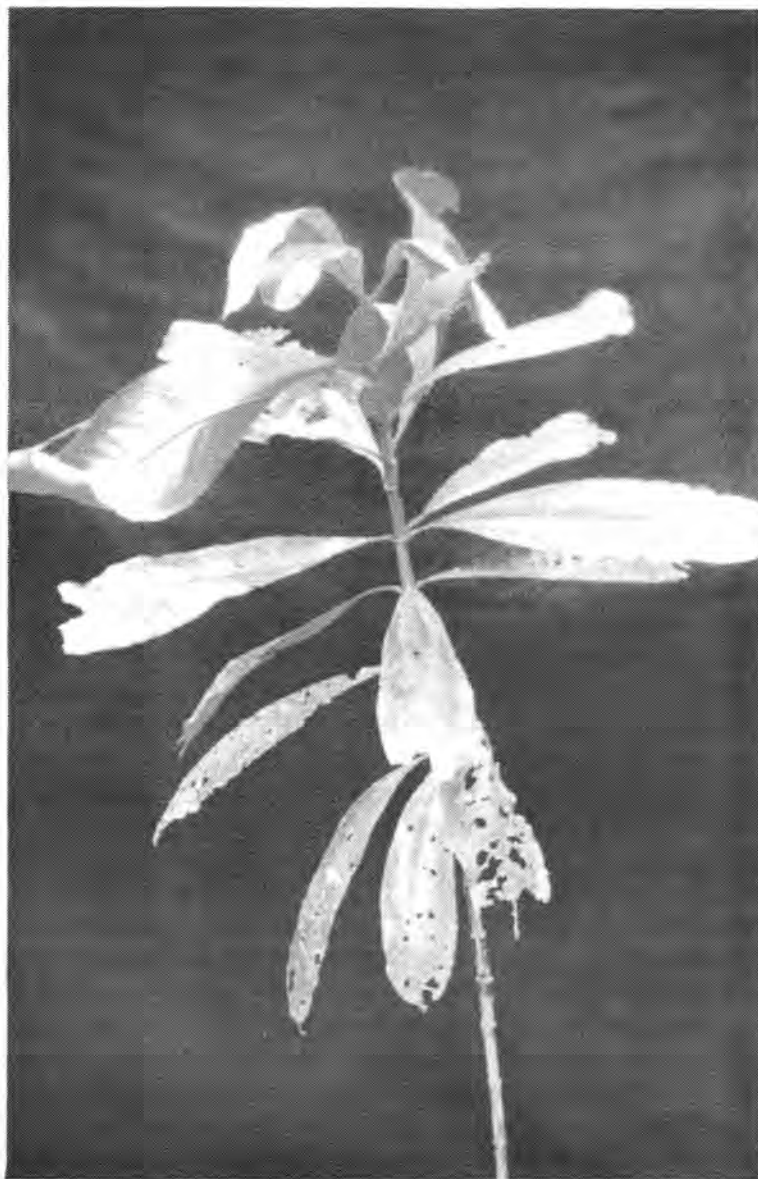


Mortalidad, crecimiento y fenología de plántulas del Palo de Mayo (*Vochysia ferruginea*) expuestas a la herbivoría foliar en el bosque huracanado del Caribe nicaragüense.

Javier Ruiz Pérez



Tallo de *Vochysia* sp

En octubre de 1988, el huracán Juana azotó, con vientos mayores a 200 km/hora, el bosque húmedo tropical de la Costa Atlántica de Nicaragua (Cortez y Fonseca 1988). Posterior a este desastre natural, un grupo internacional de científicos propuso la hipótesis de la "regeneración directa" del bosque, en la cual se sugiere que éste se regeneraría directamente como bosque «primario», sin pasar las etapas de sucesión de bosque pionero a secundario y finalmente a bosque primario (Boucher 1990, Vandermeer *et al.* 1990, Yih *et al.* 1991).

Esta hipótesis y todo lo que últimamente se ha titulado, en la teoría ecológica, como dinámica de disturbios, es importante por su interés ecológico, ya que propone que los trastornos periódicos juegan un papel importante en la estructuración de ecosistemas (Boucher 1990, Clark 1990, Frangi & Lugo 1991, Grime 1977, 1979, Herbert 1999, Vandermeer *et al.* 1990, 1991, 1997, White 1979, White y Pickett 1985, Whitmore 1990) y pueden promover cambios sucesionales en la composición de especies (Walker 1991), así como también desde el punto de vista práctico, ya que según la misma, el tiempo necesario para la regeneración del bosque hasta su punto de aprovechamiento será más corto que en un bosque no perturbado (Vandermeer *et al.* 1991).

Sin embargo, dos años después del huracán se estimó que la hipótesis de la regeneración directa no es del todo co-

recta, es decir, el bosque está haciendo algo variable e intermedio de regeneración secundaria, con muchos individuos de especies pioneras en algunos de los sitios de estudio (Vandermeer *et al.* 1991).

De este modo, siguiendo el modelo de la regeneración directa, una especie - *Vochysia ferruginea* - ha mostrado un comportamiento singular al experimentar una muerte casi total de sus individuos adultos con el huracán, presentando posteriormente una regeneración a través de plántulas presentes en el bosque dañado por el huracán, de tal manera que ha logrado recuperar en los últimos años su abundancia anterior a este fenómeno (Boucher *et al.* 1994, Boucher y Mallona 1997).

Este estudio se realizó debido a la importancia que juega el fenómeno de la herbivoría en los procesos de regeneración de bosques, observando un alto grado de daño causado por herbivoría en plántulas de *V. ferruginea*; la especie maderable más abundante del bosque post-huracanado (Boucher 1997). Los objetivos son: (1) determinar el efecto de la herbivoría foliar natural y artificial en la sobrevivencia y crecimiento, (2) establecer si la herbivoría está relacionada con patrones fenológicos de plántulas, (3) señalar si existe diferencia de la herbivoría en los dos sitios de estudio y (4) evaluar los cambios en la incidencia de la herbivoría en el período de estudio.

Generalidades acerca de *Vochysia ferruginea*

La *Vochysia ferruginea* pertenece a la familia Vochysiaceae, es una especie muy común en el bosque húmedo tropical (B.H.T.) de la Región Autónoma Atlántica Sur (RAAS). Su densidad es muy variable en otros sitios de Mesoamérica, tanto que en Costa Rica

es considerada una especie rara en bosques primarios (Boucher *et al.* 1994).

