



INTENSIDAD DE LA HERBIVORÍA EN DOS TIPOS DE SUELO EN LA RESERVA FORESTAL FORTUNA

¹Yosiat A. Vega Rovira, ^{1,3}Angélica Rodríguez, ^{2,3}Rosa Villarreal & ^{1,3}Juan A. Bernal Vega†

¹Universidad Autónoma de Chiriquí, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Museo de Peces Agua Dulce e Invertebrados (MUPADI).

²Herbario de la Universidad Autónoma de Chiriquí (UCH).

³Universidad Autónoma de Chiriquí, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Departamento de Biología.

E-mail: yosiat13@gmail.com; yosiat.vega@unachi.ac.pa; rod2175@yahoo.com; vivirreal@yahoo.com.mx;

RESUMEN

La herbivoría es una de las interacciones de mayor impacto en los trópicos debido a que la vegetación está expuesta a una mayor abundancia y riqueza de folívoros. Se determinó el nivel de herbivoría, la abundancia y diversidad de folívoros, y su relación con el tipo de suelo en la Reserva Forestal Fortuna (RFF). Se evaluó la herbivoría de febrero a septiembre de 2014 en dos parcelas (Honda A y Pinola) en cinco especies vegetales: *Cupania seemanii*, *Faramea multiflora*, *Guarea glabra*, *Inga alba* y *Osteophloeum platyspermum*. Se obtuvieron 170 especímenes pertenecientes a nueve órdenes, 38 familias, 29 géneros y 64 morfoespecies pertenecientes a las clases Insecta, Malacostraca y Gastropoda. El índice de Shannon-Weaver indicó una alta diversidad en la RFF (3.47 para Honda A y 3.67 para Pinola). Honda A presentó 14.6 % de daño foliar y un índice de herbivoría de 2.05; mientras que Pinola fue 12.4 % y un índice de 1.96. Los porcentajes de herbivoría registrados en este estudio, se mantuvieron dentro del intervalo de daño para bosques tropicales que va de 12 %-40 %, pero no sigue el patrón teórico fundamentado en la disponibilidad de nutrientes en el suelo.

PALABRAS CLAVES

Herbivoría, diversidad, invertebrados folívoros, andesítico, riolítico.

INTENSITY OF HERBIVORY IN TWO TYPES OF SOIL IN THE RESERVA FORESTAL FORTUNA

ABSTRACT

Herbivory is one of the most impactful interactions in the tropics because the vegetation is exposed to a greater abundance and richness of folivores. We determined the level of herbivory, the abundance and diversity of folivores, and their relationship with the type of soil in the Fortuna Forest Reserve (RFF). The herbivory was evaluated from February to September 2014 in two plots (Honda A and Pinola) in five plant species: *Cupania seemanii*, *Faramea multiflora*, *Guarea glabra*, *Inga alba* and *Osteophloeum platyspermum*. We obtained 170 specimens belonging to nine orders, 38 families, 29 genera and 64 morphospecies belonging to the Insecta, Malacostraca and Gastropoda classes. The Shannon-Weaver index indicated a high diversity in the RFF (3.47 for Honda A and 3.67 for Pinola). Honda A showed 14.6% leaf damage and a herbivory index of 2.05; while Pinola was 12.4% and an index of 1.96. The percentages of herbivory recorded in this study were kept within the range of damage for tropical forests that goes from 12% -40%, but not following the theoretical pattern due to the availability of nutrients in the soil.

KEY WORDS

Herbivory, diversity, invertebrate folivores, andesitic, rhyolitic.

INTRODUCCIÓN

La herbivoría es una de las interacciones bióticas que ocasionan un mayor impacto en las comunidades naturales (Crawley 1983, Dirzo 1984). Los bosques tropicales son los ecosistemas de mayor productividad, ya que soportan mayores niveles de herbivoría (McNaughton *et al.* 1989, Vásquez *et al.* 2007, Dirzo & Boege 2008, Gutiérrez-Granados & Dirzo 2009). Un mayor porcentaje de follaje podría favorecer la presencia una mayor abundancia y riqueza de herbívoros; lo cual podría incidir en una elevada tasa de herbivoría (Dirzo & Boege 2008). Se estima que aproximadamente el 10 % de la productividad primaria terrestre se mueve en dirección de los herbívoros (Coley, Bryant & Chapin 1985). Estos pueden influir significativamente en la riqueza de especies de plantas y su abundancia relativa. Además, los herbívoros pueden ser componentes causales de la heterogeneidad espacial (Crawley 1983).

