

Patrones de herbivoría en seis especies leñosas del bosque templado de América del Sur: evidencia preliminar a favor de la hipótesis del balance carbono–nutrientes

ROMINA DIMARCO, GABRIEL RUSSO & ALEJANDRO G FARJI-BRENER ✉

Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina

RESUMEN. La hipótesis del balance carbono-nutrientes (HBCN) explica las variaciones intraespecíficas en los niveles de herbivoría sugiriendo que, cuando una planta adquiere recursos que exceden la demanda de crecimiento (e.g., luz), dichos recursos son derivados a la producción de defensas químicas. Nosotros documentamos las variaciones intraespecíficas de los niveles de herbivoría en seis especies leñosas del bosque templado de América del Sur para determinar si dichas variaciones apoyan lo esperado por la HBCN. Para todas las especies, las plantas ubicadas en sitios con mayor disponibilidad de luz tuvieron entre 1.2–5 veces menor porcentaje de daño foliar que aquellas ubicadas en sitios con menor disponibilidad de luz. Estos resultados, aunque preliminares, apoyan la HBCN. Futuros estudios deberían determinar si los mecanismos responsables de este patrón coinciden con los propuestos por esta hipótesis.

[Palabras clave: daño foliar, variación intra-específica, Patagonia]

ABSTRACT. **Herbivory patterns of six woody species from the temperate forest of South America: preliminar evidence to the carbon–nutrient balance hypothesis:** The carbon-nutrient balance hypothesis (CNBH) explains the intraspecific variation in herbivory levels suggesting that, when plants acquire resources in excess of growth demands (e.g., light), these resources are shunted into production of chemical defenses. We documented the intraspecific variation of herbivory levels in six woody plant species from the South American temperate forest to determine whether these patterns support the predictions of the CNBH. For all the species studied, plants located in sites with high light availability showed between 1.2–5 times less foliar damage than those located in sites with low light availability. These results, although preliminary, support the CNBH. Future studies could test whether the mechanisms responsible for this pattern are those proposed by the CNBH.

[Keywords: foliar damage, intra-specific variation, Patagonia]

INTRODUCCIÓN

La pérdida de área foliar generalmente posee efectos negativos para las plantas, afectando directa o indirectamente su adaptabilidad (Marquis 1984; Lehtila & Strauss 1999). En consecuencia, la herbivoría ha sido considerada como una importante fuerza selectiva sobre la determinación del mantenimiento de

una gran diversidad de defensas en el reino vegetal (Crawley 1983; Coley & Barone 1996). En las últimas décadas, uno de los principales retos en la ecología de las interacciones ha sido comprender como las plantas “se defienden” de los herbívoros. Sin embargo, la mayoría de las hipótesis sobre las interacciones planta-herbívoro se han dedicado a explicar diferencias interespecíficas en los niveles de defoliación (e.g., Rhoades & Cates 1976; Coley

✉ Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, (8400) Bariloche, Argentina.
alefarji@crub.uncoma.edu.ar

Recibido: 20 de junio de 2003; Fin de arbitraje: 22 de agosto de 2003; Revisión recibida: 2 de septiembre de 2003; Aceptado: 2 de septiembre de 2003

et al. 1985), teniendo menos en cuenta las variaciones que presentan los individuos de una misma especie. Una excepción ha sido la hipótesis del balance carbono–nutrientes (HBCN), la cual intenta explicar la variación intraespecífica en los niveles de herbivoría como una consecuencia de la variación en la disponibilidad de recursos (Bryant et al. 1983). Básicamente, la HBCN propone que el recurso que supere las necesidades de crecimiento (i.e., el que se encuentre en exceso para la planta) es derivado a la producción de defensas químicas. En consecuencia, esta hipótesis predice que plantas en una situación de alta disponibilidad de luz y limitación de nutrientes usarán el exceso de carbono para producir defensas químicas carbonadas (e.g., fenoles, taninos). De forma similar, ante un exceso de nutrientes y limitaciones de luz, las plantas incrementarán la producción de defensas nitrogenadas (e.g., alcaloides). Esta mayor concentración de defensas disminuiría la palatabilidad de las hojas para los herbívoros y, por ende, los niveles de defoliación de la planta.

Algunos de los estudios sobre la HBCN realizados en los últimos 20 años han obtenido resultados contrarios a los predichos por esta hipótesis (ver Koricheva et al. 1998). En consecuencia, la validez de la HBCN ha sido recientemente objeto de fuertes controversias, incluyendo desde oraciones funerarias homenajeando su deceso como hipótesis (Hamilton et al. 2001; Koricheva 2002; Nitao et al. 2002), hasta la reafirmación de sus beneficios (Lerdau & Coley 2002). Sin embargo, pese a que existe una considerable cantidad de trabajos que ponen a prueba directa o indirectamente a la HBCN, no conocemos ninguno que haya sido realizado en bosques templados del Hemisferio Sur. Dada la actual controversia sobre la validez de la HBCN, este trabajo pretende aportar nueva evidencia -proveniente de un área poco estudiada- a favor o en contra de esta hipótesis.