Esta especie, aunque rara en estado natural, ha tenido excelentes tasas de crecimiento en plantaciones en el norte de Costa Rica y es identificada como una de las 16 especies que presentan excelente potencial para el manejo de bosques secundarios en el Neotrópico (Boucher *et al.* 1994).

A partir del paso del Huracán Juana, *V. ferruginea* experimenta una estrategia de regeneración bastante excepcional, en la cual casi todos los individuos adultos murieron. Este hecho parecía conducir a una extinción local de la especie, pero el restablecimiento de *V. ferruginea* se ve favorecido principalmente por su regeneración excelente a partir de plántulas y vástagos dentro del bosque dañado, hasta recuperar su densidad anterior al huracán (Boucher y Mallona 1997).

Todo indica que la abundancia de *V. ferruginea* está positivamente influenciada por la ocurrencia de eventos de perturbación al bosque, lo cual se ha visto claramente en los cinco años después del huracán, en los cuales esta especie ha tomado ventaja en sitios con condiciones de plena luz a partir del crecimiento rápido de sus plántulas e individuos adultos, igualmente su abundancia se ha incrementado con la colonización de nuevos sitios (Boucher y Mallona 1997). En años recientes se ha notado una disminución en la rapidez con que individuos de clases diamétricas inferiores alcanzan diámetros mayores en esta especie. Sin embargo, este crecimiento en comparación con las demás especies es muy rápido (Boucher 1997b).



Generalidades acerca de la herbivoría

Dirzo (1987) considera que la herbivoría es una interacción del tipo biótica, en la cual el animal actúa aparentemente como consumidor de tejido vegetal para su propio beneficio. Sin embargo, Regös (1988) señala que la herbivoría es el consumo de las partes vivas pero no vitales de la planta. Definir «vitales» puede ser difícil en la práctica.

Los insectos son los principales agentes de daño a las hojas de las especies forestales (Dirzo 1987, Coley 1990, Coley y Barone 1996). La mayoría de este daños se deben a larvas de lepidópteros; el daño siguiente en importancia es causado por patógenos, posiblemente transmitidos por el insecto, menos frecuente es el consumo por herbívoros vertebrados (Dirzo 1987, Coley 1990).

Los herbívoros son especialistas cuando consumen follaje de una especie o grupo de especies en particular, y generalistas cuando consumen follaje de un gran número de especies (Coley 1990). En general, más herbívoros son especialistas, consumiendo follaje de sólo varios géneros hasta una familia o subfamilia (Bernay y Graham 1988).

Las especies pioneras, que dependen de la germinación en claros de luz recién formados, son de rápido crecimiento. Para poder llegar al dosel canalizan su energía para crecer rápidamente y no para crear defensas costosas en sus hojas, a diferencia de su contraparte: las especies persistentes (Coley 1983, Dirzo 1987, Coley 1990, Davison 1993, Coley y Barone 1996). De esta manera, Coley (1983b) encontró que las hojas maduras de especies que colonizan claros de luz son consumidas seis veces más rápido que las hojas de las especies persistentes.

La asignación de compuestos defensivos no sólo varía interespecíficamente, sino entre plantas de la misma especie. Un modelo común de variación en los atributos químicos está relacionado con la edad de la hoja; hojas jóvenes con aparentes menores recursos defensivos son más atacadas por herbívoros que las hojas más maduras (Ernest 1989). La expansión rápida de las hojas jóvenes podría reducir el daño por herbivoría, debido a su corto período de desarrollo y por un rápido empleo de las defensas químicas cuando las hojas son maduras (Aide 1993).

Tanto los herbívoros vertebrados, como los invertebrados, en general prefieren las hojas más jóvenes; el mayor contenido de agua y nitrógeno de éstas puede aumentar las tasas de crecimiento de los insectos lo cual puede ser una de las razones para esta preferencia (Coley 1990). Además, Dirzo (1987) encontró que el nivel de área foliar consumida por herbívoros es similar en plántulas y árboles en «Los Tuxtlas», México.

Según Dirzo (1987), la mayor fuerza generadora de evolución es la

interacción biótica (herbivoría, polinización, etcétera). La existencia de tantas especies tropicales se debe a una compleja repartición de sus nichos; por ejemplo, las especies difieren respecto a condiciones físicas en las cuales crecen mejor (luz, humedad, tipo de suelo). Además, la presión de los herbívoros puede determinar la coexistencia de diferentes especies vegetales, promoviendo diversas defensas en las hojas de las plantas. De esta forma, los herbívoros que pueden vencer algunas de estas defensas, generalmente carecen de la capacidad de vencer otras; de esta forma, diferentes defensas son vulnerables a diferentes conjuntos de herbívoros especialistas. Así, donde hay abundancia y diversidad de herbívoros no permiten la sobreabundancia de una especie vegetal en particular por mucho tiempo (Leigh 1990), cambiando la estructura de la población presente y la de subsecuentes generaciones (Coley 1983a).

La importancia de la herbivoría en la sobrevivencia y la fecundidad de las plántulas aún no es completamente conocida (Coley 1983a, Bernay y Graham 1988). Pero, la defoliación parcial y la herbivoría natural pueden afectar negativamente el crecimiento de las plantas (Aide 1993). De esta manera, estudios en poblaciones de plántulas han mostrado una relación negativa en la sobrevivencia de plántulas que experimentan herbivoría en los primeros días de su establecimiento (Dirzo 1987).

La distribución de defensas entre especies y tejidos de las plantas tiene un significado ecológico y evolutivo en los modelos de consumo y dinámica de la herbivoría (Coley 1983b). Asimismo el grado, al cual diferencias en niveles de herbivoría sobre plantas individuales refleja diversidad en las propiedades de las defensas, influirá en la dirección y velocidad de la selección natural de estas defensas (Coley y Barone 1996).



Tallo de *Vochysia* sp

Además de la colocación de compuestos químicos en las hojas, las plantas han coevolucionado con los insectos herbívoros desarrollando defensas del tipo estructural (espinas y pelos), y ecológicas: como es el caso de los mutualismos entre la planta y un insecto que defiende a la planta del posible ataque de otros herbívoros (Vandermeer y Perfecto 1995), como en el caso de algunas especies que poseen nectarios extraflorales en sus hojas, con los cuales atraen hormigas que defienden estas hojas (Aide 1993). Otros tipos de defensa de las plantas son las fenológicas (Coley y Barone 1996), como la producción de hojas en el momento de menor abundancia de herbívoros, la producción sincrónica de hojas y la rápida expansión de éstas (Aide 1993).