La respuesta ante el ataque de los herbívoros dependerá de la disponibilidad de nutrientes y de la edad de la planta (Hunter & Schultz 1995, Karban & Baldwin 1997). Se considera la herbivoría una fuerza importante y decisiva en el proceso evolutivo de las plantas (Marquis 1984, 1987, Marquis *et al.* 2012), ya que esta es determinante en la dinámica foliar. Tiffin (2000) y Calixto *et al.* (2015), señalan que son escasos y de vital importancia, los estudios sobre las interacciones insecto-planta, donde se evalúe la abundancia y diversidad de herbívoros, el daño causado por estos en un cierto lapso de tiempo, el efecto que tiene sobre el ciclo vital, la tolerancia y los diferentes mecanismos de defensa producidos por las plantas.

Se ha detectado que los insectos son el agente causal de gran parte de la herbivoría; en una variedad de hábitats que van desde bosques templados a tropicales (Janzen 1981, Crawley 1983, Dirzo 1987). Los adultos de las familias Chrysomelidae (Coleoptera), Formicidae (Attini: Hymenoptera) y larvas de lepidópteros, constituyen en forma colectiva, los más efectivos folívoros en los bosques (Dirzo & Domínguez 1995).

Los estudios y evaluaciones sobre la diversidad de ciertos grupos de animales como los insectos permiten detectar cambios ambientales muy leves; ya que estos son muy buenos indicadores de la salud y el estado de perturbación del sitio o hábitat donde se encuentran, debido a que algunas especies son muy sensibles a pequeños cambios ambientales como la contaminación u otros. De acuerdo con Inoue (1996), los estudios sobre diversidad y la complejidad de los hábitats que esta ocupa; así como el efecto que tienen los factores que ocasionan disturbios en las comunidades, permiten un mejor entendimiento de las respuestas de los ecosistemas tropicales a los cambios ocurridos en el ámbito local y global.

Esta investigación se realizó con la finalidad de determinar la variación de la tasa de herbivoría y la diversidad de invertebrados folívoros en relación con el tipo de suelo presente en las parcelas Honda A y Pinola de la Reserva Forestal Fortuna.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La Reserva Forestal Fortuna (RFF) se encuentra en la región norte - occidental de Panamá, ubicada a UTM 371130.3 E y 963133.1 N, en los distritos de Gualaca y San Lorenzo en la provincia de Chiriquí (Andersen *et al.* 2010). La RFF cuenta con una superficie de 19 500 hectáreas; cubierta en su mayor parte por Bosque Altimontano Perennifolio, el cual está distribuido entre las zonas Caribe (entre 1 500 a 2 000 m.s.n.m.) y Pacífica (entre 1 800 y 2 300 m.s.n.m.) [ANAM 2000].

En la RFF se han establecido una serie de parcelas en las cuales se realizan estudios de manera permanente. De estas parcelas se seleccionaron dos (Honda A y Pinola); las cuales difieren en el tipo de suelo. Honda A se encuentra ubicada a 363667 E y 967549 N y a 1155 m.s.n.m., y Pinola se encuentra a 361505 E y 967905 N y a 1135 m.s.n.m.

Recolecta de datos en campo

En cada parcela se muestrearon aproximadamente 20 árboles jóvenes (de aproximadamente 2.4 metros de altura) de *F. multiflora*, *G. glabra*, *I. alba*, *O. platyspermum* y *C. seemannii*. *C. seemannii* solo estuvo presente en la parcela de Pinola. Las recolectas se realizaron de febrero a agosto de 2014, de forma manual y con el método de golpeo sobre los árboles evaluados. Los invertebrados recolectados fueron colocados en frascos con alcohol al 95 %, y rotulados con sus respectivos datos de colecta, para luego ser identificados en el Museo de Peces de Agua Dulce e Invertebrados (MUPADI) de la Universidad Autónoma de Chiriquí.

