tiempo analizamos si la herbivoría disminuye con la dureza foliar en estas tres especies. Finalmente, mediante un experimento de laboratorio contrastamos si las hojas más duras son efectivamente las menos consumidas por insectos herbívoros. Asimismo, como la dureza foliar puede variar tanto en individuos creciendo a diferentes altitudes (cf. Atala y Libedinski, 2002) como entre individuos de una misma altitud, también analizamos si las hojas más duras y más blandas de *Cryptocarya alba* creciendo a dos altitudes diferentes son consumidas diferencialmente.

MATERIAL Y MÉTODO

El estudio se realizó en la Reserva Nacional Río Clarillo ubicada en la Región Metropolitana, a 45 km al SE de Santiago (33° 41' -33° 51' S, 70° 24' -70° 29' O), durante octubre del 2002. Esta zona posee un clima mediterráneo semiandino y una vegetación, en los pisos inferiores, formada por bosque y matorral esclerófilo, con un estrato herbáceo anual (para detalles, véase Niemeyer *et al.*, 2002).

Para evaluar la dureza foliar y la herbivoría escogimos al azar 12 individuos de cada especie, seis presentes a 820 msnm y otros seis a 1.050 msnm, todos en una ladera de exposición polar. La herbivoría se estimó a partir de 100 hojas extraídas al azar de cada individuo. Cada hoja fue asignada a una de las siguientes categorías: 0 = sin herbivoría, 1 = de 1 a 5%, 2 = entre 6 y 12%, 3 = entre 13 y 25%, 4 = entre 26 y 50% y 5 = >50% de superficie foliar removida; con estas categorías se estimó el daño foliar (IH) como: $IH = \sum X_i n/N$, donde: n = frecuencia de hojas asociada a cada categoría de daño; X_i = categoría de daño y N = número total de hojas medidas (Dominguez y Dirzo, 1995). La dureza foliar promedio de cada individuo fue estimada como la fuerza necesaria (evaluada en dinas) para perforar una hoja. Se utilizó un durómetro, se usaron 50 hojas extraídas al azar.

Para probar experimentalmente si la dureza de las hojas afecta la intensidad de la herbivoría se realizaron dos experimentos. En el primer experimento se ofrecieron simultáneamente trozos de 1 cm x 1 cm de hojas de *Cryptocarya alba* colectadas al azar tanto en el sector alto como bajo (i.e. diferentes durezas) de la Reserva, a larvas de lepidópteros satúrnidos. En un segundo experimento se ofrecieron a las larvas cuatro categorías de hojas: duras y blandas de mayor altitud; y duras y blandas de menor altitud. Operacionalmente se definieron las hojas duras como aquellas con un valor de dureza foliar superior al percentil 85% superior, y las hojas blandas, como aquellas con un valor de dureza menor al percentil 15% inferior. Las hojas blandas de individuos a 820 msnm se encontraron entre 9 y 19 dinas, las duras entre 39 y 44, mientras que las hojas blandas de individuos a 1.050 msnm tenían durezas entre 30 y 36, y las hojas duras de la misma zona entre 43 y 55 dinas.

RESULTADOS

En las tres especies (*C. alba*, *L. caustica* y *Q. saponaria*), las hojas más duras se encuentran a 1.050 msnm (Prueba Mann-Whitney, $U > 2,08$; $P < 0,04$; Valores de mediana [dinas]: *C. alba*_{abajo} = 33,65; *C. alba*_{arriba} = 35,35; *Q. saponaria*_{abajo} = 21,33; *Q. saponaria*_{arriba} = 37,30; *L. caustica*_{abajo} = 33,74 y *L. caustica*_{arriba} = 36,65). Los valores más altos del índice de herbivoría en *C. alba* y *Q. saponaria* ocurren a 820 msnm ($U > 2,8$; $P < 0,002$; en ambos casos). Sin embargo, el índice de herbivoría no varió significativamente con la altitud en *L. caustica* ($U = 0,64$; $P < 0,58$). Al juntar las tres especies y las dos alturas, se observa que existe una relación negativa entre la dureza y la herbivoría (Figura 1).

Las larvas de satúrnidos consumen significativamente más hojas de *C. alba* de menor altitud ($U = 3,18$; $P = 0,0007$; $N = 9$). El segundo experimento revela una preferencia diferencial entre las cuatro categorías de dureza foliar ($H = 12,17$; g.l. = 3; $P = 0,007$; $N = 9$). Las hojas más consumidas por las larvas fueron las hojas más blandas de menor altitud, seguido de las hojas más duras también de menor altura, en tanto hojas menos depredadas fueron las blandas y duras de mayor altitud (Figura 2).