MÉTODOS

Sitios de Estudio

El estudio se realizó en el B.H.T. posthuracanado de la Costa Atlántica de Nicaragua, seleccionando dos sitios: La Bodega (Lat.11° 52' N., Long.83° 58' W., Elevación 10-12 msnm.), y La Unión (Lat.12° 5' N. 83° 53' W., Elevación 10-20 msnm), (ver figura). La temperatura media anual es de 26°C, evaporación anual 1332.4 mm (INDER 1991). La Zona de vida según el sistema de clasificación de Holdridge es de Bosque Húmedo Tropical Siempre Verde de Bajura.

Metodología

En el sitio La Bodega se muestrearon plántulas en dos transectos permanentes de 100m x 10m (establecidos por Vandermeer *et al.* 1988); y en el sitio La Unión en una parcela de (30m x 10m), establecida por Vandermeer y Perfecto (1994).

Todas las plántulas de *V. ferruginea* dentro de los transectos y parcelas han sido identificadas y etiquetadas, previamente y durante este estudio (en el caso de reclutas), conjuntamente con los trabajos de investigación del Dr. Boucher. Posteriormente se evaluaron todas las hojas de los individuos muestreados exceptuando los dos primordios foliares (por el hecho que en estos generalmente no estaban completamente extendidas, lo que dificulta la estimación visual), en base a una categoría de herbivoría foliar. Para efectuar la evaluación se utilizaron las siguientes categorías:

CATEGORIAS	PORCENTAJE DE AFECTACION DE LA HOJA
0	0
1	0.1-25
2	25.1-50
3	50.1-75
4	+75

Debido a que el número de plántulas de *V. ferruginea* encontradas en ambos sitios fue similarmente alto se consideró que utilizar transectos y parcelas de diferentes tamaños no influiría en los resultados.

Para considerar a un individuo como plántula se utilizó el criterio que emplea Boucher *com. per.* 1997a, es decir, si ésta no presenta ramificaciones laterales; se excluyeron del muestreo las plántulas que hicieran la transición a la forma de árbol durante el período de estudio (plántulas con una ramificación lateral).

El índice de daño para cada plántula se calcula mediante la siguiente fórmula:

Índice de herbivoría =
Sumatoria de categorías de herbivoría
para cada plántula

Número de hojas por cada plántula.

Además, para evaluar su crecimiento se midieron las alturas de cada plántula en los cinco períodos.

Paralelamente se establecieron experimentos de campo, en dos parcelas de 20m x 20m, donde realicé manipulaciones de herbivoría foliar utilizando una podadora manual en tripletas de plántulas cercanas entre sí y de aproximadamente el mismo tamaño. En cinco réplicas por sitio, a las cuales se aplicó dos tratamiento de herbivoría foliar artificial en todas las hojas de la copa exceptuando los dos primeros primordios foliares, con esto se determinó el comportamiento de las plántulas a diferentes niveles de herbivoría. El primer tratamiento es de 50% y 75% de afectación fue iniciado en marzo 1996 y el segundo tratamiento fue de 75% y 95% iniciado en enero 1997.

Para el análisis de datos se emplearon tablas de contingencia de RxC, con una prueba estadística de Chi-cuadrado, para los individuos que fueron muestreados en los transectos, así como para la fase experimental de herbivoría, para calcular si los diferentes niveles de herbivoría producen diferencias en las sobrevivencia y mortalidad, de esta forma se calculó la relación entre diferentes niveles de herbivoría y la condición viva o muerta en las plántulas.

Un análisis de correlación simple fue utilizado para determinar si diferentes niveles de herbivoría se correlacionan con diferentes tasas de crecimiento en las plántulas que sobreviven. En esta prueba se correlacionaron el daño total de herbivoría por individuo (índice de herbivoría promedio para los cinco registros vs. crecimiento por individuo promedio para los cinco registros). Otras correlaciones fueron practicadas para comparar las variables promediadas de Altura (ALT), Número de hojas (NH), Diámetro a la Base (DaB), para los cinco registros.

Un Análisis de Varianza (ANOVA), de «medidas repetidas» fue aplicado, para determinar si existe diferencia en el nivel de herbivoría entre sitios del bosque. Este tipo de ANOVA es igual en su planteamiento matemático a una ANOVA común; la diferencia entre ambas está en la forma de manejar los datos, para el caso de mi investigación utilicé los promedios

de IDH entre las cinco mediciones por cada plántula y no los datos individuales de cada mes, porque éstas no son mediciones independientes sino «mediciones repetidas» de los mismos individuos en el tiempo (Krebs, 1999). Si hubiera comparado los IDH como si fueran mediciones independientes, tendría 5 veces más mediciones, pero serían

«pseudo-replicaciones», no repeticiones verdaderas y el análisis de varianza no daría resultados correctos. Pero tomando los promedios se elimina el problema de la pseudoreplicación ya que sólo hay un número para cada plántula (y las plantas individuales pueden considerarse como repeticiones independientes), (Cuadros 1 y 2).

Cuadro 1. Hoja de cálculo mostrando la forma que se promedian los datos de herbivoría natural (IDH), para realizar el análisis de ANOVA de “medidas repetidas”.

	A	B	C	D	E	F	G
1	Sitio	IDHmarzo96	IDHmayo96	IDHenero97	IDHmarzo97	IDHagosto97	IDHProm.
2	La Unión	0.9047	1.5	1.25	1.5714	0.4285	1.1309
3	La Unión	0.8	1.2727	0.8947	0.5833	1.4615	1.0024
4	La Unión	0.647	1.2307	0.7692	1.1666	1.3333	1.0293
5	La Unión	1.375	1.2727	1.0625	1	0.6666	1.0753
6	La Unión	1.2307	1	1.3529	0.9411	0.66	1.0368
7	La Bodega	0.6428	0.6842	0.625	0.5789	1.6666	0.8395
8	La Bodega	1	0.6428	1.25	1.5714	1.0769	1.1080
9	La Bodega	1.3529	0.6842	1.0588	1.4615	1.0588	1.1232
10	La Bodega	0.9411	0.625	0.75	1.25	1	0.9132
11	La Bodega	0.66	1.25	1.6666	0.9411	1.3529	1.1741

Cuadro 2. Hoja de cálculo con los promedios de IDH para cada sitio, una vez ordenados los datos de esta forma se realiza el análisis de ANOVA de “medidas repetidas”.