En los árboles muestreados, se pintaron los peciolos de las hojas nuevas para poder diferenciarlas de las maduras. Se cuantificó el porcentaje de herbivoría de cada árbol utilizando la categorización establecida por Dirzo & Domínguez (1995); en la cual se establecen las siguientes categorías de daño foliar: 0=0 %, 1=0.1-6.0 %, 2=6.1-12.0 %, 3=12.1-25.0 %, 4=25.1-50.0 %, 5=50.1-100.0 %.

Medición de parámetros climáticos y de suelo

Previo a la recolecta de datos en campo, en cada parcela se midieron los siguientes parámetros climáticos: precipitación anual (mm), precipitación en estación seca (mm) y temperatura (promedio °C). Adicionalmente, se tomó una muestra de suelo en cada parcela para determinar los siguientes parámetros: pH, nitrógeno inorgánico (ug/cm³), la tasa de N:P en suelo, fósforo (ug/cm³), calcio (ug/cm³), potasio (ug/cm³), magnesio (ug/cm³) y el tipo de suelo.

Análisis estadísticos

Con los datos de porcentaje de herbivoría se calculó el índice de herbivoría $IH=(ni * i)/N$ para cada especie, donde ni = número de hojas por categoría, i = categoría de herbivoría y N = total de hojas por especie (Dirzo & Domínguez 1995). Posteriormente, se analizaron los datos utilizando las pruebas estadísticas de Kruskal-Wallis y U de Mann-Whitney [Milton 2002]. Con las frecuencias de las categorías de herbivoría, se realizó una prueba de Chi² de Bondad de Ajuste. Esta misma prueba se utilizó para comparar el número de hojas observadas de cada categoría de herbivoría entre las especies vegetales estudiadas. Para los análisis estadísticos se utilizaron los paquetes estadísticos SPSS 25 (IBM 2017) y Statistica 7 (StatSoft 2004).

RESULTADOS

Herbivoría foliar

En la parcela Honda A se encontró que existen diferencias altamente significativas entre las frecuencias de hojas con daño bajo a intermedio (categorías 1, 2 y 3) y aquellas hojas que no presentaron daño o presentaron un daño elevado (categorías 0, 4 y 5) [$X^2= 10$, g.l.= 5, $p<0.0001$]. Respecto al porcentaje de herbivoría foliar por especie vegetal, en Honda A se observó que en el caso de *F. multiflora* y *G. glabra*, hay un porcentaje de herbivoría foliar más bajo de febrero a junio ($12.5 \pm 2.2\%$ - $10.1 \pm 2.3\%$ en *F. multiflora* y $18.7 \pm 2.2\%$ - $11.6 \pm 2.4\%$ para *G. glabra*), con un drástico incremento de junio a julio ($19.3 \pm 5.2\%$ en *F. multiflora* y $25.4 \pm 5.0\%$ para *G. glabra*) y posteriormente, un descenso de julio a agosto (Fig. 1). Por otra parte, *I. alba* y *O. platyspermum* registraron un porcentaje de herbivoría foliar

más bajo de febrero a julio ($16.1 \pm 2.2\%$ - $17.2 \pm 5.2\%$ en *I. alba* y $15.7 \pm 2.3\%$ - $10.7 \pm 5.2\%$ en *O. platyspermum*) y posteriormente, un ligero incremento del porcentaje de herbivoría foliar de julio a septiembre ($17.2 \pm 5.2\%$ - $21.8 \pm 2.6\%$ en *I. alba* y $10.7 \pm 5.2\%$ - $18.0 \pm 2.5\%$ en *O. platyspermum*) [Fig.1].

