

Herbivoría foliar en la mortalidad y establecimiento de almendro (*Dipteryx oleífera* Benth) y palo de mayo (*Vochysia ferruginea* Mart.) en Bluefields, RAAS

Leonardo Martínez

Universidad de las Regiones Autónomas de la Costa Caribe Nicaragüense (URACCAN)-Bluefields.

Después de la etapa de semilla, la plántula es la fase más crítica del ciclo de vida de las plantas (Osunkoya *et al.* 1993), por presentar un sistema radicular y foliar pequeño y recién desarrollado, que puede fácilmente ser afectada en forma negativa por diversos factores físicos y biológicos del ambiente (Figueroa 2000).

En esta investigación nos enfocamos en las predicciones sobre efectos de distancia y densidad de la teoría Janzen (1970) & Connell (1971), la cual sugiere que en los bosques tropicales las plántulas de árboles al encontrarse agregados o cerca del árbol madre o adulto coespecífico sufren una alta mortalidad debido al ataque continuo de herbívoros específicos. En general, los daños causados por herbívoros son influyentes en la mortalidad y/o sobrevivencia de plántulas en bosques tropicales; existe una estrecha relación entre la distancia y densidad de plantas juveniles con respecto al árbol reproductor y los niveles de daños causados por animales, tal y como lo predice el modelo Janzen (1970) & Connell (1971). Por otro lado, el efecto de distancia-densidad impide que algunas especies se vuelvan dominantes, permitiendo de esa manera que otras especies puedan establecerse en los espacios intermedios. La teoría se aplica generalmente a muchas especies e intenta explicar el paradigma de la diversidad en los trópicos. Esta teoría tiene otras predicciones que en esta investigación no se evalúan.

No obstante, en esta investigación no se trató de determinar el agente causal de la herbivoría y las enfermedades, sólo el efecto de estos daños en el establecimiento de estas

dos especies tropicales. Esta información nos ayudará a comprender cómo el almendro (*D. oleífera*) y el palo de mayo (*V. ferruginea*) afrontan el herbivorismo en dos bosques tropicales del municipio de Bluefields. El estudio del impacto de la herbivoría natural sobre las especies en estudio se justifica por la necesidad de conocer la dinámica de las poblaciones vegetales en estudio, para tomar mejores decisiones de aprovechamiento de estos recursos forestales en el futuro. El objetivo de este trabajo fue estudiar la incidencia de herbivoría foliar en el establecimiento de plántulas de almendro (*D. oleífera*) y palo de mayo (*V. ferruginea*).

Área de estudio

El estudio se realizó en dos localidades (Figura 1). El primer sitio fue la finca La Unión, ubicada sobre el río Caño Negro, al noreste de la ciudad de Bluefields. (Latitud 12° 5' 32.5" Norte y 83° 53' 52.1" oeste, con una elevación de 10-20 msnm), la temperatura media anual es 26°C. El otro sitio de estudio es la finca La Bodega, ubicado al suroeste de la ciudad de Bluefields sobre el río Kukra (Latitud 11° 51' 44" norte y 83° 57' 51" oeste) (Merlo y Monroe. 2002). La precipitación para ambos sitios oscila entre 3,200 – 4,000mm anuales y, según el sistema de clasificación de zonas de vida de Holdridge, se ubica en un bosque tropical húmedo. Es importante mencionar que ambos sitios fueron afectados por el huracán Juana en 1988, siendo el sitio de La Bodega el que sufrió más daño, además, ambas zonas se encuentran rodeadas por áreas dedicadas a actividades agropecuarias.

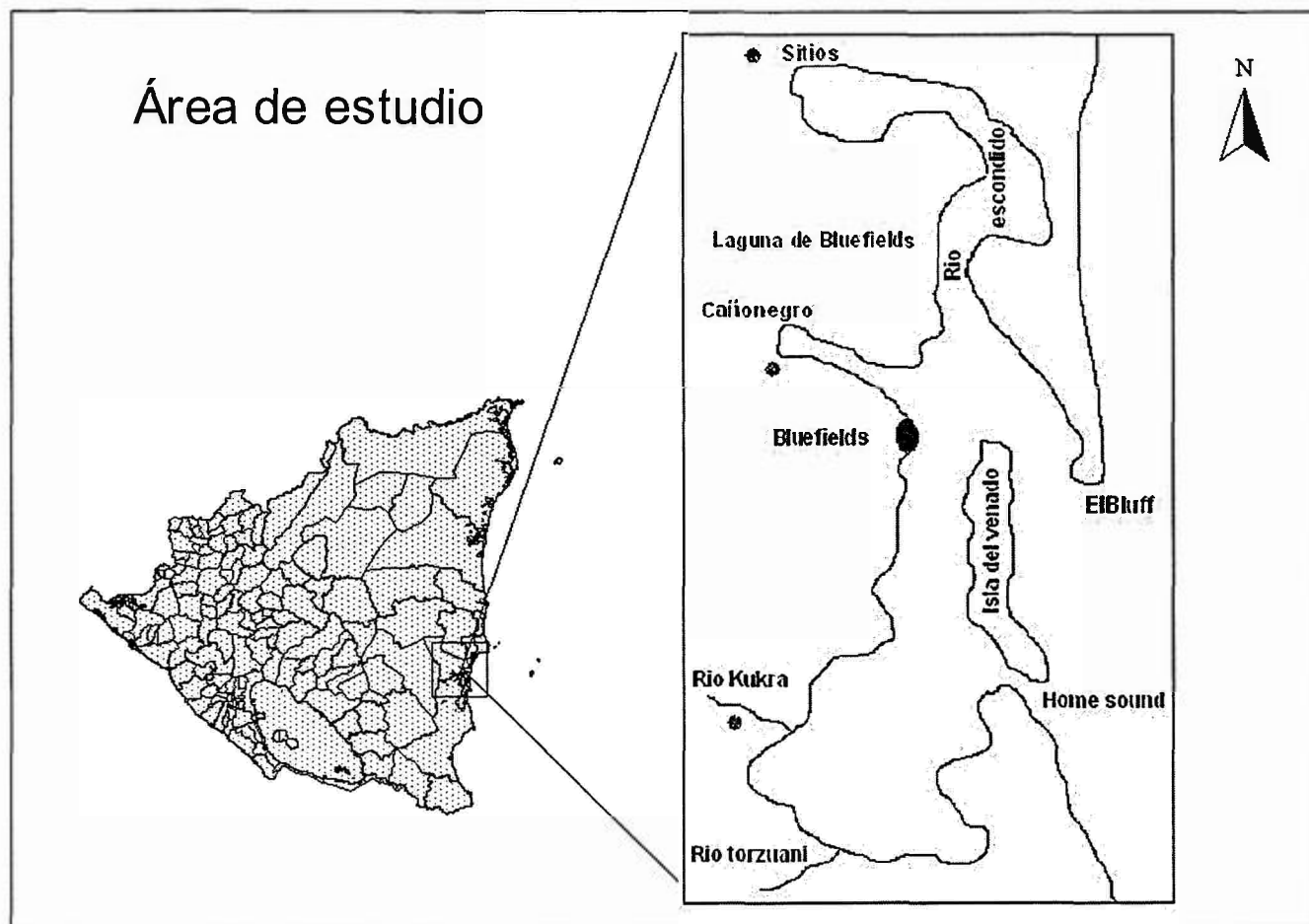


Figura 1. Área de estudio.