	A	B
1	IDH prom. Sitio La Unión	IDH prom. Sitio La Bodega
2	1.1309	0.8395
3	1.0024	1.1080
4	1.0293	1.1232
5	1.0753	0.9132
6	1.0368	1.1741

Fueron practicados análisis de Covarianza para determinar si los índices de herbivoría (IDH, variable independiente), difieren significativamente con el mes de muestreo; para este análisis se hizo un archivo de datos con los valores

del IDH en forma «Stacked», es decir, todos los datos para los cinco registros en una misma columna, y el mes de muestreo indicado en la otra columna. El mes fue expresado numéricamente, es decir, cambiando marzo 96 a 963 (este nuevo

valor representa en sus dos primeros dígitos el año de nuestro «96» y el tercer dígito es el mes de muestreo), mayo 96 a 965, enero 96 a 971, marzo 97 a 973, agosto a 978. Esta «conversión» numérica me permite realizar el análisis.

Cuadro 3. Forma de organizar los datos para practicar el análisis de Covarianza, nótese la variable fecha-numérica la cual representa los períodos de muestreo.

	A	B	C
1	Sitio	IDH	Fecha-Numérica
2	La Unión	1.1333	963
3	La Unión	1	963
4	La Bodega	1.15	963
5	La Bodega	0.8181	963
6	La Unión	0.8	965
7	La Unión	1.6923	965
8	La Bodega	0.3	965
9	La Bodega	1	965
10	La Unión	0.4615	971
11	La Unión	2	971
12	La Bodega	0.5	971
13	La Bodega	2	971
14	La Unión	1.0769	973
15	La Unión	0.8	973
16	La Bodega	0.7142	973
17	La Bodega	1.6842	973
18	La Unión	1.2222	978
19	La Unión	0.8557	978
20	La Bodega	1	978
21	La Bodega	0.7142	978

RESULTADOS

Herbivoría vs. Sitio

Todos los análisis se han realizado uniendo los datos de ambos sitios de estudio (La Unión y La Bodega), analizándolos como si fueran un único sitio, ya que, como se muestra más adelante, no existe diferencia en el patrón de herbivoría para ambos sitios.

Se utilizó el análisis de varianza (ANOVA), del tipo «medidas repetidas», para determinar si la herbivoría varía entre los dos sitios del bosque. El ANOVA mostró que no existe diferencia significativa de los niveles de herbivoría entre los sitios La Bodega y La Unión ($F=0.4097$, $gl=107$, $P= 0.5235$), y fue realizado con el software estadístico JMP-IN, Versión 3.



Chaftlán de Vochysia sp

Herbivoría vs. Mortalidad

Herbivoría natural. Aplicando la prueba estadística de Chi-cuadrada se determinó que no existe diferencia entre los tamaños de clases de los IDH de marzo 1996, contra la condición vivo o muerto de las plántulas en enero 1997 ($\chi^2 = 2.55$, $gl = 3$, $P < 0.05$), (Ver cuadro 4), el análisis fue practicado nuevamente sobre las mismas plántulas, utilizando los IDH de enero 97 y comparándolos con la condición viva o muerta en agosto 97, determinando que no existe diferencia significativa ($\chi^2 = 6.4573$, $gl = 3$, $P < 0.05$), (Ver Cuadro 5).



Cuadro No. 4. Valores de los índices de herbivoría (marzo 1996), categorizados en tamaños de clases y los números de individuos vivos y muertos en enero 1997 (Frecuencia Observada, FO) ante estos niveles «iniciales» de herbivoría, así como la Frecuencia Esperada (FE).

Condición/ Índices	0-0.49	0.5-1	1.01-1.5	+1.5	Totales
Vivos FO FE	8 (6.2814)	54 (56.5333)	36 (36.1185)	8 (7.0666)	106
Muertos FO FE	0 (1.7185)	18 (15.4666)	10 (9.8814)	1 (1.9333)	29
Totales	8	72	46	9	135

Cuadro No. 5. Valores del índice de herbivoría (enero 1996), categorizados por tamaño de clase y los números de individuos vivos y muertos en el mes de agosto 1997 (Frecuencias Observadas, FO), así como sus frecuencias Esperada (FE)

Condición/ Índices	0-0.49	0.5-1	1.01-1.5	+1.5	Totales
Vivos FO FE	10 (12.25)	67 (64.75)	28 (27.125)	14 (14.875)	119
Muertos FO FE	4 (1.75)	7 (9.25)	3 (3.875)	3 (2.125)	3
Totales	10	74	31	17	136

Cuadro No. 6. Niveles de daño artificial realizado en marzo 1996 y la condición vivo o muerto de las plántulas en enero 1997 (Frecuencias Observadas, FO), así como su frecuencia Esperada (FE).

Condición/Daño	Testigo	50%	75%	Totales
Vivo FO FE	6 (5)	4 (5)	5 (5)	15
Muerto FO FE	4 (5)	6 (5)	5 (5)	15
Totales	10	10	10	30

Cuadro No. 7. Niveles de daño artificial realizado en enero 1997 y la condición viva o muerta de las plántulas en agosto 1997 (Frecuencia Observada, FO), así como su Frecuencia Esperada (FE).

Condición/Daño	Testigo	75%	95%	Totales
Vivo FO FE	10 (9.6666)	10 (9.6666)	9 (9.6666)	29
Muerto FO FE	0 (0.3333)	0 (0.3333)	1 (0.3333)	1
Totales	10	10	10	30

Herbivoría artificial. Por otro lado, las manipulaciones de herbivoría artificial con niveles de 50% y 75% realizadas en marzo 1996, al igual que en la «herbivoría natural», permite determinar que no existe estadísticamente una diferencia entre los niveles de daño artificial y la condición viva o muerta ($\chi^2 = 0.8$, $gl = 2$, $P < 0.05$), (Ver cuadro 6); también se estableció que las plántulas sometidas a los niveles de daño de 75%, 95% practicados en enero 97 no presentaron diferencia significativa con la condición viva o muerta de las plántulas en agosto 97 ($\chi^2 = 2.7011$, $gl = 2$, $P < 0.05$), (Ver cuadro 7).



Herbivoría vs. Crecimiento

Para determinar la influencia de la herbivoría en el crecimiento de plántulas de *V. ferruginea* se realizó una correlación simple con el promedio aritmético entre los índices de herbivoría de los cinco períodos (desde marzo 96 hasta agosto 97), y el crecimiento en este mismo tiempo de estudio, obteniendo que no existe correlación lineal entre ambas variables ($r = -0.1225$, $P < 0.05$).