Nuestro objetivo fue documentar las variaciones intraespecíficas de los niveles de herbivoría en seis especies leñosas típicas del bosque templado de América del Sur Austral, para verificar si estas variaciones coincidían con lo predicho por la HBCN. En particular, determinamos los niveles de

defoliación en individuos ubicados en sitios con diferente disponibilidad de luz. Según la HBCN, plantas ubicadas en sitios con alta disponibilidad de luz deberían estar mejor protegidas contra los herbívoros mediante defensas químicas carbonadas –y, en consecuencia, poseer menores niveles de daño– que individuos de la misma especie ubicados en el mismo ambiente pero en sitios con menor disponibilidad lumínica (Bryant et al. 1983).

MÉTODOS

El sitio de estudio se encuentra en el Parque Municipal Llao-Llao, 30 km al oeste de la ciudad de San Carlos de Bariloche, Argentina (41°8'S; 71°19'O). La precipitación anual es de aproximadamente 1800 mm y la temperatura promedio varía entre 2°C en invierno hasta 13°C en verano. La mayoría de las precipitaciones (90%) ocurre entre marzo y noviembre. El período de mayor actividad de los herbívoros (mayoritariamente insectos) ocurre durante la primavera y el verano, coincidiendo con la época de menor precipitación y mayor temperatura. El muestreo fue realizado entre octubre de 2002 y finales de enero de 2003 (primavera e inicios de verano). El área de estudio es un bosque mixto dominado por los árboles *Nothofagus dombeyi* y *Austrocedrus chilensis*. Determinamos los niveles de herbivoría de la mayoría de las especies leñosas del área: *Nothofagus dombeyi*, *Schinus patagonicus*, *Maytenus boaria*, *Aristotelia chilensis*, *Ribes magellanicum* y *Berberis buxifolia*. Todas estas especies son perennifolias. De cada especie seleccionamos 18 plantas juveniles con alturas entre 1.5–3 m, nueve situadas en sitios bajo una cobertura de dosel < 30% (alta disponibilidad de luz) y nueve ubicadas en sitios con una cobertura de dosel > 75% (baja disponibilidad de luz). La cobertura fue determinada utilizando un densiómetro esférico. Pese a no medir directamente la disponibilidad de luz, la cobertura de dosel es considerada una variable que estima mejor la disponibilidad lumínica general de una planta que medidas instantáneas de luz, y resulta útil para determinar variaciones lumínicas en términos relativos (Clark & Clark 1992). Las plantas con baja disponibilidad de luz estaban ubicadas generalmente en sitios de bosque cerrado y sin

perturbaciones, mientras que los individuos con alta disponibilidad de luz estaban en áreas más abiertas del bosque, como claros naturales o producidos por el hombre. Para cada especie, las plantas ubicadas en ambientes con mayor disponibilidad lumínica fueron muestreadas en al menos tres claros diferentes.

Para cuantificar la herbivoría de cada individuo elegimos al azar 20 hojas maduras ubicadas en diferentes partes de la planta. Cuantificamos visualmente el porcentaje de herbivoría de cada hoja utilizando las siguientes categorías: 0: 0%, 1: 1-6%, 2: 6-12%, 3: 12-25%, 4: 25-50%, 5: 50-100%. Con estas categorías calculamos un índice de herbivoría (IH) para cada individuo, como $IH = \sum (n_i * i) / N$, donde n_i es la frecuencia de hojas por categoría, i es la categoría de daño y N es el total de hojas por planta, el cual expresamos finalmente en porcentaje de la hoja consumido. Se considera a este índice como un estimador adecuado de la herbivoría ya que, debido a su escala, es más preciso en estimar los daños foliares de menor envergadura (que son los más frecuentes) y ha sido frecuentemente utilizado (e.g., Domínguez et al. 1989; Dirzo & Domínguez 1995; Gramacho et al. 2001; Cuautle & Rico-Gray 2003). Analizamos los datos de dos formas. Primero comparamos, para cada especie en forma independiente, los niveles de herbivoría de los individuos ubicados en sitios con mayor disponibilidad lumínica vs. aquellos ubicados en sitios con menor disponibilidad de luz ($n = 9$ plantas por tratamiento) mediante una Prueba de t . No realizamos un Análisis de Varianza considerando a las especies como una fuente de variación porque no nos interesaban las variaciones de los niveles de herbivoría entre especies. Segundo, calculamos el nivel de herbivoría promedio por especie para cada tratamiento (i.e., mayor y menor disponibilidad de luz) y comparamos dichos valores considerando a las especies como unidades experimentales mediante una Prueba de t Pareada ($n = 6$ especies por tratamiento).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los daños foliares fueron realizados mayoritariamente por insectos y presentaron niveles variables, entre un 3-20% de herbi-