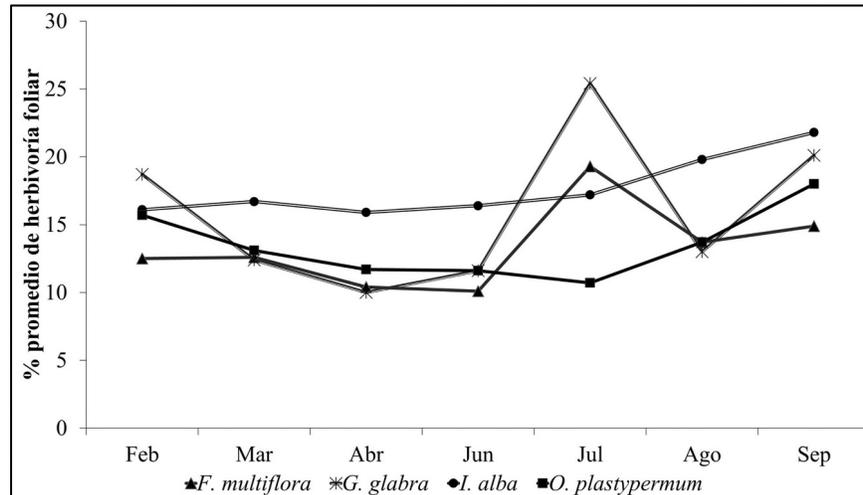


Fig. 1 Porcentaje de herbivoría foliar mensual de las especies *F. multiflora*, *G. glabra*, *I. alba* y *O. platyspermum* en la parcela Honda A, Reserva Forestal Fortuna, Panamá

En la parcela Pinola, se registró que existen diferencias altamente significativas entre las frecuencias de hojas con daño bajo a intermedio (categorías 1, 2 y 3) y las hojas que no presentaron daño o presentaron un daño elevado (categorías 0, 4 y 5) [$X^2= 12$, g.l.= 5, $p<0.0001$]. Con relación al porcentaje de herbivoría foliar por especie vegetal, en Pinola, *I. alba* mostró una disminución de febrero ($18.8 \pm 3.7\%$) a abril ($6.8 \pm 2.3\%$), con un leve incremento de abril ($6.8 \pm 2.3\%$) a julio ($9.5 \pm 1.5\%$), y posteriormente un leve descenso de julio ($9.5 \pm 1.5\%$) a septiembre ($7.3 \pm 2.9\%$). Por su parte, *O. platyspermum* presentó dos picos de incremento del porcentaje de herbivoría foliar ($16.1 \pm 3.1\%$ en marzo, y $14.2 \pm 1.6\%$ en julio). *F. multiflora* mostró una elevación del porcentaje de herbivoría foliar en marzo ($19.3 \pm 3.1\%$), con una posterior tendencia a disminuir hasta

septiembre, y luego un leve incremento ($13.0 \pm 3.0 \%$). En el caso de *G. glabra*, se presentó una tendencia al decrecimiento de la herbivoría foliar durante el estudio, con dos picos de leve incremento en junio ($12.5 \pm 1.8 \%$) y agosto ($12.6 \pm 1.7 \%$). *C. seemannii* mostró un patrón de constante decrecimiento hasta abril, mes en el cual se presentó un leve incremento del porcentaje de herbivoría foliar ($13.2 \pm 2.4 \%$). En esta parcela se presentaron porcentajes medios de herbivoría foliar entre 4.6 y 20.2 %, con una tendencia general a un decrecimiento de la herbivoría foliar (Fig. 2).

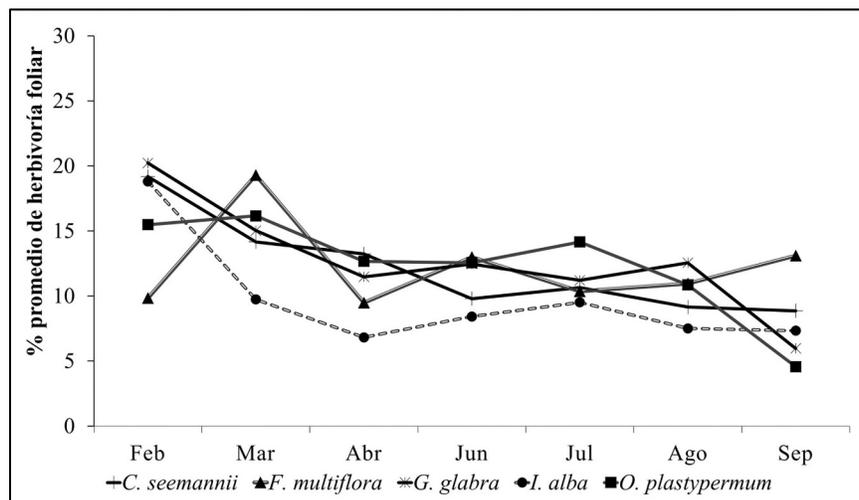


Fig. 2 Porcentaje de herbivoría foliar mensual de las especies *C. seemannii*, *F. multiflora*, *G. glabra*, *I. alba* y *O. platyspermum* en la parcela Pinola, Reserva Forestal Fortuna, Panamá