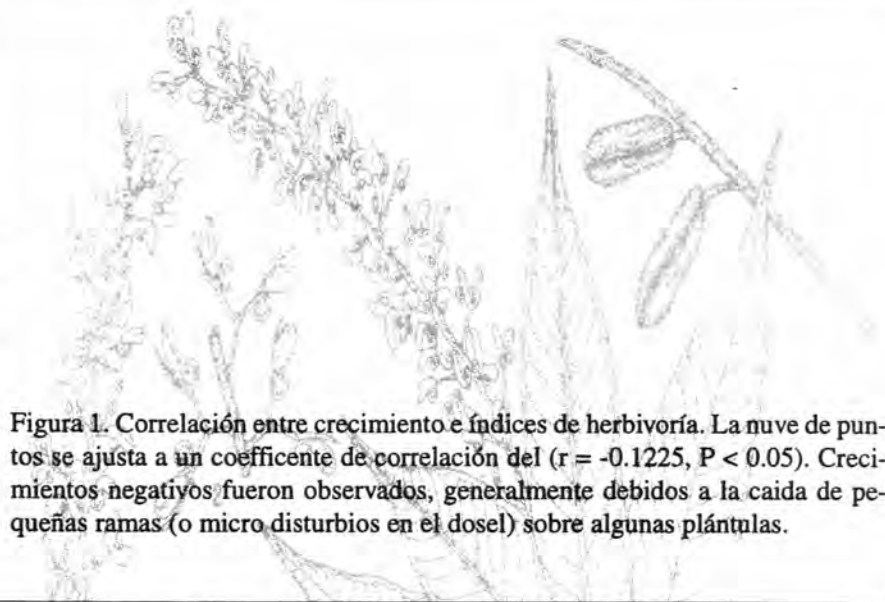
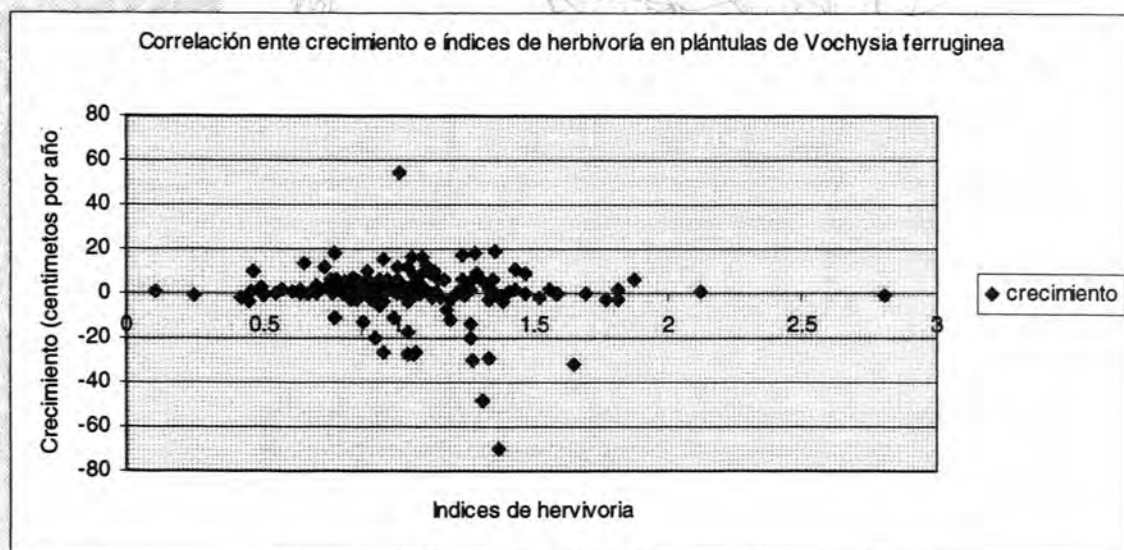


Figura 1. Correlación entre crecimiento e índices de herbivoría. La nube de puntos se ajusta a un coeficiente de correlación del ($r = -0.1225$, $P < 0.05$). Crecimientos negativos fueron observados, generalmente debidos a la caída de pequeñas ramas (o micro disturbios en el dosel) sobre algunas plántulas.



En la figura 1 puede ser apreciada la tendencia general "a no crecer" en condiciones de sotobosque sombreado, que la mayoría de especies pioneras y secundarias de BHT experimentan en su estado de plántula, algo que fue apreciado por Brokaw (1985) quien definió en forma diferente estos gremios. El coeficiente de correlación obtenido es casi cero. Crecimientos negativos fueron observados, generalmente debidos a la caída de pequeñas ramas (o microdisturbios en el dosel) sobre un grupo reducido de plántulas, esto puede resultar en un proceso de gran im-

portancia para la sobrevivencia de plántulas (Clark 1990).

Correlaciones simples fueron aplicadas para la parte de herbivoría artificial con los experimentos de 50%, 75% de daño artificial, obteniendo que no existe correlación estadística entre las variables de daño artificial y el crecimiento entre los meses de marzo 96 a enero 97 ($r = -0.2660$, $P > 0.05$), lo mismo se encontró en el experimento de 75% y 95% de daño artificial al correlacionarlos con el crecimiento de las plántulas desde enero 97 hasta agosto 97 ($r = 0.1473$, $P > 0.05$).



Herbivoría vs. Fenología de *Vochysia ferruginea*

Para determinar aspectos relacionados con la fenología de *V. ferruginea* se aplicaron correlaciones simples entre las variables de ALT, DaB, NH, IDH de los cinco registros (marzo 96, mayo 96, enero 97, marzo 97, agosto 97), pero esta vez fueron utilizados un promedio para todos los registros en cada variable de ambos sitios. Los resultados se muestran en el cuadro 8. Estos análisis fueron realizados con el software estadístico JMP-IN, Versión 3.

Cuadro No. 8. Correlaciones entre las variables ALT, DaB, NH, IDH promediadas para los períodos de las fechas de muestreo. La única correlación significativa fue naturalmente para Altura Vs. DaB ($r=0.7216$, $P>0.05$).

Variable	IDH-prom	HN-prom	Alt-prom	Dab-prom
IDH-prom	1.000	0.0245	0.2373	0.1587
HN-prom	0.245	1.0000	0.3738	0.3738
Alt-prom	0.2373	0.3738	1.0000	0.7216
DaB-prom	0.15	0.3738	0.7216	1.0000



Herbivoría vs. Tiempo

Para determinar si la herbivoría varía con el mes de muestreo se empleó un análisis de Covarianza; el resultado ($F=6.9025$, $gl=334$, $P=0.0092$) indica que el mes de muestreo tiene un efecto estadísticamente significativo; es decir, el índice de herbivoría ha aumentado con el tiempo. Este análisis fue realizado con el software estadístico JMP-IN, Versión 3.