Metodología

En la finca La Unión se establecieron tres parcelas para almendro (*D. oleifera*), cada una con dimensiones de 100 m de largo por 50 m de ancho, dentro de un área igual a seis hectáreas la cual denominaremos superparcela (parcela de estudios permanentes del proyecto Biodiversidad); las parcelas y toda el área se encuentran coordenadas en X - Y en cuadrículas de diez metros cuadrados. Los datos se tomaron en julio del 2003 (invierno), en marzo del 2004 (verano) y en julio del 2004 (invierno), durante este año se monitorearon todos los individuos menores o iguales a dos metros de altura y que se encontraban placados dentro de las parcelas que se establecieron para cada especie. Dentro del área de estudio hay pocos árboles adultos, esto nos permitió medir la distancia de las plántulas pequeñas y grandes de esta especie que se encontraban dentro de la superparcela.

Las parcelas se establecieron de forma que se pudiera medir el efecto de la distancia de las plántulas a los árboles adultos

coespecíficos. Conocer cuáles son los árboles adultos dentro del área nos permitió determinar la distancia y la densidad de plántulas con respecto al árbol madre o adulto coespecífico y medir el efecto de estas variables sobre el establecimiento de esta especie cuando sufren diferentes intensidades de herbivoría o enfermedades.

Durante el tiempo de monitoreo se tomaron los datos de diámetro a la base (10cm), el cual se mide con un calibre, conocido también como pie de rey. El diámetro al pecho se tomó con el mismo instrumento a 1.37 m de altura. También se midió la altura total de cada plántula, con una cinta carpintero de ocho metros, conté el número de hojas y hojuelas para almendro (*D. oleifera*). Además, calculé subjetivamente el porcentaje de área foliar dañada por herbivoría y enfermedades y se tomó presencia de araña y rebrote. Estas mediciones se realizaron para ambas especies.

Para palo de mayo (*V. ferruginea*) se estableció una parcela de 100 m de largo por 50 m de ancho, utilizando

un árbol focal debido a que, en el momento que se inició la investigación, solo habían dos árboles adultos y se escogió el árbol que tenía plántulas mayores a un año de edad bajo la copa. Esto debido a que, posiblemente, tengan mayor éxito de establecimiento que las plántulas nuevas. En esta parcela se encontraban placados todos los individuos de esta especie. Durante el tiempo de monitoreo se tomaron las mismas variables que se midieron en almendro (*D. oleifera*), con la diferencia que en esta especie sólo se contó el número de hojas porque no presentaba hojuelas por ser una especie de hoja simple.

En el sitio La Bodega se establecieron tres parcelas para almendro (*D. oleifera*), cada una con dimensiones de 100 m de largo por 50 m de ancho y se midieron las mismas variables que en las parcelas de La Unión, con la diferencia que, en este sitio, no se tomó los árboles adultos como punto de inicio, debido a que no se conocía con exactitud cuáles árboles adultos habían florecido en años anteriores.

Para palo de mayo (*V. ferruginea*) se establecieron tres parcelas con las mismas dimensiones que las parcelas anteriores, también se les midieron las mismas variables que a los individuos de La Unión, a diferencia que en estas parcelas se incluyeron las plántulas que presentaban más de 50 cm de alto. Esto debido a que la densidad de los individuos adultos de esta especie son altas dentro del área de estudio; esta especie domina en este sitio, por lo que las plántulas se encuentran en grandes cantidades en los periodos de su reproducción, aunque son muy pocas las que llegan a establecerse después del primer año en el sotobosque (Obs. pers). Las parcelas de palo de mayo (*V. ferruginea*) se establecieron de forma sistemática dentro de la superparcela, la primera se ubicó al borde sur, donde existe mayor agrupación de árboles adultos; la segunda y la tercera, en la parte más al norte donde la especie presenta menor densidad.

Se utilizaron metodologías similares para calcular los porcentajes de herbivoría y enfermedades en las dos especies, con un poco de variación, debido a las diferencias morfológicas de las hojas: para palo de mayo (*V. ferruginea*) se calculó visualmente el porcentaje de herbivoría en cada plántula. Esto se realizó sumando el área dañada en cada hoja y se dividió entre el total de hojas que tiene la plántula; el resultado sería el porcentaje de herbivoría presente en cada planta. La fórmula para calcular herbivoría es una modificación a la formula utilizada por (Ruiz 1997, 1999):

$$H = (Dph1 + Dph2 + \dots + DPHn) / Th$$

Donde: H = Porcentaje de herbivoría presente en la planta

DpH1 = Porcentaje de daño presente en hoja 1

DpH2 = Porcentaje de daño presente en hoja 2

DpHn = Porcentaje de daño presente en hoja "n"

TH = total de hojas.

En almendro (*D. oleifera*), la medida siempre fue subjetiva, sin embargo, la fórmula varió un poco por ser una especie con hojas compuestas. Se calculó el área dañada en cada hojuela, luego se sumó el total de daños por hojuelas en una hoja y se dividió entre el total de hojuelas que tiene cada hoja; esto resultó en el porcentaje de herbivoría por hoja. Luego se realizó el mismo procedimiento con todas las hojas y se sumaron los daños por hoja y se dividieron entre el total de hojas; esto resultó en el porcentaje de herbivoría que presenta cada plántula. La fórmula que se utilizó en almendro fue similar a la utilizada en palo de mayo, con un ajuste por ser ésta una especie con hojas compuestas.

$$H = H1 + H2 + Hn / TH.$$

H1 = (Dph1 + Dph2 + Dph3 + + Dphn) / Th

H2 = (Dph1 + Dph2 + Dph3 + + Dphn) / Th

Hn = (Dph1 + Dph2 + Dph3 + + Dphn) / Th

Donde: H = Porcentaje de herbivoría presente en la planta

H1 = Daño presente en hoja 1

H2 = Daño presente en hoja 2

Hn = Daño presente en hoja "n"

TH = Total de hojas

Dph1 = Daño presente en hojuela 1

Dph2 = Daño presente en hojuela 2

Dphn = Daño presente en hojuela "n"

Th = Total de hojuelas.

Para calcular enfermedades se utilizaron las mismas fórmulas que se utilizaron para calcular herbivoría en ambas plantas, con la diferencia que para calcular enfermedades se medía el área que presentaba manchas cloróticas y necróticas, que evidenciaba el ataque de microorganismos patógenos.

Se estableció un experimento de herbivoría artificial en almendro (*D. oleifera*), con el fin de comparar el

comportamiento de la especie cuando es expuesta a diferentes intensidades de daños causados por herbívoros. El experimento se llevó a cabo en el tacotal ubicado detrás de la oficina del proyecto Biodiversidad en el recinto de la universidad URACCAN-Bluefields, esto se estableció a finales del mes de marzo y se monitoreó hasta junio del 2004. El experimento consistió en establecer un bancal con dimensiones de tres metros de largo por uno de ancho, en el cual se plantaron 30 plántulas a una distancia de 20 cm de largo por 20 cm de ancho y les aplicamos tres tratamientos. A las primeras diez plántulas no se les aplicó daño, a las siguientes diez les aplicamos 80% y a las últimas diez les aplicamos 100% de daño. A este experimento le medimos altura, diámetro a la base y número de hojas y hojuelas.

Para realizar los análisis estadísticos se unieron los datos por especie en cada sitio, luego se ponderaron multiplicando cada dato observado por su frecuencia. Posteriormente se realizó una ponderación de medias multiplicando la frecuencia por los datos observados, divididos por el total de datos ponderados. Esto para balancear el peso de las medias y darle mayor credibilidad a los análisis.

