Algunos problemas importantes en el estudio de las interacciones planta-herbívoro en los bosques tropicales

R. Dirzo y F. Stuart Chapin, III

(Participantes: R. Dirzo; F.S. Chapin III; P.D. Coley; D.H. Janzen; R. Marquis; L. McHargue; J. Núñez-Farfán; A.K. Oyama)

Es indudable que el número de problemas importantes en el estudio del herbivorismo en bosques tropicales es enorme; de algunos sólo tenemos una idea superficial. Por ello, en el presente informe presentamos sólo una selección de los problemas que se discutieron.

Problemas teóricos

1. ¿Estamos exagerando el papel de los metabolitos secundarios (MS) como reguladores del herbivorismo?

Típicamente, en bosques tropicales los niveles de daño son en general bajos (Coley, 1987; Dirzo, 1987; Janzen, 1987), aunque existen casos excepcionales (Coley, 1987; Marquis, 1987). Esta observación común sugiere que uno o varios factores efectivamente impiden el daño extensivo por herbívoros. En la literatura reciente, los MS han sido invocados como factor crucial de control del herbivorismo, entre otras cosas, debido a que se encuentran, en algunas especies, en grandes concentraciones y porque en varias instancias, pueden afectar negativamente la fisiología de los herbívoros (Rosenthal y Janzen, 1979). Sin embargo, pensamos que se debe tener una visión más amplia de diversos factores como controles potenciales. Es importante distinguir entre los factores de la planta misma o intrínsecos (*e.g.*, MS) y los ambientales o extrínsecos (*e.g.*, depredadores y parásitos de herbívoros, y factores físicos). Todos estos pueden actuar e interactuar para determinar la cantidad de herbivorismo en un escenario o una planta. Consideramos que no se debe centrar el énfasis en un solo factor, por ejemplo los MS.

Por otra parte, pensamos que una evaluación adecuada del papel de los MS debe tomar en consideración que para una determinada planta con un perfil dado de MS, no hay sino unas pocas especies de herbívoros (del total potencial) que actualmente la consumen. En estas circunstancias, desde el punto de vista de la planta, hay dos clases de herbívoros, los que la consumen y los que *no* la consumen. En el caso de estos últimos podría argumentarse que los MS de la planta juegan un papel importante al impedir que muchos herbívoros potenciales la consuman. Esta sería la primera evaluación al intentar definir el papel de los MS de una planta. Es decir, si algunos de los herbívoros de un hábitat no están limitados a entrar en contacto físico con la planta en cuestión (*e.g.*, no tienen problemas de encontrarla) y no la consumen, ¿se debe ésto al perfil de MS presentes en la planta?.

Por otra parte, los herbívoros que actualmente consumen a la planta en cuestión, muy probablemente han superado la barrera defensiva de sus MS y el estudio de los determinantes del grado de herbivorismo (en general no devastador) debe concentrarse en otros aspectos. Esto sin embargo, no necesariamente debe significar que los MS sean irrelevantes; es posible que los niveles de daño se deban a una interacción de los MS con otros factores extrínsecos e intrínsecos o ambos. Entre los intrínsecos se encuentran la calidad nutricional de la planta, in-

cluyendo el contenido de proteína, energía y agua (factores positivos) y la cantidad de fibra y la dureza del tejido (factores negativos), así como la fenología de la planta (p.ej, tiempo de producción y grado de sincronía de la foliación). En particular es importante definir la importancia e interacción entre los factores intrínsecos positivos y negativos, incluyendo los MS, como reguladores y mediadores del herbivorismo. Asimismo, es importante entender estos controles ya que su acción e interacción puede variar entre distintos sitios de un mismo bosque, por ejemplo sotobosque y claro; y entre distintos bosques, por ejemplo. bosques de suelos ricos (Barro Colorado, Los Tuxtlas, La Selva), en comparación con bosques de suelos pobres (como los de la cuenca del Amazonas, en Venezuela).