DISCUSION

Herbivoría vs. Sitio

La comparación de los datos muestra que no existe diferencia en el nivel de daño causado por herbivoría entre los dos sitios de estudio. Esto se justifica por las condiciones bastantes homogéneas que presenta el BHT después del paso del huracán Juana. Además, es de esperar un patrón similar de este fenómeno en dos sitios del mismo bosque y que se encuentran en la misma categoría de zona de vida según Holdridge.

La similitud en el patrón de herbivoría para plántulas de *V. ferruginea* es reforzado por las conclusiones de Dirzo (1987), quien realizó una comparación en el nivel de daño causado por herbívoros en cinco bosques tropicales, observando una variación mínima en los niveles de daño entre ellos. Lo anterior muestra un patrón de la herbivoría que tiende a la similitud en el nivel de daño.



Herbivoría vs. Crecimiento y Mortalidad

Los resultados indican que el efecto de la defoliación por parte de los herbívoros no determina una mortalidad y crecimiento en las plántulas en un período de un año y medio.

Aunque la herbivoría natural sea mínima es de esperar un efecto en el crecimiento y la mortalidad; puesto que las plántulas se encuentran en el sotobosque en condiciones de sombra característica de bosques en regeneración, esto propicia un estado próximo al de latencia en el cual las plántulas alcanzan a recibir cantidades de luz que les permite un crecimiento mínimo cuando éstas esperan un claro para crecer (Brokaw, 1985). En estas condiciones, una porción de hoja consumida representa una sustracción importante de la energía fotosintética necesaria para crecer y resistir "el ataque", pero lo ocurrido fue que el daño de la herbivoría natural no determinó patrones de crecimiento y sobrevivencia en las plántulas.

Por lo tanto, debido a que el daño por herbivoría natural es baja (25% aproximadamente), éste no conduce a las plántulas a una producción fotosintética

bajo el punto de compensación de la luz, de haber ocurrido lo contrario era de esperar que las plántulas tendrían mayor mortalidad asociada a la herbivoría a corto plazo.

El nivel de daño de herbivoría natural en plántulas de *V. ferruginea* es de aproximadamente 25%, este resultado concuerda con los de Dirzo (1987), quien en sus trabajos a nivel comunitario en plántulas de varias especies en la estación biológica "Los Tuxtlas", México, encontró una variación en el nivel de herbivoría en un rango de 20-30 %, el cual es similar al rango global que he estimado.

En el caso de la herbivoría artificial, el nivel de daño realizado en marzo 96 alcanza grados de defoliación alta, pero, las plántulas, sorprendentemente, no presentaron una mortalidad a estos niveles de daño, por lo que en el mes de enero 97 se aumentó el nivel de daño a 75%, 95%, pero, contra todas expectativas, las plántulas no presentaron una mortalidad asociada con los niveles de daño. Deducción permite inferir que las plántulas resisten este daño alimentándose de los compuestos nutritivos almacenados en su tallo y mediante la realización del proceso de fotosíntesis posteriormente al daño por herbivoría artificial.

Herbivoría vs. Fenología de *Vochysia ferruginea*

La herbivoría no está relacionada con las características fenológicas de *Vochysia ferruginea* que pueden ser un "atractivo" para el herbívoro, como son el número de hojas, tamaño y grosor de la plántula. De esta forma se garantiza una estrategia en la cual tanto una plántula pequeña con pocas hojas y posiblemente próxima a morir y otra robusta y con buen número de hojas, sanas y con suficientes compuestos anti-herbívoros, tengan posibilidad



© 1998 MISSOURI BOTANICAL GARDEN

des similares de ser consumidas por los herbívoros. Así, la herbivoría se "reparte" y las plántulas más viables para regenerarse a partir de un claro tendrán menores probabilidades de ser consumidas y crecerán. Resultando esta regeneración natural en una *estrategia de regeneración poblacional* contra los herbívoros (Coley, 1983b).

Herbivoría vs. Tiempo

El nivel de la herbivoría no manifiesta diferencia entre los períodos de muestreo, es decir, que la herbivoría aumentó. Un patrón de variación de la herbivoría en el tiempo fue encontrado en los trabajos de Coley (1983a). El hecho que la herbivoría en plántulas de *V. ferruginea* aumente con el tiempo puede explicarse de dos formas:

1. Simplemente, una acumulación de la herbivoría debido a una baja tasa de recambio de hojas.
2. Un aumento de las poblaciones de herbívoros.

A partir de mis datos, me es posible discutir acerca del primer aspecto: Efectivamente, la tasa de cambio de hojas en las plántulas fue baja (observación personal), lo que determina que el daño aumente, debido a que las hojas tienen mayor daño acumulado en el tiempo a causa de mayores exposiciones de la herbivoría; por tanto, las plántulas presentaron en las hojas viejas mayor cantidad de daño acumulado (Ruiz 1996).

Para la segunda explicación: Se ha reportado un aumento en las poblaciones de herbívoros y por consiguiente en la actividad de la herbivoría durante las primeras semanas de la estación lluviosa (Coley 1983a, 1990, Aide 1993). Esto ocurrió a la par que la producción de hojas alcanza un pico a comienzo de esta estación (Leigh y Windsor 1990). La dualidad entre ambos proce-

dos claramente expone que a mayor cantidad de hojas habrán mayores "bancos" de alimento para las poblaciones nacientes de herbívoros, lo cual difiere con el punto 8.2 de mi discusión, pero debe considerarse que los trabajos de Coley (1983a), (1990), Leigh y Windsor (1990) se han realizado en muestreos masivos de especies en el bosque de la Isla de Barro Colorado y los resultados de esta investigación muestran un patrón único para plántulas de *V. ferruginea* en el cual la herbivoría no está asociada con la característica fenológica: número de hojas.

Vochysia ferruginea en el proceso de regeneración del bosque de la RAAS

Han pasado nueve años después del huracán. En la actualidad, el bosque ha regenerado presentando dos doseles. El primero es muy difuso, puesto que se formó a partir de los rebrotes de troncos que soportaron de pie el huracán y está a una altura de entre 15 y 25 m; el segundo dosel es muy denso, está a 10 m de altura y se formó a partir de la regeneración de plántulas y rebrotes de troncos caídos, troncos quebrados de la base, vástagos y por dispersión (Vandermeer *et al.* 1997).