Se utilizó estadística no paramétrica, un análisis de regresión logística con el software JMP 5.1. Para determinar la influencia de la distancia sobre la herbivoría en las plántulas utilicé distancia como variable dependiente y media ponderada de herbivoría como independiente. Para determinar el efecto de la herbivoría sobre la mortalidad se utilizó la prueba de Kruskal Wallis, usando media ponderada de herbivoría como variable independiente y la condición vivo o muerto como variable dependiente. Para determinar la influencia de la distancia sobre las enfermedades se realizó el mismo procedimiento, con la diferencia que se utilizó media ponderada de enfermedades por herbivoría.

Como las variables altura y herbivoría son variables independientes se realizó un análisis de covarianza para determinar si existe preferencia de los herbívoros por atacar a las plántulas a alturas específicas.

Se unieron los datos de crecimiento a cada cinco metros de distancia del adulto coespecífico y se calculó el crecimiento promedio a diferentes distancias, además, se graficaron las variables para observar la tendencia del crecimiento a diferentes distancias.

Resultados, para Palo de mayo (*V. ferruginea*), sitio La Unión

Herbivoría foliar versus establecimiento de palo de mayo (V. ferruginea): Al inicio de la investigación encontré 168 plántulas y finalicé con el 81.5% del total. Las plántulas se localizaron cerca del árbol madre (0 – 20 m). Los porcentajes de herbivoría aumentan con la distancia del árbol madre (Figura 5) en los tres periodos de muestreo. Sin embargo, no muestran relación significativa con la distancia en ninguno de los periodos según el análisis de regresión logística (julio 03, $P=0.3141$; marzo 04, $P=0.605$; julio 04, $P=0.3141$). La herbivoría tampoco determina la sobrevivencia de las plántulas (Kruskal – Wallis; $gl=1$, julio 03-marzo 04, $P=0.099$ y marzo 04-julio 04, $gl=1$, $P=0.562$).

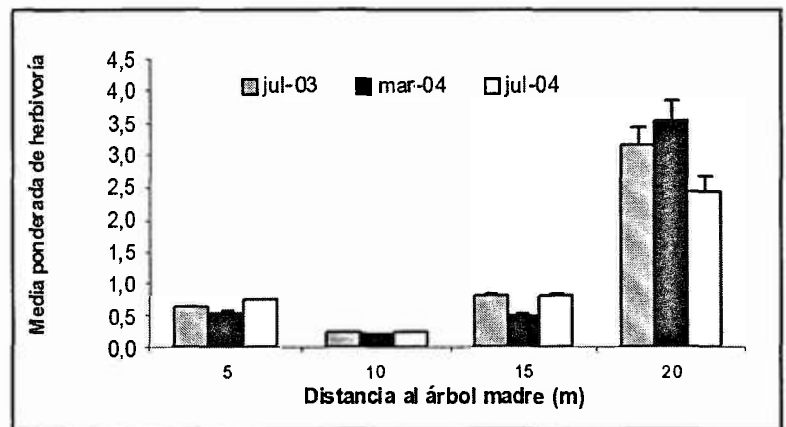


Figura 5. Herbivoría foliar en plántulas de palo de mayo (*V. ferruginea*) versus distancia al árbol madre, La Unión.

Altura versus herbivoría: Debido a que altura y herbivoría son variables independientes se realizó un análisis de covarianza. Los resultados muestran en el primer periodo una relación negativa, lo que indica que las plántulas más grandes presentan menor porcentaje de herbivoría que las plántulas pequeñas. Sin embargo, en los siguientes periodos la relación es positiva, lo que indica que las plántulas grandes presentan mayores porcentajes de herbivoría (Figura 7).

Crecimiento de plántulas: Las plántulas crecieron en promedio 13 cm en altura y 1 mm en diámetros a la base (DAB) durante el periodo de muestreo (un año). El crecimiento en alturas es mayor a medida que se alejan del árbol madre. Sin embargo, el crecimiento de los diámetros de las plántulas no muestra ninguna relación con la distancia al adulto coespecífico más cercano.

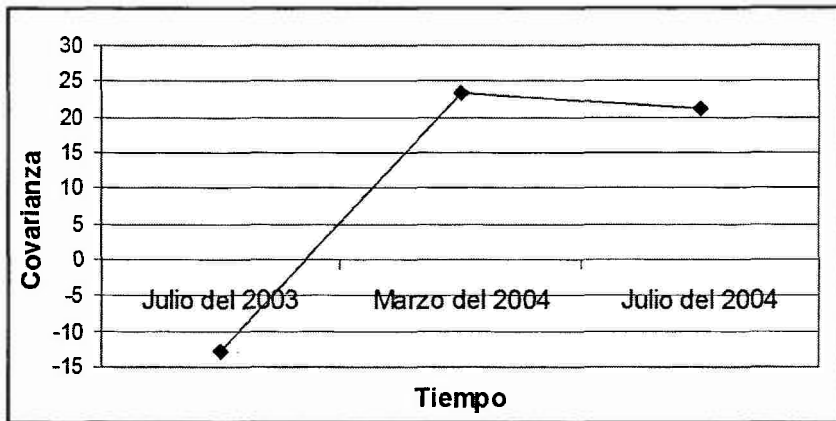


Figura 7. Herbivoría foliar versus altura de plántulas de palo de mayo (*V. ferruginea*), La Unión.

Enfermedades versus Distancia: Los porcentajes de enfermedades en las plántulas de palo de mayo (*V. ferruginea*) fueron relativamente bajos (4.28%) y aumentan con la distancia al árbol madre (Figura 9). Por otro lado, realicé el análisis de regresión logística, el cual muestra una relación estadística significativa entre las variables distancia y enfermedades en los tres periodos (julio 03, $P=0.0206$; marzo 04, $P=0.0239$ y julio 04, $P=0.0212$). Aunque las enfermedades aumentan con la distancia, ésta no determina la sobrevivencia de las plántulas (Kruskal - Wallis; julio 03-marzo 04. $gl=1$, $P=0.653$, marzo 04-julio 04. $gl=1$, $P=0.320$).

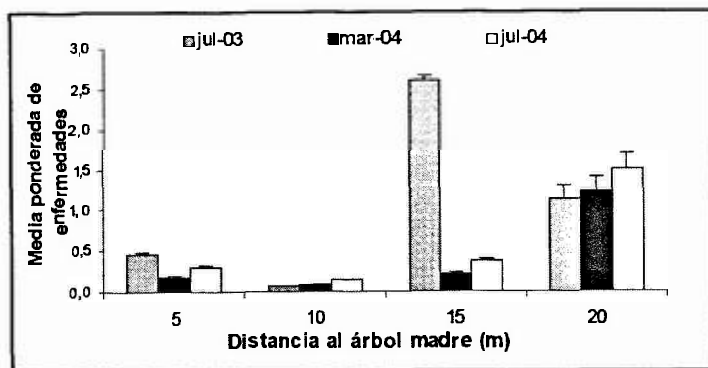


Figura 9. Enfermedad en plántulas de palo de mayo (*V. ferruginea*) versus distancia al árbol madre, La Unión.