En cuanto a los factores extrínsecos, estudios recientes sugieren que algunos de ellos pueden ser también de importancia considerable. Entre estos resalta el considerable impacto de los depredadores de herbívoros. D.H. Janzen (com. pers.) presenta un caso que adecuadamente ilustra el punto. En el Parque Nacional Santa Rosa, se encontró que en sitios cercanos a una fuente de abundantes depredadores (nidos de hormigas y depredadores) de orugas defoliadoras, los niveles de daño (defoliación) sobre la planta huésped son considerablemente bajos, en comparación con sitios lejanos donde los niveles de defoliación son altos. La conclusión evidente es que el herbivorismo en una planta está determinado por complejos factores que van mucho más allá que su perfil de MS.

Finalmente, un corolario emergido de esta discusión es el planteamiento de que los herbívoros que sí consumen a una planta, pueden usar los MS de ésta como estimulante para reconocerla, mientras que los no consumidores, tal vez perciben los MS de la planta como repelentes. La frecuencia de ocurrencia de estos casos, es un campo abierto por explorar en bosques tropicales.

2. ¿Cuál es el impacto del herbivorismo sobre la planta?

Algunos autores (*e.g.* Marquis, 1987) han escrito al respecto, pero en nuestra discusión enfatizamos algunos aspectos de importancia en la evaluación. Centramos nuestra discusión en dos niveles de integración: el individual, y el poblacional.

El impacto del herbivorismo a nivel de la planta individual depende de varios componentes, principalmente: (i) el estado de desarrollo y tamaño de la planta. En general, parece ser que mientras más juvenil es el estado de desarrollo y tamaño de la planta, mayor es el impacto. Esto seguramente no es exclusivo de plantas tropicales, sin embargo en los trópicos, con frecuencia los estados tempranos de desarrollo de la planta son de tamaño y biomasa considerable (p.ej. las semillas de muchas especies arbóreas). Una consecuencia de esto es que aún en etapas supuestamente muy vulnerables al ataque, el daño no siempre es letal. Por lo tanto, una perspectiva importante en los trópicos parece ser la evaluación de las consecuencias posteriores al ataque. ¿Cuáles son las consecuencias para una planta cuando la semilla de la que emerge ha sido parcialmente consumida por fitófagos? (ver Dirzo, 1987). (ii). Otro aspecto es que el impacto al nivel individual depende del valor que el tejido atacado tenga para la planta . El punto crítico es determinar el valor relativo de un cierto tejido en términos del valor adaptativo (fitness) de la planta. (iii) Por otra parte, el impacto depende de la condición física y del sitio específico en que la planta se encuentra cuando es atacada. Este aspecto es crucial en los trópicos, donde la heterogeneidad espacial es grande y dinámica. Por ejemplo, es de esperar que el ataque a una plántula en condiciones de estrés lumínico típicas del sotobosque tenga un mayor impacto que sobre una plántula que se encuentra creciendo en un claro del bosque.

A nivel poblacional, consideramos importantes varios aspectos. El impacto demográfico depende precisamente de la demografía de la planta. Si las plántulas están destinadas a morir, por ejemplo debido a fenómenos densodependientes, una mortalidad intensa debida a herbivorismo será irrelevante. Lo mismo podría argumentarse con respecto al destino de la planta atacada en un sitio del bosque donde no se puede sobrevivir por condiciones ambientales adversas. Por ejemplo, las plántulas y juveniles de

Omphalea oleifera en Los Tuxtlas pueden ser letalmente defoliados por las larvas de *Urania fulgens;* este impacto puede ser demográficamente irrelevante si las plántulas y juveniles de *Omphalea* tienen una probabilidad muy baja de beneficiarse con la apertura de un claro del dosel, ya que los individuos de *Omphalea* que no crecen en claros no se reclutan como adultos reproductivos y están, por lo tanto, demográficamente muertos. Otro aspecto es que con frecuencia un impacto demográfico del herbivorismo puede ocurrir sólo a través de su interacción con otros factores poblacionales, en particular la competencia intra o interespecífica. Estudios experimentales de defoliación artificial han mostrado que niveles de daño promedio o aún exagerados, sólo causan impacto demográfico (alta mortalidad) cuando ocurren en condiciones de alta densidad (Dirzo, 1987). Una evaluación del posible impacto del herbivorismo requerirá, en la mayoría de casos, un enfoque experimental en combinación con observación de "experimentos naturales" que ocurren durante las irrupciones.