Es importante recordar la estrategia de regeneración excepcional que mostró *V. ferruginea* después del paso del huracán. En la actualidad, *V. ferruginea* se encuentra grandemente representada por árboles en ambos doseles. El crecimiento de árboles en el dosel superior es bastante rápido (Boucher 1997c). Pero, ¿qué ocurre con las plántulas de esta especie actualmente? Considero de gran importancia ambos doseles en el estado actual de la regeneración de sus

plántulas, puesto que están actuando como una barrera que evita que amplios niveles de luz lleguen al sotobosque impidiéndoles crecer, a diferencia de como lo hicieran después del huracán cuando crecieron aprovechando las condiciones plenas de luz. Así, la falta de buenas cantidades de luz para crecer propicia que las plántulas se acerquen a un estado de latencia caracterizado por bajas tasas de crecimiento y alta tasas de mortalidad.

De esta forma, como lo muestran mis resultados, el efecto de la herbivoría sobre el crecimiento y la mortalidad de plántulas de *V. ferruginea* no es el principal factor que determina la presencia de sus plántulas las cuales esperan su regeneración a partir de la formación de un claro, sino que, como lo muestran algunas investigaciones (Vandermeer *et al.* 1990, 1991, 1996, 1997, Yih *et al.* 1991), es el proceso de regeneración general del bosque lo que determina que muchas de las plántulas que actualmente están el sotobosque mueran en un futuro cercano.



De esta forma, el primer período de desarrollo post-huracán, caracterizado por el establecimiento de nuevos individuos, tasas de crecimiento elevadas y condiciones de amplia luz, ha concluido. El bosque está entrando en una segunda fase, caracterizada por altas densidades de poblaciones, el autorraleo y los aumentos de tasa de mortalidad, particularmente entre los vástagos y plántulas que ahora se encuentran en una sombra bastante densa (Boucher 1997b).

Como consecuencia de la regeneración natural del bosque es posible que la población de *V. ferruginea* comience a «dividirse» en dos grupos. De un lado, los individuos pequeños, que se encuentran sombreados (es decir, las plántulas y vástagos), tendrán tasas de mortalidad elevadas y tasas de crecimiento casi nulas. Van a quedarse sin crecer hasta ser árbol, y una buena porción de ellos van a morir cada año. Con el tiempo, este grupo va a presentar una disminución muy notoria. Del otro lado, los individuos que tienen suficiente altura para recibir la luz (árboles pequeños, medianos y especialmente los grandes) siguen creciendo a tasas bastante elevadas comparándolas con las otras especies (Boucher 1997b).



CONCLUSION Y RECOMENDACION

Puesto que la *Vochysia ferruginea* crece muy bien en condiciones de amplia iluminación, es de esperar que ésta mostraría altos niveles de daño en su intento de canalizar la mayor parte de su energía para crecer y no para asignar defensas químicas en sus hojas que la proteja de los herbívoros; en general, la teoría de la herbivoría hipotetiza y explica ampliamente lo anterior. Lo observado en el campo es que la herbivoría foliar en *V. ferruginea* fue baja, quizá por su capacidad de crecer en la sombra del bosque cuando es vástago y arbusto, por lo cual presenta un cierto grado de tolerancia a la herbivoría.

La herbivoría natural en plántulas fue baja (aproximadamente 10%), aunque evidenció acumularse con el tiempo como producto de una baja tasa de cambio de hojas. Los experimentos de herbivoría artificial con los niveles de daño de 50%, 75%, 95% mostraron que las plántulas son capaces de soportar defoliaciones casi totales posiblemente a partir de la regeneración rápida de sus hojas una vez que el daño extremo fue realizado, lo cual evidencia una resistencia a la herbivoría bastante excepcional. Esta capacidad de resistir niveles tan altos demuestra que *V. ferruginea* no sólo se adapta a disturbios a gran escala como huracanes o actividades humanas, sino que también a la herbivoría que es un disturbio a micro escala.

La fenología de plántulas no guardó relación con la herbivoría, esto evidencia que la herbivoría ocurre independientemente del tamaño, grosor, altura de la base o número de hojas; de esta forma, los herbívoros no tienen preferencia por plántula alguna, así que el consumo de éstas está condicionado por

el hecho de que una plántula sea encontrada por un herbívoro.

Los daños causados al bosque por el huracán Juana en 1998, evidentemente propiciaron excelentes condiciones lumínicas para que las plántulas de *V. ferruginea* crecieran hasta recuperar en los últimos años su abundancia anterior a este fenómeno. Hoy día, el bosque se ha regenerado, creciendo hasta presentar dos doseles claramente distinguibles los cuales están actuando como una barrera que impide la penetración de amplios niveles de luz al sotobosque. Por lo anterior es posible que la principal causa de mortalidad y reducción del crecimiento de las plántulas en esta especie sea la falta de luz y no el daño causado por herbivoría, al menos en el período de esta investigación.

Recomiendo realizar mediciones de intensidades lumínicas con el instrumento LYCOR 2000 sobre plántulas de *V. ferruginea* y comparar estas mediciones lumínicas con patrones de crecimiento, mortalidad y herbivoría, así se establecerá si es la luz el factor que determina la presencia de plántulas en el sotobosque.

La dinámica de regeneración del bosque a partir de claros juega un papel muy importante en la estructuración del bosque, es por ello que recomiendo realizar una comparación de la herbivoría artificial en plántulas de *V. ferruginea* en dos ambientes: 1) en un claro de luz realizado artificialmente en el bosque y 2) en el sotobosque sombreado, así se recreará experimentalmente las condiciones de apertura del dosel, similar a lo que ocurrió después del huracán Juana, además, que podrán compararse las respuestas de plántulas en ambos ambientes.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco con especial énfasis al Dr. Douglas H. Boucher, tutor de mi tesis de Licenciatura. A Manuel Silva, asesor de la misma, y a Miguel Franco quien aportó valiosos comentarios a la metodología. A John Vandermeer, Ivette Perfecto, Iñigo de la Cerda, mis asesores académicos y amigos. A todos los participantes de los cursos de campo para estudiar el bosque huracanado entre los años 1995-1998. Al Centro de Investigación y Documentación de la Costa Atlántica (CIDCA/UCA), por el soporte económico a este trabajo a partir de la minibeca para investigación 96-06. A John Vandermeer por su apoyo a partir de su beca de National Science Foundation. A Noreen Withe, Virgilio Rivera, David Bradford y Bernardine Dixon y a todo el personal de CIDCA/UCA en Bluefields y Managua por prestarme toda su atención y ayuda cuando más los necesité. A los que confían en mí, ellos son mi mayor motivación. A las cosas pequeñas que parecen sencillas.

