



HERBIVORÍA Y CARACTERÍSTICAS FOLIARES EN FUNCIÓN DE LA EDAD EN HOJAS DE *PIPER* SP. (PIPERACEAE)

Estefanía Stanley

INTRODUCCIÓN

Los herbívoros tienen la capacidad de buscar y seleccionar su alimento, mostrando diferentes grados de preferencia que dependen de características presentes tanto en la planta hospedera como en el ambiente en que ésta se encuentra (Herrera & Pellmyr, 2002; Lambers *et al.*, 2008). Entre las características que la planta puede presentar se encuentran las condiciones de crecimiento, herbivoría anterior, química, morfología foliar y edad del individuo (Herrera & Pellmyr, 2002). La cantidad de compuestos estructurales producidos por la planta, por ejemplo, puede acumularse con la edad (Schaller, 2008), haciendo que los individuos se vuelvan más resistentes a la herbivoría con el tiempo. Lo mismo puede suceder dentro de un individuo si observamos estructuras como las hojas. Hojas más jóvenes son más consumidas por los herbívoros, ya que representan un recurso más nutritivo y presumiblemente no están tan defendidas por sustancias químicas, especialmente por los compuestos que reducen su digestibilidad (Coley, 1980; Turner, 2001). Entre estos compuestos, se encuentran la lignina, la celulosa y los fenoles, que se acumulan en las paredes celulares aumentando la dureza de la hoja a lo largo del tiempo (Schaller, 2008). Eventos como ataques por parte de herbívoros pueden promover una mayor síntesis y deposición de estos compuestos en la hoja, reforzando y aumentando la resistencia de la misma a futuros ataques (Lambers *et al.*, 2008). De esta forma, las hojas jóvenes presentan menor resistencia y, por tanto, serán preferidas por los herbívoros ante hojas viejas que se volvieron más resistentes a través de la acumulación de compuestos estructurales (Coley, 1980).

Muchos de los compuestos acumulados en las hojas son ricos en carbono (Coley, 1993), por lo que además de aumentar la resistencia de las hojas más viejas aumentarían su masa. Existe un índice denominado masa foliar por área (MFA) que comúnmente se utiliza para medir el balance entre el carbono y el nitrógeno presentes en las hojas (Wilson *et al.*, 1999). Un alto valor de MFA

representa gran alocaación de recursos en compuestos de defensa estructural (base de carbono) y menor cantidad de nitrógeno (Westoby *et al.*, 2002). Otra medida relacionada es la tensión foliar, que mide la fuerza necesaria para romper un fragmento de hoja. Por lo tanto, la tensión foliar es un buen indicador de la inversión en compuestos carbonados para defensa estructural y, por ende, de la resistencia que posee una hoja a daño mecánico (Cornelissen *et al.*, 2003).

En este contexto, el objetivo de este trabajo fue evaluar si la herbivoría y las características foliares cambian con la edad de las hojas. Para esto testé dos hipótesis: (1) hojas más viejas acumulan el efecto de la herbivoría, por lo que esperaríamos que hojas viejas tengan una mayor proporción de área foliar removida que hojas jóvenes; (2) con la edad de la hoja, aumenta la acumulación de carbono volviendo las hojas viejas más resistentes. Las predicciones para esta hipótesis son que las hojas viejas presentarán mayor tensión y MFA que las hojas jóvenes. Como modelo de estudio utilicé individuos de una misma especie de Piperaceae que presenta crecimiento alternativo de hojas (Souza & Lorenzi, 2008), con lo cual se diferencian fácilmente las hojas jóvenes de las viejas.

MATERIAL & MÉTODOS

Realicé este estudio en un área de floresta de restinga, en la Playa do Guarauzinho, localizada en el Núcleo Arpoador (24° 17' - 35' S; 47° 00' - 30' O), Estação Ecológica da Juréia-Itatins, ubicada en el litoral sur del estado de São Paulo. A partir de una trilla existente en el local, delimité una parcela de 10 por 20 m y colecté 30 muestras de individuos de *Piper* sp.. Para ser colectado, el individuo debía tener entre 1 y 2 m de altura y poseer por lo menos tres ramas con un mínimo de siete y un máximo de nueve hojas cada una. Para cada individuo seleccionado sorteé tres ramas y de ellas tomé tres hojas: la primera hoja expandida comenzando del extremo de la rama (denominada como joven), la última hoja de la rama (denominada como vieja) y

una hoja que se encontrara a la misma distancia de la primera y de la última (denominada como media). Realicé esta última selección contando la cantidad de nodos que separaban las hojas y, como la distancia entre nodos es constante a lo largo de cada rama, seleccioné la hoja del nodo equidistante de ambos extremos. En el caso en el que la cantidad de nodos fuera par, sorteé la hoja a extraer entre las dos hojas centrales.