Resultados, para Palo de mayo (*V. ferruginea*), sitio La Bodega

Herbivoría foliar versus establecimiento de palo de mayo (*V. ferruginea*): Al inicio de la investigación encontré 36 plántulas y finalicé un 47.22% del total; distribuidas de los 0 los 20 metros del adulto coespecífico más cercano. Por otro lado, las plántulas presentaron un promedio de 14.43% de herbivoría, la cual aumenta con la distancia (Figura 11). Según el análisis de Regresión logística, existe una relación significativa en los tres periodos (julio 03, $P=0.0157$; marzo 04, $P=0.0234$ y julio 04, $P=0.0146$).

Aunque las plántulas que murieron presentaban más herbivoría, este daño no determina la sobrevivencia de las plántulas (Kruskal - Wallis; julio 03-marzo 04. $gl=1$, $P=0.438$ y marzo 04-julio 04. $gl=1$, $P=0.137$).

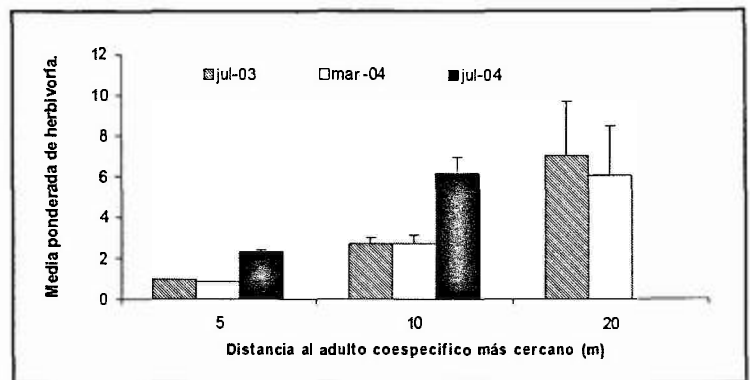


Figura 11. Herbivoría foliar en plántulas de palo de mayo (*V. ferruginea*) versus distancia al adulto coespecífico más cercano, La Bodega.

Altura versus herbivoría: En este sitio, también se realizó un análisis de covarianza entre altura y herbivoría, obteniendo una relación negativa entre las variables (Figura 12); esto sugiere que plántulas más pequeñas están siendo más afectadas por herbívoros que las plántulas grandes. Cabe señalar que este resultado es consistente durante los tres periodos.

Crecimiento: El crecimiento promedio en alturas es de -16 cm, además, las plántulas no presentan ninguna relación de crecimiento con la distancia. Por otro lado, el crecimiento promedio de los diámetros a la base es de -5.7 mm.

Enfermedades versus Distancia: Los porcentajes de enfermedades en plántulas de palo de mayo (*V. ferruginea*) son relativamente bajos (6%) en promedio, y se incrementan a mayores distancias del adulto coespecífico más cercano (Figura 14). El análisis de Regresión logística demuestra que no existe relación en los dos primeros periodos, sin embargo, en el último es levemente significativo (julio del 2003, $P=0.1248$; marzo del 2004, $P=0.2747$ y julio del 2004, $P=0.0553$). Los daños causados por enfermedades no determinan la sobrevivencia de las plántulas (Kruskal Wallis; julio 03-marzo 04, $gl=1$, $P=0.565$ y marzo 04-julio 04, $gl=1$, $P=0.780$).

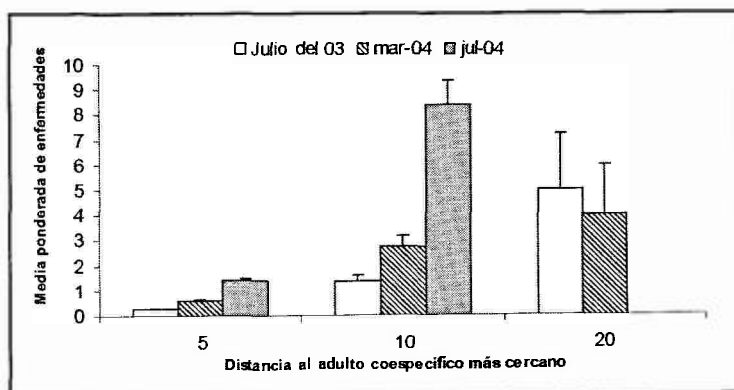


Figura 14. Enfermedades en plántulas de palo de mayo (*V. ferruginea*) versus distancia al adulto coespecífico más cercano, La Bodega.

Resultados, para Almendro (*D. oleífera*), sitio La Unión

Herbivoría foliar versus establecimiento: Al inicio de la investigación encontré 279 plántulas y finalicé con el 22% del total. Los porcentajes de herbivoría fueron relativamente bajos (8.5%). En marzo del 2004 se observa una disminución de la herbivoría con la distancia (Figura 16), y en los otros periodos no se observa ninguna relación (Regresión logística; julio 03, $P=0.5868$, marzo 04, $P=0.0011$ y julio 04, $P=0.3603$). En este sitio la herbivoría influyó significativamente en la sobrevivencia de las plántulas en el periodo de julio 2003-marzo 2004 (Kruskal – Wallis; $gl=1$, $P=0.004$), sin embargo, en el periodo marzo 04-julio 04 (Kruskal – Wallis $gl=1$, $P=0.200$) no existió influencia.

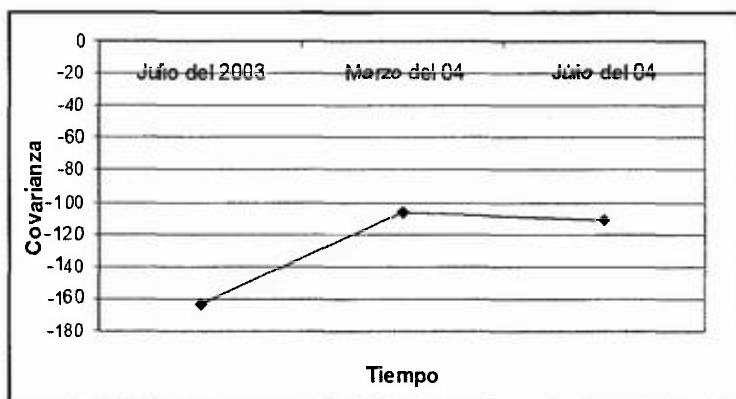


Figura 12. Herbivoría foliar versus altura de plántulas de palo de mayo (*V. ferruginea*), La Bodega.

Altura versus herbivoría: El análisis de covarianza sugiere que, en el primer periodo, no existe ninguna relación entre las variables altura y herbivoría; Sin embargo, en los dos siguientes periodos las plántulas más pequeñas son las que presentan mayores porcentajes de herbivoría (Figura 18).

Crecimiento de plántulas: Las plántulas de almendro (*D. oleífera*) crecieron en promedio 0.96 cm en altura, mostrando un mayor crecimiento después de los 30 m de distancia del adulto coespecífico más cercano. Sin embargo, los diámetros a la base mostraron un crecimiento negativo de -0.21mm.

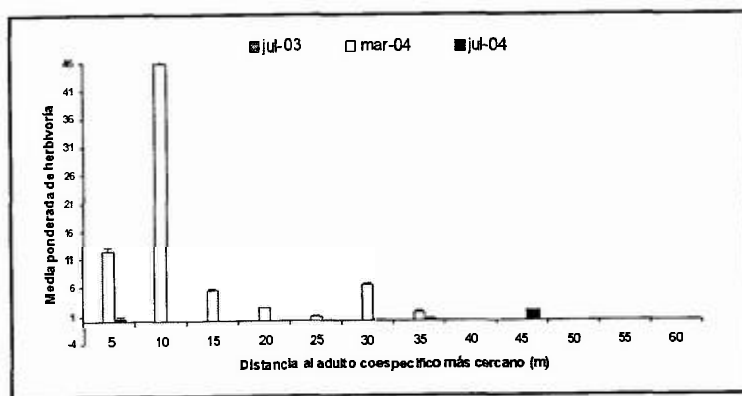


Figura 16. Herbivoría foliar en plántulas de almendro (*D. oleífera*) versus distancia al adulto coespecífico más cercano, La Unión.