BIBLIOGRAFIA

- Aide T. M. 1993. «Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community». *Ecology* 74(2):455-466.
- Bernays E., M. Graham. 1988. «On the evolution of host specificity in phytophagous arthropds». *Ecology* 69:886-892
- Boucher, D. H. 1997a. Comunicación Personal. Biology Department, Hood College and Appalachian Environmental Laboratory, University of Maryland, USA.
- . 1990. «Growing back after hurricanes». *BioScience* 40:163-166.
- , J. Vandermeer, M. Mallona, N. Zamora, I. Perfecto. 1994. «Resistance and resilience in directly regenerating rain forest: Nicaraguan trees of Vochysiaceae after the Hurricane Joan». *Forest Ecology and Management* 68:1-10.
- , M. A. Mallona. 1997. «Recovery of the rain forest tree *Vochysia ferruginea* over five years following Hurricane Joan in Nicaragua: preliminary population projection matrix». *Forest Ecology and Management* 68:127-136.
- , 1997b. «Crecimiento del palo de mayo (*Vochysia ferruginea*) en el bosque huracanado de Nicaragua». *Wani* 21:16-20.
- Brokaw N V. 1985. «Treefalls, Regrowth, and Community Structure in Tropical Forest». En: T. Pickett & White P. S. (Eds) *The ecology of natural disturbances and patch dynamics*. Academic Press Inc., Orlando. pp. 53-69.
- Clark D. A. 1990. «The role of disturbance in the regeneration of neotropical moist forest». In Bawa K. S & Hadley M. (eds.) *Reproductive ecology of tropical forest plant*. MAB series, vol 7. UNESCO, Paris.
- Coley P. D. 1983a. «Intraspecific variation in two tropical tree species». *Ecology* 64(3):426-433.
- . 1983b. «Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest». *Ecological Monographs* 53(2) 209-233.
- , 1990. «Tasas de herbivorismo en diferentes árboles tropicales». En: *Ecología de un bosque tropical*. Editorial Presencia Limitada. Bogotá, Colombia. Pag. 191-199.

POR LA UNIDAD EN LA DIVERSIDAD

AUTONOMIA



El periódico de las Regiones Autónomas de Nicaragua

BIBLIOGRAFIA

- , J. A. Barone. 1996. «Herbivory and plant defenses in tropical forest». *Annual. Rev. Ecol. Syst.* 27: 305-335.
- Cortez Domínguez, G., R. Fonseca López. 1988. *El ojo maldito*. Managua, Nicaragua, Editorial Nueva Nicaragua. 251 pp.
- Davison D. 1993. «The effect of herbivory and granivory on terrestrial plant succession». *Oikos* 68:23-35.
- Dirzo R. 1987. «Estudio sobre interacciones planta herbívoros en Los 'Tuxtlas' « Veracruz. *Biología Tropical* 35, Suplemento 1.
- Ernest K. 1989. «Insect herbivory on a tropical understory tree. Effect of leaf age and habitat». *Biotropica* 21(3):149-199.
- Frangi, J. L. and Lugo, A. E. 1991. «Hurricane damage to a flood plain forest in the Luquillo Mountains of Puerto Rico». *Biotropica* 23: 324-335.
- Grime J. P. 1977. «Control of Forest growth and distribution on wet tropical mountain: with special reference to mineral nutrition». *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:83-107.
- Grime J. P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester.
- Herbert D. A., J. H. Fownes, P. M. Vitousek. 1999. Hurricane to a Hawaiian forest: nutrient supply rate affects resistance and resilience. *Ecology* 80 (3):908-920.
- INDERA. 1991. «Diagnóstico de los recursos naturales no renovables». En: *Generalidades sobre la Costa Atlántica* Vol II. Pag. 9-14.
- Krebs C., J. 1999. *ECOLOGICAL METHODOLOGY*. Benjamin/Cummings. California. U.S.A. 340-369.
- Leigh E. Jr. 1990. «¿Por qué hay tantos árboles tropicales?». En: *Ecología de un bosque tropical*. Editorial Presencia Ltda. Bogotá, Colombia. Pag. 75-97.
- Leigh E. Jr., D. M. Windsor. 1990. «Producción del bosque y regulación de consumidores primarios de la isla Barro Colorado». En: *Ecología de un bosque tropical*. Editorial Presencia Ltda. Bogotá, Colombia. Pag. 179-190.
- Regös J. 1988. «Ecología del herbivorismo en los trópicos». En: *Introducción a la Ecología tropical*. Capítulo No. 2, Editorial ?. Managua, Nicaragua. Pag. 136-140.
- Ruiz J. 1996. «Respuestas de plántulas de tres especies de bosque primario al nivel y tipo de ataque de herbivorismo folivolo». En: *Informe del curso de Biodiversidad de CIDCA (Nicaragua)*. Pag. 52-53.
- Vandermeer J, N. Zamora, K. Yih, D. H. Boucher. 1990. «Regeneración inicial en la Selva Tropical de la Costa Atlántica de Nicaragua después de los efectos destructivos del huracán Juan». *Biología Tropical* 38:347-359.
- , I. Perfecto . 1991. «Los bosques costeros tres años después del huracán». *Wani* 11:78-103.
- , I. Perfecto. 1995. «The rain forest is neither fragile nor estable. En: *Breakfast of biodiversity: The truth about rain forest destruction*. Inst. Food and Development Policy, Capítulo No. 2, 19-38 pag.
- , I. G.-de la Cerda e I. Perfecto. 1996. «Introducción al curso y los estudios ecológicos en la RAAS». En: *Informe del curso de Biodiversidad de CIDCA (Nicaragua)*, Pag. 5.
- , I. G. - de la Cerda, I. Perfecto. 1997b. «La Recuperación del bosque continúa en la RAAS. *Wani* 20:38-45.
- Walker L. R.. 1991. «Tree Damage and Recovery from Hurricane Hugo in Loquillo Experimental Forest, Puerto Rico». *Biotropica* 23 (4a):379-385
- White P. S. 1979. «Pattern Process and natural disturbance in vegetation». *Botanical Review* 45:229-299
- White P. S., S. T. Pickett. 1985. «Natural disturbance and patch dynamics: an introduction». En: S. T. Pickett & White P. S. (Eds) *The ecology of natural disturbances and patch dynamics*. Academic Press Inc., Orlando. pp 3-13.
- Whitmore T. C. 1999. *An Introduction to tropical rain forest*. Clarendon Press, Oxford.
- Yih K., D. H. Boucher, J. H. Vandermeer, y N. Zamora. 1991. «Recovery of the rain forest of southeastern Nicaragua after destruction by hurricane Joan». *Biotropica* 23:106-113.