Realicé tres medidas con las hojas colectadas de cada individuo. Primero medí el área foliar removida por los herbívoros. Para esto clasifiqué las hojas en seis clases de proporción de área removida (Dirzo & Domínguez, 1995): (0) ausencia de herbivoría; (1) 1 a 6% de remoción foliar; (2) 7 a 12%; (3) 13 a 25%; (4) 26 a 50%; (5) 51 a 100%. Luego de la clasificación de las hojas, calculé el índice de herbivoría, que es la media de las clases de las hojas para cada edad dentro de cada individuo. El índice varía de 0, cuando ninguna hoja presenta señales de herbivoría, hasta 5, cuando todas las hojas presentan más de 51% de área foliar consumida.

Para medir la tensión foliar, corté un fragmento rectangular de cada hoja, padronizando el ancho (1,1 cm), y coloqué ese fragmento en un tensiómetro (Hendry & Grime, 1993) para medir la fuerza (N) necesaria para romperlo. Excluí la nervadura central, ya que debido a la alta concentración de fibras de sustentación y vasos conductores, ésta es más resistente que el limbo foliar. Calculé la resistencia foliar dividiendo la fuerza por el ancho del fragmento (N/mm). Finalmente, para medir el MFA de las hojas, retiré una muestra sana de 110 mm² del limbo foliar. Sequé las hojas hasta el punto en que se presentaban quebradizas, para obtener la masa seca de las hojas. Pesé las muestras en una balanza semi-analítica y calculé el MFA dividiendo la masa (g) por el área (cm²) de cada una de las muestras.

Para evaluar si el índice de herbivoría difería significativamente con la edad de las hojas, calculé la media del índice de herbivoría para cada edad y, a partir de las medias que obtuve, calculé la media total. Calculé la diferencia entre las medias de cada edad y la media total y hallé la media de esas diferencias, utilizando la media de las diferencias como estadístico de interés. Luego, para evaluar si existían diferencias entre edades, tomé las edades par a par, calculé la diferencia entre sus medias y utilicé esas diferencias como estadísticos de interés. Permuté los valores de índice de herbivoría de las distintas edades para un individuo y generé una distribución de los estadísticos de interés realizando 10000 permutaciones. Por

último, comparé los valores observados para cada estadístico con los valores obtenidos a partir de las permutaciones para determinar si existían diferencias significativas. El mismo procedimiento fue realizado para la tensión foliar y el MFA.

RESULTADOS

El área foliar removida fue mayor en las hojas viejas y medias que en las hojas jóvenes ($p = 0,0001$, Figura 1). Sin embargo, las hojas jóvenes fueron más resistentes que las medias y viejas ($p = 0,0001$, Figura 2) y presentaron valores de MFA mayores ($p = 0,0001$, Figura 3).

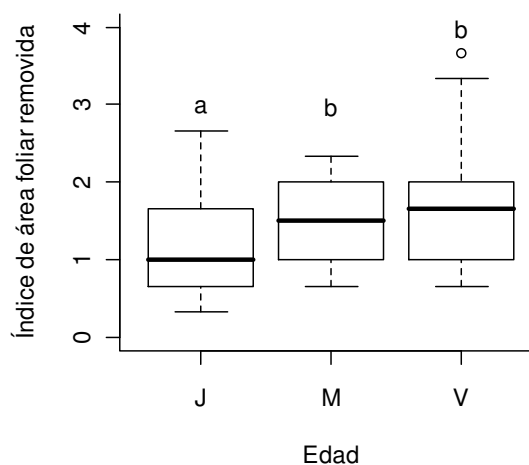


Figura 1. Índice de herbivoría foliar en *Piper* sp. en función de la edad. J = hoja joven; M = hoja de edad intermedia y V = hoja vieja. Las cajas representan el 50% de los datos, la barra horizontal dentro de las cajas representa la mediana, el intervalo entre la línea inferior y superior trazada representa el 95% de los datos y el círculo representa un punto extremo. Letras diferentes indican diferencias significativas entre clases de edad.