Una conclusión pertinente a los puntos I y II es el argumento de que la medición de los niveles de herbivorismo en una planta puede tener poco valor para evaluar el costo que implican para la planta: el costo real probablemente está escondido en procesos metabólicos no detectables fácilmente, y las posibles consecuencias del daño (a nivel individual y poblacional) son dependientes de otras variables interactuantes y además difíciles de evaluar sin manipulación.

3. Coevolución.

Este es un concepto ampliamente favorecido en ecología, y los trópicos no han escapado a esto, a pesar de que se ha escrito sobre las limitaciones y peligros en el uso de este concepto (*e.g.* Janzen, 1980; Dirzo, 1983). De nuestras discusiones concluimos en esencia que no es necesario invocar la coevolución para explicar, por ahora, la mayoría de interacciones entre herbívoros y plantas en los trópicos. Numerosas observaciones ejemplifican adecuadamente este punto. Por ejemplo, con la invasión reciente de la abeja africanizada a Santa Rosa (D.H. Janzen, com. pers.) se ha detectado que diversas especies de plantas parecen estar bien adaptadas en su interacción con el invasor reciente sin que existiera coevolución. Las semillas de *Dipteryx panamensis* (Fabaceae) son ávidamente consumidas por guatusas, las características con que *Dipteryx* interactúa con estos depredadores, muy probablemente son el resultado evolutivo de interacciones con otros animales desaparecidos hace miles de años; por lo tanto los atributos de la interacción presente muy improbablemente son el resultado de coevolución. Igualmente, observaciones con animales llevados al Parque Nacional Santa Rosa (D.H. Janzen, com. pers.), indican que sus preferencias alimenticias en Santa Rosa no coinciden con las que tienen en otros sitios; claramente, no hay coevolución. Además tenemos el problema de que es difícil probar la coevolución al no tener acceso a las poblaciones ancestrales.

Por estas razones, argumentamos que el camino más fructífero sería estudiar con precisión y sistemáticamente la ecología básica de la interacción entre herbívoros y plantas. Esto podría ayudarnos a detectar patrones y tal vez, ayudarnos a hacer inferencias de tipo evolutivo.

Los estudios de D.H. Janzen sobre lepidópteros y sus plantas huésped en Santa Rosa, son ejemplificativos de este punto. Por ejemplo, se ha encontrado que hay patrones muy distintos entre herbívoros especialistas y generalistas. Los lepidópteros generalistas presentan coloraciones aposemáticas (*e.g.* mariposas nocturnas de Santa Rosa) y urticantes (o ambas) mientras los especialistas son crípticos o nocturnos. Los especialistas viven pocas horas sin comer, por lo que generalmente permanecen en la misma planta durante todo el período de larva. En contraste, los generalistas pueden vivir 2-5 días sin comer. En ciertas especies de generalistas, un individuo pasa de un árbol de una especie a otro de diferente especie cada dos o tres días. Por eso en parte, necesitan coloración de advertencia. Los especialistas tienen tasas de crecimiento relativo muy rápidas y tiempos de vida adulta largos, mientras que los generalistas son de crecimiento lento y viven poco tiempo como adultos. La relevancia evolutiva de estos patrones se muestra en que los generalistas están representados por los satúrnidos, mientras

que los esfíngidos son todos especialistas (aunque el grado de especialización varía). Los especialistas tienen una importancia enorme; por ejemplo, incluyen 60% o más de las especies de lepidópteros en Santa Rosa y causan la mayor parte del daño hecho por herbívoros. Sin embargo, también pueden ser importantes los generalistas; es posible, por ejemplo, que estos constituyan una presión selectiva importante para que en muchas de las especies de árboles ocurra la brotación al inicio de las lluvias. Es posible pensar que si todas las especies producen hojas a un tiempo, la cantidad de daño que reciban será menor (saciedad de los herbívoros).

Problemas Técnicos

1. ¿Cómo evaluar los costos y beneficios de la defensa por medio de los MS?