Una prueba de Kruskal-Wallis encontró que existen diferencias significativas en los porcentajes promedios de herbivoría foliar entre las cuatro especies monitoreadas en la parcela Honda A ($W= 11.872$, $g.l.= 3$, $p= 0.008$). Otra prueba de Kruskal-Wallis reportó que existen diferencias significativas en los porcentajes promedio de herbivoría foliar entre las cinco especies vegetales en la parcela de Pinola ($W= 17.522$, $g.l.= 4$, $p= 0.002$). Una prueba adicional excluyendo a *C. seemannii* encontró que existen diferencias significativas en los porcentajes promedio de herbivoría foliar de las

otras cuatro especies monitoreadas (Kruskal-Wallis: $W= 15.370$, g.l.= 3, $p= 0.002$).

Una prueba de U de Mann-Whitney mostró que existen diferencias significativas entre los porcentajes promedios de herbivoría foliar entre las parcelas Honda A y Pinola ($U= 1769.5$, $p= 0.009$). En una prueba adicional donde se excluye a *C. seemannii* se encontró que las diferencias en los porcentajes promedio de herbivoría foliar entre las parcelas Honda A y Pinola son significativas (U de Mann-Whitney: $U= 1353.5$, $p= 0.006$).

Una prueba de χ^2 de Bondad de Ajustes confirmó que existen diferencias altamente significativas entre las frecuencias de cuatro categorías de daño foliar: 1 (0.1-6 %), 2 (6.1-12 %), 3 (12.-25 %) y 4 (25.1-50 %), [$X^2= 34.71$, g.l.= 3, $p= 0.0001$ para Honda A y $X^2= 38.69$, g.l.= 3, $p= 0.0001$ para Pinola]. En ambas pruebas, se excluyeron las categorías 0 (0 %) y 5 (50.1-100 %), debido a que no se registraron árboles con esas categorías de daño foliar.

Índice de herbivoría foliar

En términos generales, en Pinola se presentó una tendencia general hacia la disminución del índice de herbivoría foliar; con los picos más altos en febrero (2.11) y abril (1.86). En Honda A, de febrero (2.04) a abril (1.83) se observó un descenso en el índice de herbivoría foliar; a partir de abril se produjo un incremento casi sostenido en el índice de herbivoría foliar (Fig. 3).

Una prueba de Kruskal-Wallis reportó que existen diferencias significativas entre el índice de herbivoría foliar de las especies vegetales de la parcela de Honda A ($W= 16.962$, g.l.= 3, $p= 0.001$). Esta misma prueba realizada para Pinola, mostró que no existen diferencias significativas entre los índices de herbivoría foliar de las cinco especies vegetales evaluadas en la parcela ($W= 8.437$, g.l.= 4, $p= 0.077$). Una prueba adicional, donde se excluye a *C. seemannii* encontró que existen diferencias significativas entre los índices de herbivoría foliar ($W= 15.866$, g.l.= 3, $p= 0.001$).