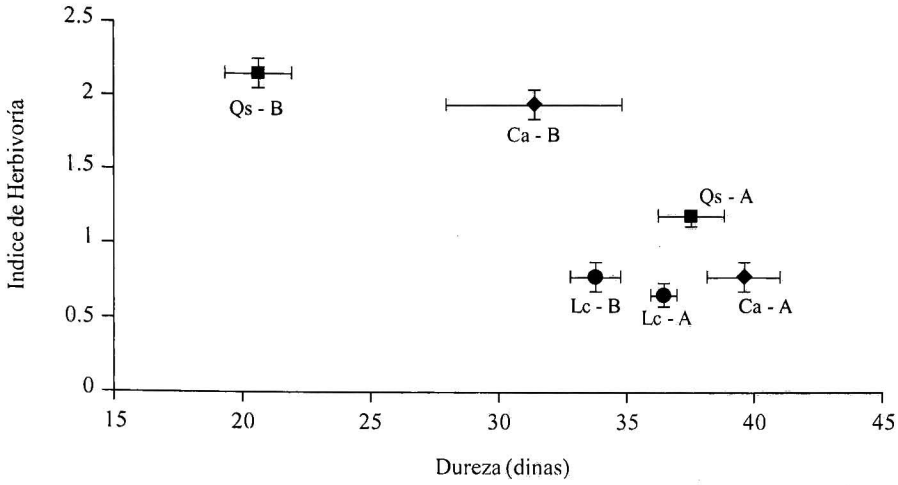


FIGURA 1. Relación entre la dureza foliar y el índice de herbivoría para *Cryptocarya alba* (Ca), *Quillaja saponaria* (Qs) y *Lithrea caustica* (Lc), entre dos altitudes sobre el nivel del mar (820 msnm = B y 1.050 msnm = A).

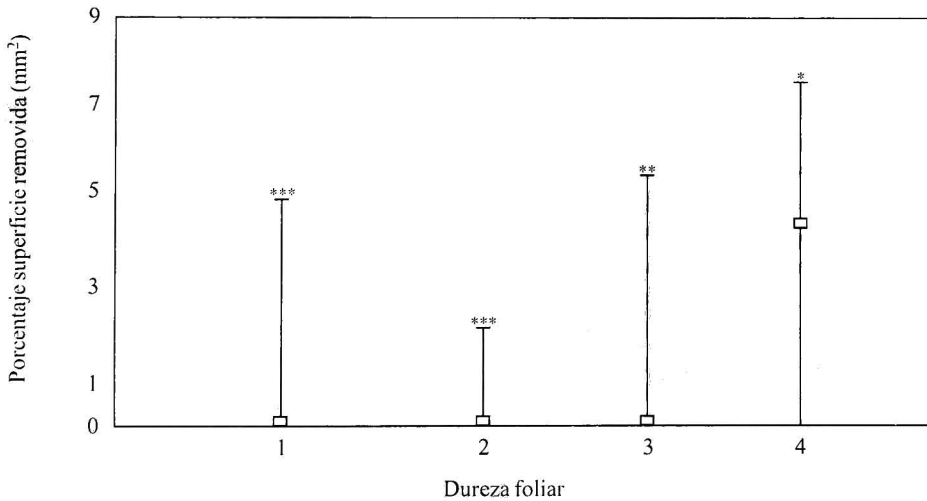


FIGURA 2. Porcentaje de superficie foliar removida por larvas de satúrnidos. Medianas (□), máximas y mínimas. Donde: hojas duras (1) y blandas (2) de altitud de 1.050 msnm; y hojas duras (3) y blandas (4) de altitud de 820 msnm. Las categorías con el mismo número de asteriscos registran porcentajes similares en la superficie removida por larvas ($P < 0,05$).

DISCUSIÓN

Fuentes *et al.* (1987) revisan el rol de la defoliación en el matorral chileno y presentan un modelo que considera el rol en este fenómeno de factores como el clima mediterráneo, la acción de los depredadores, los mecanismos de defensa de las plantas y la competencia interespecífica. En la Cordillera de la Costa de Chile central, encontraron que tanto *L. caustica* como *Q. saponaria* presentaron una pérdida de superficie fotosintética, debido al ataque de insectos, mayor que otras especies de arbustos.

La relación de la dureza foliar y la herbivoría es variable (Coley, 1983; Lowman, 1992); así, mientras en *Doryphora sassafras* (Endl.) existe una correlación positiva entre la dureza de las hojas y la intensidad de la defoliación (Lowman, 1992), existe un comportamiento inverso para varias especies de sotobosque (Coley, 1983), patrón concordante con lo hallado para *C. alba* y *Q. saponaria*.