Los compuestos secundarios pueden servir para evitar el daño de la mayoría de los herbívoros y también para minimizar el de los animales que sí comen la planta. Entonces, para evaluar los beneficios de estos compuestos se debe tener en cuenta todos los herbívoros potenciales y la probabilidad de mortalidad por otras fuentes, como hemos discutido. El costo de la defensa *per se* es difícil de estimar. Por una parte, existe el costo metabólico de sintetizar y mantener estos compuestos; la tasa de recambio de estos metabolitos todavía no se ha estudiado en las plantas tropicales. Más importante aún, el costo defensivo depende mucho de la cantidad y balance de recursos disponibles a la planta y del valor del tejido a la planta. El valor del tejido también es muy difícil de determinar porque depende del costo de reemplazamiento y de las posibles alternativas de inversión energética. Por otra parte, existe además la evaluación del posible costo ecológico. ¿Cuáles son las consecuencias de una cierta inversión de recursos y energía en la defensa, para una posible reducción del vigor y/o habilidad competitiva de la planta? Seguramente de nuevo se requiere un enfoque experimental.

2. ¿Cuáles son los efectos comparativos de otros herbívoros, aparte de los defoliadores y depredadores de semillas?

Existen tipos de herbivorismo muy difíciles de observar, por ejemplo el daño causado por los chupadores o los animales que viven bajo el suelo. En casos como éstos el punto más importante sería observar directamente (chupadores) o hacer experimentos de exclusión o de adición (de herbívoros subterráneos). Estos se deben hacer al principio en condiciones controladas de laboratorio, que nos den la pauta para estudios subsecuentes en el campo.

3. Necesidad de un servicio especializado en el análisis fitoquímico de plantas tropicales.

Las plantas de las regiones tropicales son bien conocidas por la diversidad de compuestos químicos (e.g. tóxicos) que se han extraído de ellas. El posible papel de los MS en la interacción planta-herbívoro lo discutimos anteriormente; sin embargo, es claro que el punto de partida es el análisis y detección eficientes de estos compuestos. Sin embargo, los ecólogos no tienen la experiencia adecuada con métodos fitoquímicos; son complicados, diversos, y requieren entrenamiento especializado. Debido a las diferencias metodológicas, sería casi imposible que los resultados pudieran compararse adecuadamente entre distintas regiones. Por eso nos parece sumamente importante tener un laboratorio central de servicio que realice los análisis fitoquímicos (fundamentalmente de MS) para todos los ecólogos que trabajan en los trópicos. Solamente en esa manera lograremos resultados comparables y de buena calidad. Como primer paso en esta necesidad, hemos escrito una propuesta formal para su difusión masiva.

Estudios coordinados

En este momento, estudios coordinados al nivel comparativo entre sitios tropicales serían muy útiles únicamente si se refieren a un problema muy específico, por ejemplo el efecto de la fertilidad del suelo sobre el herbivorismo en un grupo de especies dadas; tal vez entre un sitio de suelos pobres (Cuenca del Amazonas) y otro con suelos ricos (Los Tuxtlas, La Selva, Barro Colorado). Otro ejemplo concreto sería la comparación de interacción entre el colipato verde *(Urania fulgens)*, un herbívoro de amplia distribución en Mesoamérica, y su planta hospedera, por ejemplo en Panamá *(Omphalea diandra)* y en Los Tuxtlas *(O. oleifera)*.

REFERENCIAS

Coley, P.D. 1987. Patrones en las defensas de las plantas: ¿por qué los herbívores prefieren ciertas especies? Rev. Biol. Trop. 35, Supl. 1:151-164.

Dirzo, R. 1983. Sobre el significado del "co" en coevolución. Bol. Soc. Bot. Méx. 41.

Dirzo, R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en "Los Tuxtlas", Veracruz. Rev. Biol. Trop., 35 (Supl.): 119-131.

Janzen, D.H. 1980. When is it coevolution? Evolution, 34: 611-612.

Janzen, D.H. 1987. La fauna de larvas de lepidópteros del Parque Nacional Santa Rosa, un bosque seco del noroeste de Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 35, Supl. 1:222.

Marquis, R.J. 1987. Variación en la herbivoría foliar y su importancia selectiva en *Piper aricianum* (Piperaceae). Rev. Biol. Trop. 35, Supl. 1:133-150.

Rosenthal, G.A. & D.H. Janzen (eds.) 1979. Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press, New York.