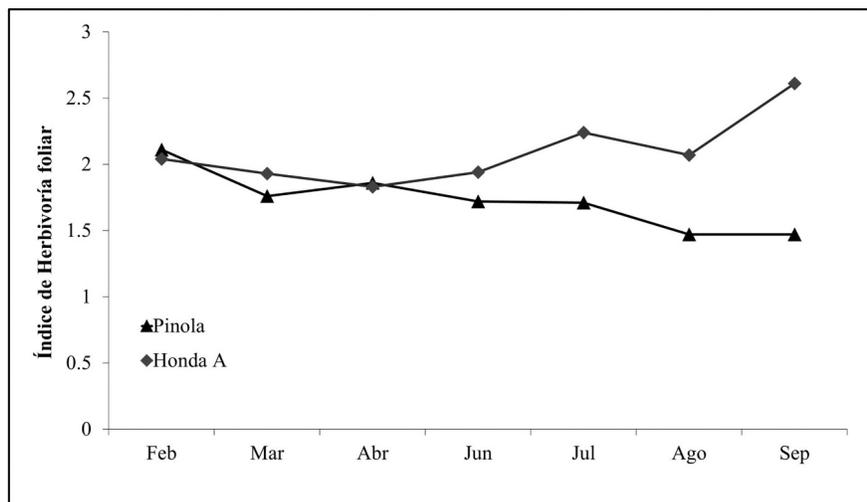


Fig. 3 Índice de herbivoría foliar mensual en las especies *C. seemannii*, *F. multiflora*, *G. glabra*, *I. alba* y *O. platyspermum* en las parcelas Honda A y Pinola, Reserva Forestal Fortuna, Panamá

Una prueba U de Mann-Whitney mostró que no existen diferencias significativas en relación a los índices de herbivoría foliar entre ambas parcelas ($U= 1957.5$, $p= 0.208$). Una prueba adicional donde se excluye *C. seemannii* también encontró que no existen diferencias significativas entre los índices de herbivoría foliar entre las parcelas ($U= 1559.5$, $p= 0.221$).

Evaluación de la abundancia, diversidad y distribución mensual

Se obtuvo un total de 170 especímenes de invertebrados folívoros recolectados sobre los árboles jóvenes de las especies vegetales evaluadas; el 44.1 % (75 de 170) fueron recolectados en Pinola y el 55.8 % (95 de 170) fueron recolectados en Honda A. Se identificaron especímenes de tres clases (Insecta, Malacostraca y Gastropoda), nueve órdenes, 38 familias, 29 géneros y 64 morfoespecies (Cuadro 1). El 77.65 % de los especímenes pertenecían a la clase Insecta.

La figura 4 muestra que existe un comportamiento similar en relación al índice de diversidad mensual de invertebrados folívoros entre ambas

parcelas. En febrero, Honda A presentó una diversidad media ($H' = 2.36$) y Pinola una diversidad alta ($H' = 2.75$). De marzo a abril se observó un descenso en la diversidad ($H'_{\text{Honda A}} = 1.56$, $H'_{\text{Pinola}} = 1.09$); con un incremento de abril a junio ($H'_{\text{Honda A}} = 2.27$, $H'_{\text{Pinola}} = 2.25$). Finalmente, de junio a septiembre hubo una tendencia a disminuir la diversidad ($H'_{\text{Honda A}} = 1.66$, $H'_{\text{Pinola}} = 1.56$). El Índice de Morisita-Horn indicó un 25.26 % de similitud en la diversidad de invertebrados fólívoros entre ambas parcelas.

Cuadro 1. Abundancia mensual de invertebrados recolectados por parcela en la Reserva Forestal Fortuna, Panamá

Parcela	Feb	Mar	Abr	Jun	Jul	Ago	Sep	Total
HondaA	8	17	6	17	30	9	8	95
Pinola	23	12	3	12	8	11	6	75
Total	31	29	9	29	38	20	14	170

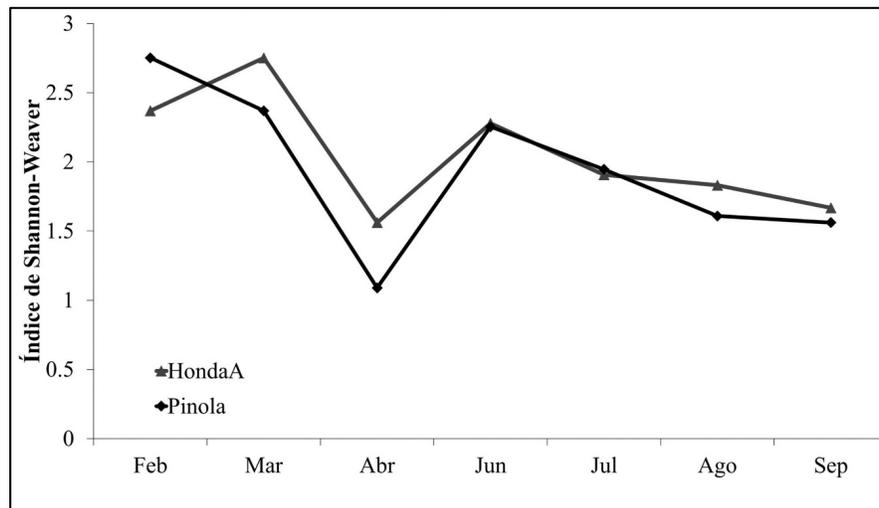


Fig. 4 Índice de Shannon-Weaver mensual para las parcelas de Honda A y Pinola. Reserva Forestal Fortuna, Panamá