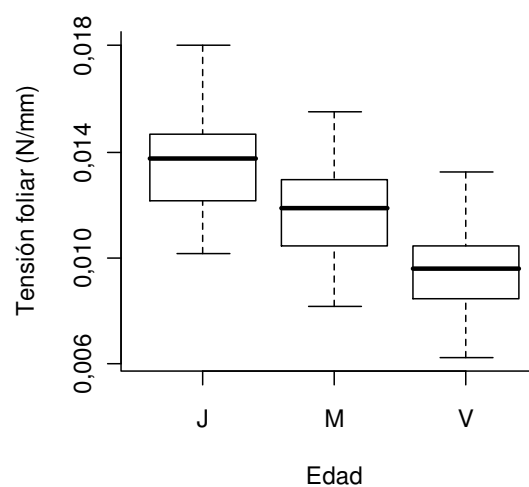


Figura 2. Tensión foliar en *Piper* sp. en función de la edad. J = hoja joven; M = hoja de edad intermedia y V = hoja vieja. Las cajas representan el 50% de los datos, la barra horizontal dentro de las cajas representa la mediana y el intervalo entre la línea inferior y superior trazada representa el 95% de los datos. Letras diferentes indican diferencias significativas entre clases de edad.

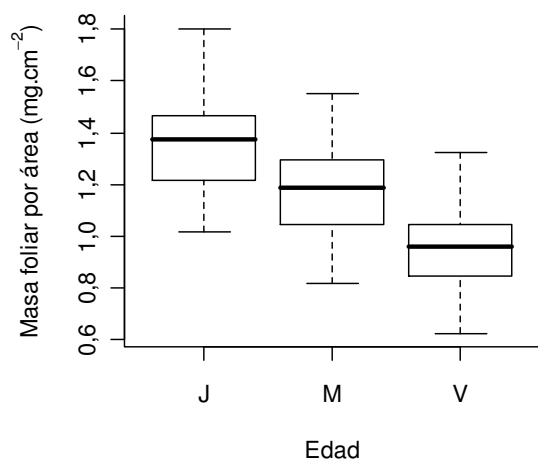


Figura 3. Massa foliar por área em *Piper* sp. em função de la edad. J = hoja joven; M = hoja de edad intermedia y V = hoja vieja. Las cajas representan el 50% de los datos, la barra horizontal dentro de las cajas representa la mediana y el intervalo entre la línea inferior y superior trazada representa el 95% de los datos. Letras diferentes indican diferencias significativas entre clases de edad.

DISCUSIÓN

La hipótesis de que se observaría mayor proporción de herbivoría en hojas viejas de *Piper* sp. que en hojas jóvenes fue corroborada por este estudio. Esto puede ser explicado porque que al estar expuestas por más tiempo a la acción de los herbívoros, el daño producido por ellos debe acumularse. Sin embargo, esta acumulación de daño no se da de forma lineal, sino siguiendo el modelo planteado por Marquitti (2009) para *Monstera adasonii* (Araceae). Según este modelo, el ataque por parte de los herbívoros se daría en un intervalo de tiempo muy corto en relación con la duración de la hoja (Marquitti, 2009). Probablemente, por esto no fueron encontradas diferencias en la proporción de área foliar removida entre hojas de edad media y vieja en *Piper* sp.. Otra explicación para este resultado sería que los herbívoros evalúen la herbivoría previa de la hoja (Herrera & Pellmyr, 2002). Durante el primer contacto entre un herbívoro y la planta de la cual pretende alimentarse, el herbívoro puede obtener información sobre el estado de la planta, como presencia de químicos de defensa y calidad nutricional (Schoonhoven *et al.*, 2005). Una hoja con herbivoría previa representaría un recurso de menor calidad, entonces se esperaría que el herbívoro rechace esa hoja y busque una mejor. De esta forma, existiría una determinada proporción de herbivoría a partir de la cual los herbívoros preferirían alimentarse de hojas menos consumidas, independiente de la edad las mismas. Sería interesante evaluar si la herbivoría previa

afecta la decisión del herbívoro, testando si hojas viejas no consumidas son preferidas por los herbívoros ante hojas jóvenes que presenten señales de herbivoría.