voría por planta. Sin embargo, para todas las especies analizadas, las plantas ubicadas en sitios con menor disponibilidad lumínica presentaron entre 1.2 y 5 veces más daño foliar que aquellas ubicadas en sitios con mayor disponibilidad de luz (Tabla 1). Adicionalmente, al considerar las especies como unidades experimentales obtuvimos el mismo patrón ($3.8 \pm 0.2\%$ de daño foliar bajo alta disponibilidad de luz vs. $12.7 \pm 1.7\%$ con baja disponibilidad de luz; $n = 6$ especies, $t = 5.9$, $P = 0.002$). Estos resultados apoyan la HBCN, ya que coinciden con su predicción sobre la relación entre disponibilidad lumínica y la variación intraespecífica de los niveles de herbivoría.

Sin embargo, el apoyo de estos resultados a la HBCN podría ser considerado parcial. Por un lado, dada la característica comparativa de nuestras mediciones y la ausencia de experimentos controlados, no podemos afirmar que la variación en los niveles lumínicos sea la causa de las variaciones en los niveles de herbivoría. Además, dado que no medimos la concentración de defensas químicas foliares, no podemos asegurar que el mecanismo que determina los diferentes niveles de herbivoría sea el propuesto por la HBCN. Otras características foliares diferentes a la concentración de defensas químicas, como el contenido de nutrientes, agua o la dureza, pueden ser afectadas por la disponibilidad de luz y potencialmente determinar variaciones en palatabilidad de las hojas (Bowers & Porter 1981; Waller 1982; Berish 1986). Sin embargo, la mayoría de los estudios han demostrado que la principal causa de la disminución en los niveles de daño foliar es la concentración de defensas químicas, la cual generalmente aumenta con la disponibilidad de luz (Crawley 1983; Augspurger 1984; Coley et al. 1985; Harrison 1987; Howard 1987; Price et al. 1989; Price 1997). Por ende, nos parece que la HBCN es la explicación más plausible de los resultados obtenidos en nuestro trabajo. Una explicación alternativa podría ser que el mayor nivel de herbivoría en los sitios más cerrados del bosque sea producto de una mayor abundancia relativa de herbívoros o de una menor presión por parte del tercer nivel trófico. Sin embargo, es conocido que los insectos herbívoros son, en general, relativamente más abundantes en sitios con mayor

Tabla 1. Nivel de herbivoría (%) en plantas de seis especies leñosas del bosque templado de América del Sur ubicadas en sitios con alta y baja disponibilidad lumínica. Los valores son promedios (\pm EE) de nueve individuos en cada caso.

Table 1. Herbivory level (%) on plants of six woody species from the temperate forest of South America located in sites with high and low light availability. Values are means (\pm SE) of nine plants in each case.

Especie	Disponibilidad lumínica		t	P
	Alta	Baja		
<i>Aristolelia chilensis</i>	3.6 \pm 0.7	10.7 \pm 1.3	4.2	0.005
<i>Berberis buxifolia</i>	3.4 \pm 0.1	7.8 \pm 0.6	6.5	< 0.001
<i>Maytenus boaria</i>	3.8 \pm 0.2	14.6 \pm 2.1	5.1	0.002
<i>Nothofagus dombeyi</i>	4.3 \pm 0.5	12.6 \pm 1.4	5.6	< 0.001
<i>Ribes magellanicum</i>	4.6 \pm 0.2	19.6 \pm 1.7	8.6	< 0.001
<i>Schinus patagonicus</i>	3.2 \pm 0.5	10.7 \pm 1.2	5.6	< 0.001

disponibilidad de luz (Edwards-Jones & Brown 1993; Price 1997), lo opuesto a lo esperado si dicha abundancia fuese la causa de los niveles de herbivoría encontrados en este estudio. Además, no hay evidencias de que la presión de depredación varíe con la disponibilidad lumínica. En consecuencia, creemos que nuestros resultados, aunque preliminares, apoyan a la HBCN.