Enfermedades versus distancia: Los porcentajes de enfermedades en las plántulas de almendro (*D. oleífera*) fueron bajos (3.5%) y no muestran ninguna relación con la distancia ni influyen en la sobrevivencia de las

plántulas de esta especie (Kruskal Wallis; julio 03-marzo 04. $gl=1$, $P=1.000$ y marzo 04-julio 04. $gl=1$, $P=0.698$).

Arañas: Del total de plántulas de almendro (*D. oleifera*), un 35.23% presentaban asociación con arañas, las que se presentan con mayor frecuencia cerca del adulto coespecífico más cercano. Se lograron identificar tres hembras y una ninfa de *Tiudis sp*, familia Anyphaenidae, las cuales son cazadoras nocturnas, además se identificó a *E. pisinus sp*, y *E. pisinus cognatus*, familia Theridiidae, las cuales son cazadoras diurnas y son conocidas por sus hábitos como arañas tejedoras. También se encontró una araña del género *Mangora sp*, familia Araneidae, y una araña que pertenece a la familia Ctenidae, ésta no se logró identificar a nivel de género por encontrarse en estado juvenil de desarrollo (Núñez G, 2004¹). Las plántulas que tienen arañas muestran una ligera tendencia a acumular menos herbivoría (Figura 20).

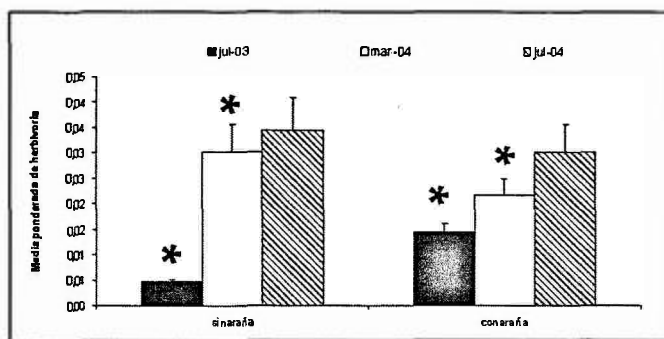


Figura 20. Herbivoría foliar en plántulas de almendro (*D. oleifera*), con y sin presencia de arañas, La Unión. (*) Diferencias significativas.

Sitio La Bodega

Herbivoría foliar versus establecimiento: Al inicio de la investigación se encontraron 88 plántulas y finalicé con un 48.8% del total. Los promedios de herbivoría son relativamente bajos (8.26%) y aumentan con la distancia al adulto coespecífico más cercano (Figura 22). El análisis de

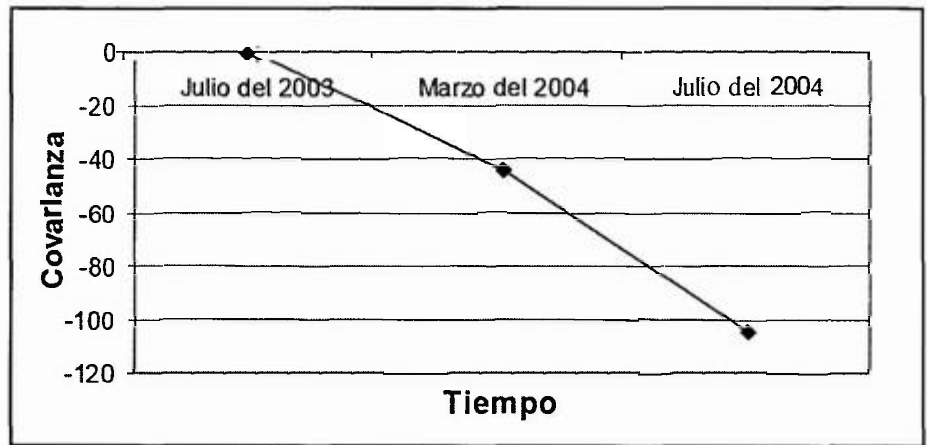


Figura 18. Herbivoría foliar versus altura de plántulas de almendro (*D. oleifera*), La Unión.

regresión logística indica que existe relación significativa en los tres periodos (julio 03, $P=0.0353$, marzo 04, $P=0.0007$ y julio 04, $P=0.0193$). Ninguna plántula murió durante el tiempo de estudio, por lo cual no se realizó ningún análisis estadístico.

Altura versus herbivoría: El análisis de covarianza realizado para esta especie, sugiere que las plántulas más pequeñas de almendro (*D. oleifera*) son más atacadas por herbívoros y que las plántulas más grandes (mayores de 100 cm de altura) están escapando a los herbívoros. Esta relación es consistente en los tres periodos (Figura 24).

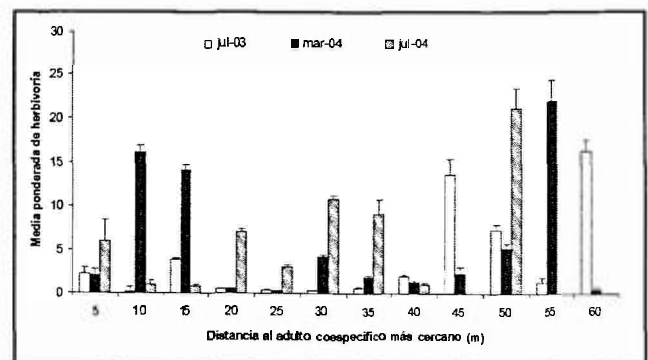


Figura 22. Herbivoría foliar en plántulas de almendro (*D. oleifera*) versus distancia al adulto coespecífico más cercano, La Bodega.

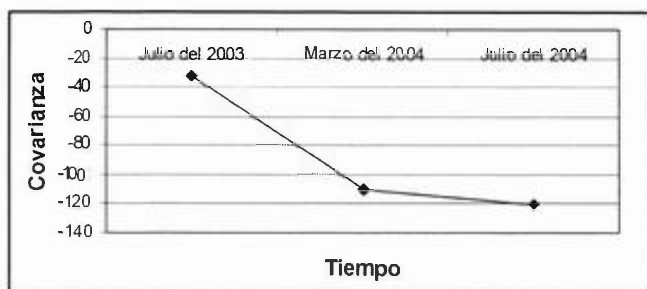


Figura 24. Herbivoría foliar *versus* altura de plántulas de almendro (*D. oleifera*), La Bodega.

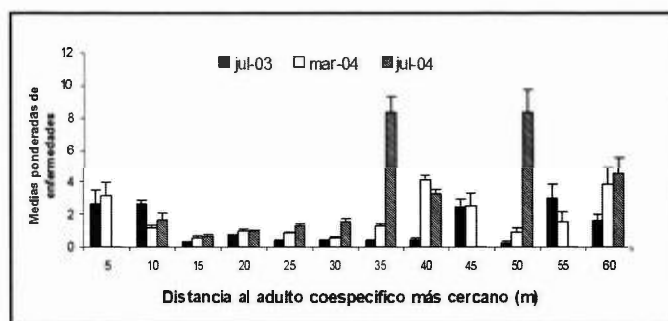


Figura 26. Enfermedades en plántulas de almendro (*D. oleifera*) *versus* distancia al adulto coespecífico más cercano, La Bodega.