En la parcela de Honda A, el 38.94 % (37 de 95) de los folívoros fueron recolectados sobre *O. platyspermum*, seguido por *G. glabra* (24.0 % o 18 de 75), *F. multiflora* (27.36 % o 26 de 95) e *I. alba* (1.05 % o 1 de 95). Por su parte, en Pinola el (54.66 % o 41 de 75) de los folívoros fueron recolectados sobre *O. platyspermum*, seguido por *G. glabra* (32.63 % o 31 de 95), *C. seemannii* (13.33 % o 10 de 75). *F. multiflora* (6.66 % o 5 de 75) e *I. alba* (1.33 % o 1 de 75) presentaron una menor cantidad de invertebrados folívoros (Cuadro 2).

Cuadro 2. Distribución de invertebrados folívoros por especie vegetal, Reserva Forestal Fortuna, Panamá

Especie vegetal	Parcelas		Total
	Honda A	Pinola	
<i>C. seemannii</i>	-	10	10
<i>F. multiflora</i>	26	5	31
<i>G. glabra</i>	31	18	49
<i>I. alba</i>	1	1	2
<i>O. platyspermum</i>	37	41	78
Total	95	75	170

* *C. seemannii* no estuvo presente en la parcela de Honda A.

En Honda A y en Pinola, se encontraron diferencias altamente significativas entre las frecuencias de invertebrados folívoros recolectados sobre las especies vegetales monitoreadas (Prueba Chi² de Bondad de Ajuste: X²= 31.61, g.l.= 3, p= 0.0001 para Honda A y X²= 57.40, g.l.= 4, p= 0.0001 para Pinola).

Evaluación de los parámetros físicos-químicos de las parcelas

Las parcelas de Honda A y Pinola se encuentran a altitudes similares, 1 155 y 1 135 m.s.n.m., respectivamente. La precipitación anual y la precipitación en la estación seca es mayor en Honda A. Ambas parcelas presentan temperaturas promedias (°C) similares. Honda A presenta un suelo de tipo riolítico y Pinola de tipo andesítico. El pH del suelo es ligeramente mayor en Pinola (5.44). El nitrógeno inorgánico (ug/cm³), fosforo (ug/cm³), calcio (cmol/cm³), potasio (cmol/cm³) y

magnesio (cmol/cm³) son mayores en Pinola; mientras que la tasa de N:P en suelo es mayor en Honda A (Cuadro 3).

Cuadro 3. Parámetros físicos-químicos en las parcelas Honda A y Pinola, Reserva Forestal Fortuna, Panamá

Variable	Parcelas	
	Honda A	Pinola
Altitud (m s.n.m.)	1 155	1 135
Precipitación anual (mm)	6 700	3 570
Precipitación en estación seca	1 400	500
Temperatura (promedio en °C)	18.1	18.4
Tipo de suelo	Riolítico	Andesítico
pH de suelo	4.63	5.44
Nitrógeno inorgánico (ug/cm ³)	3.4	10.1874468
Tasa de N:P en suelo	38.0907393	5.1299266
Fósforo (ug/cm ³)	0.08926054	1.9858855
Calcio (cmol/cm ³)	0.01974775	7.49520249
Potasio (cmol/cm ³)	0.00963489	0.18774277
Magnesio (cmol/cm ³)	0.01638699	1.23009908