Kursay y Coley (1991) mencionan que las hojas más jóvenes son las preferidas por herbívoros, y que presentan una menor dureza en relación a las hojas maduras (véase Simonetti y Montenegro, 1981 para análisis de selección de hojas de *C. alba*, *L. caustica* y *Q. saponaria* según dureza). En el presente estudio, el efecto de la edad de las hojas es incluido fácilmente en la varianza de los datos debido a que la dureza foliar se midió en hojas elegidas al azar; por lo tanto, es probable que cambios en dureza se deban a diferentes niveles en el desarrollo de las paredes celulares como respuesta a las diferencias en la humedad y radiación solar recibidas en ambas altitudes y no a las diferencias en edad de las hojas (Crawley, 1986; Kursar y Coley, 1992).

La ausencia de diferencias en la intensidad de herbivoría en *L. caustica* podría deberse a la estrecha diferencia en la dureza foliar registrada entre hojas de diferentes altitudes (Figura 1), así como a la presencia de taninos y tricomas en sus hojas en cantidades que limitan la herbivoría (cf. Walkowiak *et al.*, 1984).

La preferencia de las larvas por las hojas de menor altitud y las más blandas entre las cuatro categorías discriminadas, refuerza la idea que la dureza foliar actúa como mecanismo defensivo y que éste puede variar localmente intra e interespecíficamente.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado como parte de las actividades del curso "Ecología de Campo 2002" del programa de postgrado de Ecología y Biología Evolutiva, de la Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Este curso fue financiado por la Iniciativa Científica Milenio, la Red Latinoamericana para la Investigación de Productos Naturales Bioactivos (LANBIO), y la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Un especial agradecimiento al Dr. Luis Aguirre por el material bibliográfico facilitado.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ATALA, C. y LIBEDINSKI, C.
2002 Plasticidad fenotípica en hojas de *Cryptocarya alba* (Lauraceae) asociada a un gradiente altitudinal. En: Niemeyer, H. M., R. O. Bustamente, J. A. Simonetti, S. Tellier y E. Fuentes (eds.). Historia natural de la Reserva Nacional Río Clarillo: un espacio para aprender ecología. Impresos Socias, Santiago: cap 3: 34-35.
- CHEW, F. S. y RODMAN, J. E.
1979 Plant resource for chemical defense. En: Rosenthal, G. A. y D. H. Janzen (eds.). Herbivores, their interactions with secondary plant metabolites. Academic Press, New York: 271-308.
- COLEY, P. D.
1983 Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. Ecological Monographs 53: 209-233.

- COLEY, P. D. y AIDE, T. M.
1991 A comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical forest. En: Price, P. W., T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandez y W. W. Benson (eds.). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley and Sons, New York: 25-49.
- CRAWLEY, M. J.
1986 *Plant ecology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- DOMINGUEZ, C. A. y DIRZO, R.
1995 Plant herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. En: Bullock, S. H., E. Medina y H. A. Mooney (eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. Cambridge: 304-325.
- FUENTES, E. R., POIANI, A. y MOLINA, J. D.
1987 Shrub defoliation in the Chilean matorral: what is its significance. *Revista Chilena de Historia Natural*. 60: 276-283.
- HARPER, J. L.
1969 The role of depredation in vegetational diversity. *Brookhaven Symposia in Biology* 22: 48-62.
- JANZEN, D. H.
1970 Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist* 104: 501-528.
- KURSAR, T. A. y COLEY, P. D.
1991 Nitrogen content and expansion rate of young leaves of rainy forest species: implications for herbivory. *Biotropica*: 23: 141-150.
- KURSAR, T. A. y COLEY, P. D.
1992 Delayed greening in tropical leaves: an antiherbivore defence? *Biotropica* 24: 256-262.
- LOWMAN, M. D.
1992 Herbivory in Australian rain forest with particular reference to the canopies of *Doryphora sassafras* (Monimiaceae). *Biotropica* 24: 263-272.
- NIEMEYER, H. M., BUSTAMANTE, R. O., SIMONETTI, J. A., TEILLIER, S., FUENTES-CONTRERAS, E. y MELLA, J.
2002 *Historia natural de la Reserva Nacional Río Clarillo: un espacio para aprender ecología*. Impresos Socías, Santiago.
- SIMONETTI, J. A. y MONTENEGRO, G.
1981 Food preferences by *Octodon degus* (Rodentia: Caviomorpha): their role in the Chilean matorral composition. *Oecologia* (Berlin) 52: 189-190.
- WALKOWIAK, A. M., SIMONETTI, J. A., SEREY, I., JORDAN, M., ARRANZ, R. y MONTENEGRO, G.
1984 Defensive patterns in shrubs of central Chile: a common strategy? *Oecologia Plantarum*. 5: 191-199.