Crecimiento: En este sitio, las plántulas crecieron en promedio 3.58 cm en altura, los mayores crecimientos se presentan a mayores distancias de los adultos; por otro lado, los diámetros a la base (DAB) decrecieron -0.4 mm y no muestran ninguna relación con la distancia.

Enfermedades *versus* distancia: En este sitio, las plántulas de almendro (*D. oleifera*) presentaron un promedio de 5.57% de enfermedades; éstas muestran un ligero incremento con la distancia aunque, no muy consistente (Figura 26). En el primer periodo existe relación significativa entre las variables (Regresión logística; julio 03. $P=0.0301$, marzo 04. $P=0.0843$ y julio 04. $P=0.1166$) Ninguna plántula experimentó mortalidad en este sitio, por lo cual no se realizó ningún análisis.

Arañas: El 42.85% de las plántulas en el sitio de la bodega presentaron arañas, sin embargo, en estas parcelas no se

colectaron para su debida identificación. No obstante, los resultados muestran que cuando las plántulas tienen presencia de arañas encontramos menores promedios de herbivoría (Figura 27).

Herbivoría artificial: De los tres tratamientos que se aplicaron a las 30 plántulas del experimento de herbivoría artificial, se observó menor crecimiento cuando se les aplicó entre el 80 y 100% de daño; por el contrario, los crecimientos de las plántulas aumentan más del doble cuando no se les aplicó ningún daño.

Cuando las plántulas experimentan una defoliación total o 100% de herbivoría artificial, las probabilidades de morir aumentan; dos plántulas murieron cuando se les aplicó defoliación total, convirtiendo a la herbivoría en un factor importante en el establecimiento. Sin embargo, cuando los daños aplicados fueron bajos o nulos, la herbivoría no muestra influencia en el establecimiento de las plántulas.

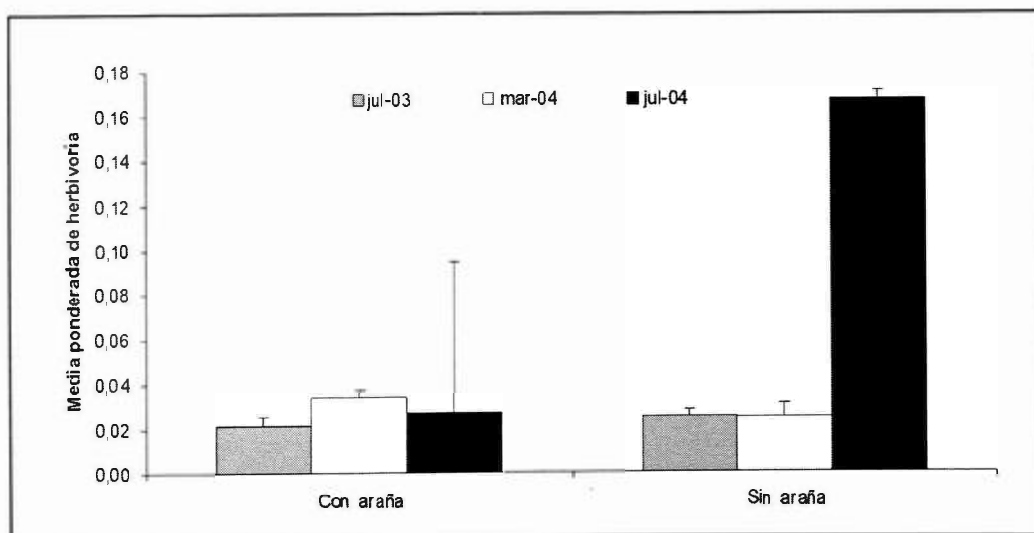


Figura 27. Herbivoría foliar en plántulas de almendro (*D. oleifera*), con y sin presencia de arañas, La Bodega. (*) Diferencias significativas.

DISCUSION

Palo de mayo (*V. ferruginea*)

Herbivoría: El daño causado por los herbívoros no determina el establecimiento de plántulas de palo de mayo (*V. ferruginea*) en las dos hectáreas muestreadas. Los porcentajes de herbivoría son relativamente bajos: 12.73% en La Unión y 14.43% en La bodega. Por otro lado, las variaciones en los promedios de herbivoría en ambos sitios son mínimas; resultados similares a los encontrados por Ruiz (1997) en los mismos sitios de estudio y Dirzo (1987) que comparó el nivel de daños por herbívoros en cinco bosques tropicales.

Efecto de distancia: La relación distancia-herbivoría fluctúa en el tiempo. Se observa que la herbivoría aumenta con la distancia en todos los periodos. Estos resultados muestran picos temporales, posiblemente por las variaciones estacionales en la abundancia de alimentación y depredadores que son parte de la dinámica de este ecosistema. Es importante mencionar que no conocemos a profundidad el efecto de las interacciones multitróficas, las cuales pueden estar reduciendo el daño que puedan causar los herbívoros naturales e influir en los resultados obtenidos. La mortalidad de las plántulas se observa entre 0 a 10 metros de distancia del árbol madre o adulto coespecífico. Plantas dispersadas a mayores distancias presentan un mayor éxito de establecimiento. La mortalidad en estas distancias puede explicarse por la suma de muchos factores bióticos y abióticos, entre ellos la herbivoría, enfermedades, competencia por agua, nutrientes del suelo, espacio, patógenos del suelo y luz. Todos estos factores afectan negativamente las plántulas, disminuyendo de esta manera la probabilidad de establecimiento de plántulas, similar a los resultados encontrados por (Blundell y Peart 1998), y mostrando el mismo comportamiento de las predicciones de la teoría Janzen & Connell.

Un resultado curioso es que el sitio La Bodega experimentó mayor mortalidad que La Unión. Esta mayor mortalidad está asociada a la autopoda que realizan los árboles adultos de palo de mayo (*V. ferruginea*), que al encontrarse aglomerados matan a sus "hijos" o "parientes" cuando botan sus ramas para seguir creciendo (Obs. pers).

Altura y Crecimiento: En el sitio La Unión las plántulas más grandes, en dos de los periodos presentaron mayores porcentajes de herbivoría. Este resultado puede atribuirse a la densidad de plántulas en el sitio donde se encuentran conglomeradas, lo cual las hace más fáciles de encontrar por los herbívoros. En el caso de La Bodega, el resultado es opuesto, aquí las plántulas pequeñas son las que presentaron mayores porcentajes de herbivoría. Es de esperarse que esta acumulación de daño disminuya el crecimiento de las plántulas al reducir el área foliar y la capacidad fotosintética de las hojas.

Sin embargo, la herbivoría y las enfermedades no parecen estar disminuyendo el crecimiento de las plántulas de palo de mayo (*V. ferruginea*), en alturas y diámetros en La Unión, contrario a lo encontrado en La Bodega donde se observan crecimientos negativos asociados a los daños mecánicos provocados por la caída de ramas o autopoda que realizan los árboles adultos de esta especie para seguir creciendo (obs. pers).



© LEONARDO MARTINEZ

Parte de la herbivoría foliar analizada. Bosque de la RAAN.