Las principales observaciones a la HBCN han criticado el mecanismo químico propuesto, algunas de sus suposiciones (e.g., que la asignación a defensas es siempre menos adaptativo que la asignación a crecimiento) y que su eventual aplicación se restringe a pocos compuestos, disminuyendo su eficacia como hipótesis general (Hamilton et al. 2001; Koricheva 2002; Nitao et al. 2002). Pese a estas consideraciones, nosotros encontramos que los patrones de herbivoría de seis especies leñosas del bosque templado de América del Sur coinciden con lo esperado por la HBCN. Creemos que estos resultados, aunque no concluyentes, permiten extender la validez de esta hipótesis. Futuros estudios deberían ahora determinar si los mecanismos responsables de este patrón coinciden o difieren de los postulados por la HBCN.

AGRADECIMIENTOS

A cinco (sí, ¡cinco!) revisores anónimos cuyos comentarios permitieron mejorar este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- AUGSPURGER, CK. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light gaps, and pathogens. *Ecology* **65**:1705-1712.
- BERISH, CW. 1986. Leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) select nitrogen-rich foliage. *Am. Midl. Nat.* **115**: 267-276.
- BOWERS, MA & SD PORTER. 1981. Effect of foraging distance on water content of substrates harvested by *Atta colombica*. *Ecology* **74**:273-275.
- BRYANT, JP; FS CHAPIN III & DR Klein. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* **40**:357-368.
- CLARK, DA & DB CLARK. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a Neotropical rain forest. *Ecol. Monogr.* **62**:315-344.
- COLEY, PD; JP BRYANT & FS CHAPIN III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* **230**:895-899.
- COLEY, PD & A BARONE. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*

- 27:305-335.
- CRAWLEY, MJ. 1983. *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions*. University of California Press. Berkeley.
- CUAUTLE, M & V RICO-GRAY. 2003. The effect of wasps and ants on the reproductive success of the extrafloral nectaried plant *Turnera ulmifolia* (Turneraceae). *Funct. Ecol.* **17**:417-423.
- DIRZO, R & C DOMÍNGUEZ. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. Pp. 304-345 en: S Bullock; S Mooney & E Medina (eds). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. Cambridge.
- DOMÍNGUEZ, CA; R DIRZO & SH BULLOCK. 1989. On the function of floral nectar in *Croton suberosus* (Euphorbiaceae). *Oikos* **56**:109-114.
- EDWARD-JONES, G & VK BROWN. 1993. Successional trends in insect herbivore population densities: a field test of a hypothesis. *Oikos* **66**:463-471.
- GRAMACHO, M; T SANTANDER & AG FARJI-BRENER. 2001. Efectos de la herbivoría sobre la cantidad de óvulos en *Loasa speciosa* (Loasaceae). *Rev. Biol. Trop.* **49**:513-516.
- HAMILTON, JG; AR ZANGERL; EH DELUCIA & MR BEREMBAUN. 2001. The carbon-nutrient hypothesis: its rise and fall. *Ecol. Lett.* **4**:86-95.
- HARRISON, S. 1987. Treefall gaps versus forest understory as environments for a defoliating moth on a tropical forest shrub. *Oecologia* **72**:65-68.
- HOWARD, JJ. 1987. Leaf-cutting ant diet selection: the role of nutrients, water, and secondary chemistry. *Ecology* **68**:503-515.
- KORICHEVA, J. 2002. The carbon-nutrient balance hypothesis is dead; long live the carbon-nutrient balance hypotheses? *Oikos* **98**:537-539.
- KORICHEVA, J; S LARSSON; E HAUKIOJA & M KEINANEM. 1998. Regulation of woody plant secondary metabolism by resource availability: hypothesis testing by means of meta-analysis. *Oikos* **83**:212-226.
- LEHTILA, K & S STRAUSS. 1999. Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Ecology* **80**:116-124.
- LERDAU, M & PD COLEY. 2002. Benefits of the carbon-nutrient balance hypothesis. *Oikos* **98**:534-536.
- MARQUIS, RJ. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* **226**:537-539.
- NITAO, JK; AR ZANGERL & MR BEREMBAUN. 2002. CNB: requiescat in pace? *Oikos* **98**:540-546.
- PRICE, P. 1997. *Insect ecology*. 3rd edn. John Wiley & Sons. Nueva York.
- PRICE, P; G WARING; R JULKUNEN-TITTO; J TAHVANAINEN; H MOONEY & T CRAIG. 1989. The carbon-nutrient balance hypothesis in within-species phytochemical variation of *Salix lasiolepis*. *J. Chem. Ecol.* **15**:1117-1131.
- RHOADES, DF & RG CATES. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Recent Adv. Phytochem.* **19**:168-213.
- WALLER, DA. 1982. Leaf-cutting ants and live oak: the role of leaf toughness in seasonal and intraspecific host choice. *Entomol. Exp. Appl.* **32**:146-150.