Refuté la segunda hipótesis propuesta, ya que hojas viejas de *Piper* sp. no presentaron ni mayor tensión foliar ni mayor MFA. Una posible explicación se basa en el tipo de planta utilizada como modelo. Por ser plantas pioneras, especies del género *Piper* presentan crecimiento rápido (Souza & Lorenzi, 2008), por lo que el tiempo de vida de las hojas es corto y las recambian asiduamente (Larcher, 2006). Por esto es común encontrar individuos de especies pioneras que invierten en defensas químicas metabólicamente más baratas y con una alta tasa de recambio (Coley, 1980). Además, las hojas nuevas tienen un metabolismo muy intenso, con alta capacidad fotosintética y metabolismo de nitrógeno muy activo (Larcher, 2006). En este contexto, la planta aloca más nutrientes y recursos de defensa a las hojas jóvenes que son las más amenazadas por los herbívoros (Larcher, 2006). Los recursos también pueden ser extraídos y realocados de las hojas viejas a las más jóvenes (Larcher, 2006). Este proceso disminuiría la cantidad de compuestos de defensa estructural en las hojas viejas, dejándolas menos resistentes. La acumulación de estas sustancias (que poseen base de carbono) en las hojas jóvenes podría volverlas más resistentes y proporcionarles mayor masa, explicando lo observado para las variables medidas.

Otras estructuras de defensa como los tricomas también están presentes en las hojas de *Piper* sp.. Estos tricomas aumentan su densidad a medida que la hoja envejece (*obs. pers.*). La presencia de tricomas es una estrategia de defensa utilizada por algunas plantas para combatir la herbivoría y la densidad de éstos aumenta cuando las hojas son atacadas (Schaller, 2008). Estudios futuros podrían evaluar si la presencia de tricomas o su aumento de densidad tienen algún efecto sobre las medidas tomadas en este estudio.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todos los participantes del curso Ecología da Mata Atlântica, compañeros, monitores y profesores, por el ánimo y la alegría a lo largo de todo el curso. Quiero agradecer especialmente a Paula A. Condé por el intercambio de ideas y la ayuda en el campo, a Matías M. Pires y Marcel Baz por la ayuda con los análisis y a Glauco Machado y Leda Lorenzo por las correcciones y críticas al trabajo.

REFERENCIAS

- Coley, P.D. 1980. Effects of leaf age and plant life history patterns of herbivory. *Nature*, 284: 545-546.
- Coley, P.D. 1993. Gap size and plant defense. *Trends in Ecology and Evolution*, 8:1-2.
- Cornelissen, J.H.C.; S. Lavorel; E. Garnier; S. Díaz; N. Buchmann; D.E. Gurvich; P.B. Reich; H. ter Steege; H.D. Morgan; M.G.A. van der Heijden; J.G. Pausas & H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 335-380.
- Dirzo, R. & C.A. Domínguez. 1995. Plant-herbivore interactions in mesoamerican tropical dry forest, pp. 305-25. Em: *Seasonally dry tropical forest*. (S.H. Bullock; A. Mooney & E. Medina, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Hendry, G.A.F. & J.P. Grime. 1993. *Methods in comparative plant ecology: a laboratory manual*. Chapman & Hall, Londres.
- Herrera, C.M. & O. Pellmyr. 2002. *Plant-animal interactions – Evolutionary approach*. Blackwell Science, Cornwall.
- Lambers, H.; F.S. Chapin III & T.L. Pons. 2008. *Plant physiological ecology*. Springer, New York.
- Larcher, W. 2006. *Ecofisiologia vegetal*. RiMa, São Carlos
- Marquitti, F.M.D. 2009. A hora certa de comer folhas de *Monstera adansonii* (araceae) En: *Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica”* (G. Machado; P.I.K. Prado & A.A. Oliveira, eds.). USP, São Paulo.
- Schaller, A. 2008. *Induced plant resistance to herbivory*. Springer, New York.
- Schoonhoven, L.M.; J.J.A. van Loon & M. Dicke. 2005. *Insect-plant biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Souza, V.C. & H. Lorenzi. 2008. *Botânica sistemática*. Instituto Plantarum de Estudos da Flora Ltda., São Paulo.
- Turner, I.M. 2001. *The ecology of trees in the tropical rain forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Westoby, M.; D.S. Falster; A.T. Moles; P.A. Vesk & I.J. Wright. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variations between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33:125-59.
- Wilson, P.J.; K. Thompson & J.G. Hodgson. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143:155-162.