Enfermedades: Los resultados sugieren que las enfermedades encontrados en las plántulas de *V. ferruginea* no determinan su establecimiento en los sitios de estudio. Aunque aumentan con la distancia en ambos sitios, estas variaciones no son determinantes en el establecimiento de las plántulas, posiblemente porque los porcentajes de enfermedades encontrados en ambos sitios son bajos. Es razonable pensar que los herbívoros pueden ser los vectores de las enfermedades, por esa razón muestran las mismas fluctuaciones que la herbivoría.

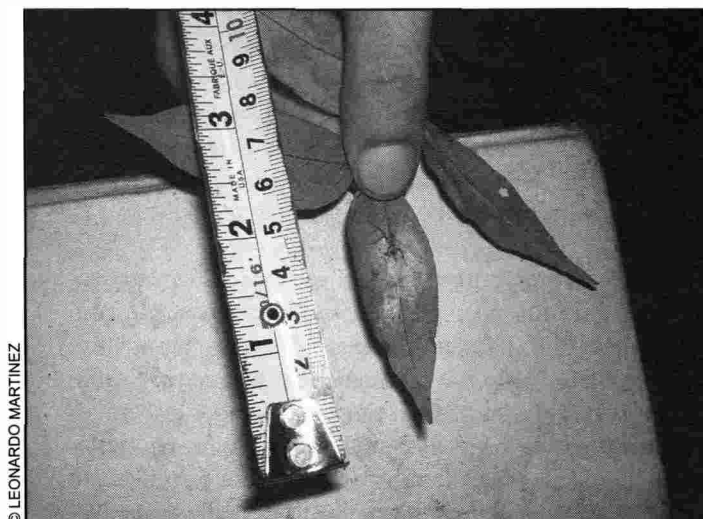
Almendro (*D. oleifera*).

Herbivoría: Aunque la herbivoría varía significativamente en el tiempo y a diferentes distancias, ésta no determina el establecimiento de esta especie en ambos sitios de estudio. Esto puede deberse a que el promedio de herbivoría es bajo (8%), menor que en el palo de mayo (*V. ferruginea*).

Estos resultados son similares a los encontrados por Ruiz (1997), lo cual es lo contrario a lo esperado. Se asume que son otros factores los que determinan su establecimiento y que la herbivoría, al igual que en palo de mayo (*V. ferruginea*), solamente es un factor más que contribuye en este proceso en el cual la densidad, la distancia, patógenos del suelo, luz, competencia por espacio y nutrientes y tiempo parecen ser los factores determinantes en el establecimiento de almendro (*D. oleifera*).

Efecto de distancia: La distancia muestra efectos significativos sobre el establecimiento de las plántulas, éstas mueren más frecuentemente cuando se encuentran cerca de la madre o el adulto coespecífico, mostrando un efecto Janzen & Connell, al igual que *V. ferruginea*. Este resultado puede explicarse por las cortas distancias de los adultos coespecíficos, los cuales atraen enemigos naturales que, además de los herbívoros, pueden ser microorganismos en el suelo.

Es importante mencionar que al momento de establecer las parcelas de almendro (*D. oleifera*) se había experimentado una alta producción de semillas en el sitio La Unión al inicio del año 2003, debido a esto, en este año en particular se encontraron muchas plántulas nuevas, por lo que la mayoría de las plántulas que se encontraban dentro del sitio eran recientes. En el transcurso del periodo de julio del 2003 a marzo del 2004 se experimentó la mayor mortalidad de plántulas para el almendro (*D. oleifera*), siendo la mayoría las que se encontraban en La Unión; es posible que este efecto de la distancia, sea un factor importante,



© LEONARDO MARTINEZ

por la presencia de enemigos naturales cerca de los adultos coespecíficos, lo cual obliga a las plantas a dispersarse a larga distancia para poder establecerse exitosamente, tal y como lo predice Janzen (1970) & Connell (1971). Sin embargo, en las parcelas de La Bodega no hubo mortalidad, esto se puede acreditar a la mejor distribución de las plántulas dentro del sitio y las mayores distancias entre plántulas coespecíficas, lo que según los resultados les permite a las plántulas tener mayor oportunidad de establecerse. Esta es una clara evidencia de que las plántulas en su afán por establecerse no actúan siempre igual en cada hábitat (Koricheva *et al.* 1998).

Altura y Crecimiento: Las plántulas pequeñas (<100 cm) fueron las preferidas por los herbívoros, presentando los mayores porcentajes de herbivoría en ambos sitios. Este resultado se atribuye a que, en esta etapa, las plántulas aún no han desarrollado sus órganos, como raíces, tallos y hojas, que les permitan producir compuestos químicos o estructuras defensivas para defenderse de los enemigos naturales. Por el contrario, las plántulas grandes (> 100 cm), al tener hojas, raíces y tallos mejor desarrollados están mejor preparadas para defenderse de sus enemigos naturales.

El crecimiento de almendro (*D. oleifera*) fue menor que el de palo de mayo (*V. ferruginea*), esto se explica porque el primero es una especie de madera más dura y de crecimiento lento. El crecimiento en alturas muestra una pequeña tendencia al incremento a medida que las plántulas se alejan de los árboles reproductores, aunque también presenta crecimientos negativos ocasionados por la caída de las ramas de especies arbóreas que forman parte del dosel superior.

Enfermedades: Los porcentajes de enfermedades son relativamente bajos como para asumir que están determinando el establecimiento de esta especie, y aunque existen diferencias significativas en los porcentajes de enfermedades encontrados a diferentes distancias, este factor no está determinando el establecimiento de estas plántulas en las parcelas de estudio.

Arañas, rebrotes y hongos: Los resultados demuestran que existe un alto porcentaje de arañas conviviendo con las plántulas (40%). Cuando las plántulas presentan arañas, los porcentajes de herbivoría tienden a disminuir. Según estos resultados y las observaciones de campo, las arañas están jugando un papel importante al reducir, en cierto modo, el efecto de los herbívoros sobre las plántulas, al controlar el ataque de herbívoros en cierta medida y de este modo reducir el efecto Janzen (1970) & Connell (1971) en estas poblaciones vegetales. Las arañas encontradas son depredadoras y aparentemente tienen o están formando

un mutualismo facultativo con las plántulas. Las plántulas les proporcionan casa a las arañas y a cambio reciben protección en contra de sus enemigos naturales (las arañas están funcionando como protectoras de las hojas de las plántulas). Estas asunciones necesitan investigarse para determinar la relación entre estas especies.

Otro aspecto importante es que las arañas se encuentran con mayor frecuencia cerca del árbol madre, donde hay mayores aglomeraciones de plántulas. Al encontrarse las plántulas agrupadas, los enemigos naturales se vuelven abundantes, lo que significa mayor cantidad de alimento para las arañas y un beneficio para las plántulas de esta especie.

Por otro lado, los daños mecánicos causados por la caída de ramas del dosel superior juegan un papel importante debido a que son más frecuentes cerca del adulto coespecífico, convirtiéndose en otro factor que contribuye al establecimiento de esta especie lejos del árbol madre; de esta forma contribuyen así al cumplimiento de las predicciones



El autor del artículo durante la investigación. RAAN.

de Janzen (1970) & Connell (1971). La mayor frecuencia de rebrotes se observa cuando las plántulas son menores de 50 cm de altura, esto puede aducirse a la fragilidad de los tallos de las plántulas a estas alturas.

La presencia de hongos en el meristemo de las plántulas es relativamente baja pero se concentran cerca de la madre donde existen mayores concentraciones, lo que contribuye a que algunas plántulas mueran y se establezcan con mayor éxito lejos del árbol madre. También se observó una mayor presencia de hongos en plántulas menores de 50 cm de altura. Esto podría deberse, hasta cierto punto, a las altas densidades y las cortas distancias entre plántulas, lo que permite que los hongos puedan dispersarse con mayor facilidad.

CONCLUSIONES

La herbivoría foliar no es un factor que determina el establecimiento de las plántulas de ambas especies y en los dos sitios de estudio. Del mismo modo, los resultados del experimento de herbivoría artificial, no son tan consistentes como para asumir que la herbivoría determina el establecimiento de las plántulas de esta especie.

El establecimiento de las plántulas muestra una dependencia de la distancia; a mayores distancias aumenta la probabilidad de establecimiento. Se encontró una mayor mortalidad de plántulas cuando se encuentran cerca de la madre, donde existe una mayor aglomeración. Esta dependencia distancia-

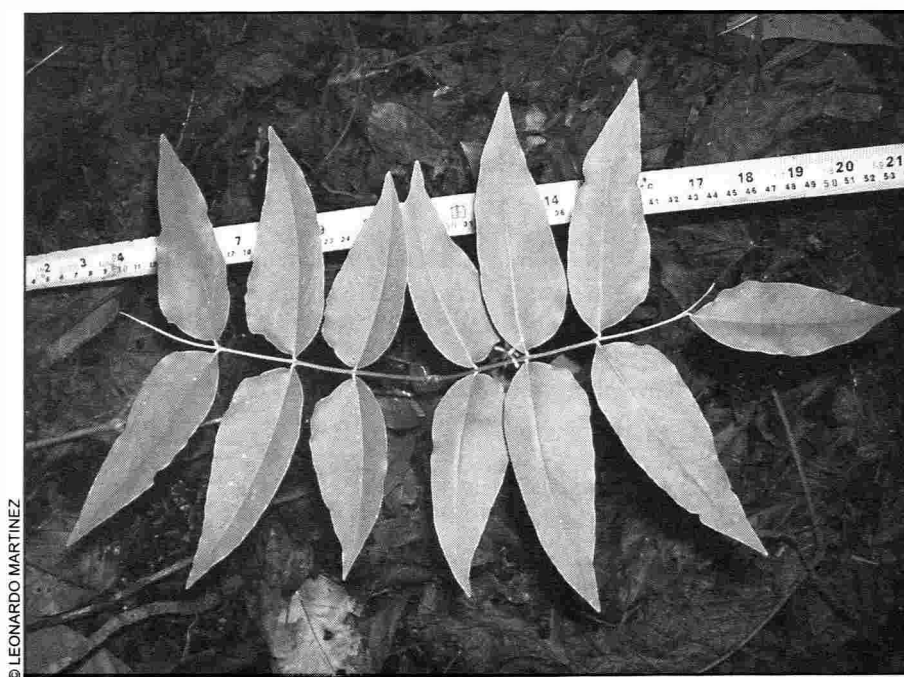
densidad de las plántulas en estudio puede permitir que plántulas de otras especies puedan establecerse en los espacios que quedan libres, y por consiguiente puede ser importante en el mantenimiento de la diversidad en el bosque.

El crecimiento de las plántulas aumenta a medida que se alejan del adulto coespecífico más cercano, desarrollando mejor sus órganos y en general compitiendo mejor por un espacio dentro del bosque.

En general se puede decir que los herbívoros prefieren atacar las plántulas pequeñas. Sin embargo, con *V. ferruginea* no se observa un patrón claro en el sitio La Unión, pero, en La Bodega fueron las plántulas pequeñas las que presentaron más herbivoría. En el caso de *D. oleifera*, las plántulas pequeñas (<100 cm) presentaron los mayores porcentajes de herbivoría en ambos sitios de estudio.

Los porcentajes de enfermedades no determinan el establecimiento de las plántulas de las especies en estudio. Sin embargo muestran una tendencia a aumentar con la distancia al adulto coespecífico más cercano en ambas especies.

Las arañas, los rebrotes y los hongos se presentan con mayor frecuencia cerca del árbol madre o adulto coespecífico en plántulas menores de 100 cm de altura. Etapa en la cual, las plántulas son más susceptibles a los ataques y se encuentran menos preparadas para competir.



© LEONARDO MARTINEZ

Bibliografía

- Blundell, A. G. and D. R. Peart (1998). "Distance-dependence in herbivory and foliar condition for juvenile Shorea trees in Bornean dipterocarp rain forest." *Oecologia* 117: 151-160
- Coley P, D. (1990). "Tasas de herbivorismo en diferentes árboles tropicales". En: *Ecología de un bosque tropical*. Editorial presencia limitada. Bogotá, Colombia: 191-199.
- Coley P, D. ((1983b).). "Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest." *Ecological Monographs* 53 (2): 209-223.
- Connell, J. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Pp. 298-312 in the Boer, P. and Gradwell, G., eds. *Dimnatics of population*. CAPD, Wageningen, Netherlands.
- Dirzo, R. (1987). "Estudio sobre interacciones planta herbívoros en los "Tuxtlas" Veracruz." *Revista Biología tropical* 35, suplemento 1.
- Egbert, G. and J. Leigh (1986). "¿Por que hay tantos tipos de árboles tropicales?" En: *Ecología de un bosque tropical*. Editorial presencia Ltda. Bogotá, Colombia: 75 - 97.
- Figueroa, J y Castro, S. "Efecto de herbívoros y patógenos en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas en un fragmento del bosque templado húmedo de Chiloé, Chile". *Revista Chilena de Historia Natural*. 73: 163 - 173.
- Huntly, D. H N. (1991). "Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems." *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 477-503.
- Janzen (1970). "Herbivores and number of tree species in tropical forests." *American Naturalist* 104: 501-528.
- Koricheva, J., S. Larson, et al. (1998). "Regulation of wood plant secondary metabolism by resource availability: hypothesis testing by means of meta-analysis." *Oikos* 83: 212 - 226.
- Merlo, M., Monroe R. (2002). "Análisis de la composición y estructura horizontal de un bosque de trópico húmedo huracanado en la RAAS". *WANI*. 31: 53-60
- Novotny, V., Y. Basset, et al. (2002). "Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest" *Nature* 416: 841-844.
- Núñez, J. and R. Dirzo (1985). "Herbivoría y sucesión en una selva alta perennifolia." En: Gómez - Pompa A & S del Amo (eds) *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México.*. E. A. M. S.A. C.V. Xalapa, Veracruz México. V. II: 313 - 332.
- Osunkoya, O., E. ASH, et al. (1993). "Growth of tree seedlings in tropical rain forest of north Queensland, Australia." *Tropical ecology* 9: 1-18.
- Ruiz, J. (1986). "Regeneración de *Vochysia ferruginea* (palo de mayo) un árbol de bosque húmedo huracanado e incendiado de Nicaragua: un modelo de transición matricial." *WANI* 28: 48 - 59.
- Ruiz, J. (1997). "El herbivorismo en bosques húmedos del trópico." *WANI* 7: 8 - 10.
- Ruiz, J. (1999). "Mortalidad, crecimiento y fonología de plántulas de palo de mayo (*Vochysia ferruginea*). Expuestas a la herbivoría foliar en el bosque huracanado del caribe nicaragüense." *WANI* 24: 34 - 48.