DISCUSIÓN

Los porcentajes promedios de herbivoría foliar en las especies vegetales (*C. seemannii*, *F. multiflora*, *G. glabra*, *I. alba* y *O. platyspermum*) monitoreadas en las parcelas de Honda A y Pinola, estuvieron entre 10.7 % y 21.8 %. Estos niveles de herbivoría son similares a los reportados por Andersen *et al.* (2010), y mayores que los registrados por Gutiérrez-Granados & Dirzo (2009) en plántulas de *B. alicastrum* Sw ubicadas en zonas de extracción forestal (4.6 %) y en zonas de reserva (6.2 %). También, superiores a los valores documentados por DiMarco *et al.* (2004), en un estudio sobre especies leñosas de un bosque templado de América del Sur, donde el daño por herbivoría foliar fue de 3.0 % a 20.0 % por especie vegetal. Por su parte, Coley & Barone (1996), señalan que en bosques de zonas tropicales el daño por herbivoría se sitúa entre el 12.0-48.0 %, aun cuando las plantas de estas zonas tienden a estar mejor protegidas. Lo

anterior sugiere que, altos niveles de herbivoría podrían ser atribuidos a la presión que ejercen los herbívoros.

Independientemente de la parcela en la que estuvieran ubicadas, en este estudio *G. glabra*, *I. alba* y *O. platyspermum* registraron los promedios de herbivoría más altos (15.01 %, 13.79 % y 13.51 %, respectivamente). En esta misma reserva forestal, Andersen *et al.* (2010) reportaron que *G. cuneata* var. *Gracilis* Vahl y *C. tepejilote* Liebm mostraron daños por herbivoría del 12.0 % y 40.0 %, respectivamente. Estudios realizados por Martínez-Pachón *et al.* (2010) en *Inga* St.-Hil y por Brenes-Arguedas *et al.* (2006) en *Inga spectabilis* Vahl, documentaron niveles de daño foliar de 8.4 % y 13.0 %, respectivamente.

En Honda A se registró un porcentaje promedio de herbivoría foliar de 14.6 %; mientras que en Pinola fue de 12.4 %. Un porcentaje de herbivoría más alto en Honda A, posiblemente está asociado a una mayor abundancia de herbívoros en esta parcela. Es importante señalar que, los patrones de daño foliar registrados en las especies evaluadas, no se ajustaron a lo expuesto por la teoría de Coley *et al.* (1985); la cual, propone que la influencia de un conjunto de herbívoros semejantes en abundancia y diversidad sería menor en plantas que crecen en ambientes con suelos pobres en nutrientes; provocando una menor herbivoría. Sin embargo, hay evidencia disponible de que esta hipótesis no puede aplicarse a toda la comunidad de árboles (Guevara 2005). De igual manera, Coley & Barone (1996) y Coley (1987), indican que la respuesta a los cambios en una serie de factores (por ejemplo, tasa de crecimiento, defensas químicas, disposición de nutrientes, entre otras); especialmente en la abundancia de invertebrados folívoros, son los causantes de hasta un 75 % de la pérdida de biomasa. No obstante, es importante destacar que Honda A, registró una mayor precipitación y un suelo pobre en nutrientes (riolítico). Estos dos últimos factores han sido asociados a niveles de herbivoría más bajos (Coley 1987). También se ha documentado que, niveles elevados de CO₂ pueden alterar la composición química de las plantas (Peñuelas & Estiarte 1998, Awmack & Leather 2002); reduciendo el valor nutritivo para los

herbívoros (Cornelissen 2010); lo cual puede provocar niveles de herbivoría más bajos. De igual manera, el cambio climático afecta a los herbívoros directamente a través de respuestas fisiológicas e indirectamente a través de cambios en el contenido de nitrógeno y compuestos secundarios de las plantas (De Lucia *et al.* 2012).

Ambas parcelas reportaron índices de herbivoría similares (Honda A 2.61 y Pinola 1.47), aun cuando difieren en la precipitación anual (6 700 mm en Honda A y 3 470 mm en Pinola), en la precipitación en estación seca (1 400 mm en Honda A y 500 mm en Pinola), en el tipo (riolítico en Honda A y andesítico en Pinola) y en la composición del suelo (específicamente en, nitrógeno inorgánico, tasa de N:P en suelo y calcio). Honda A posee una mayor concentración de la tasa de N:P en suelo, pero tiene una menor concentración de nitrógeno inorgánico y calcio. Respecto a lo anterior, se ha documentado que plantas que crecen en suelos pobres en nutrientes, aumentan el número de defensas para disminuir la pérdida de área foliar por el ataque de herbívoros (Crawley 1983, Coley 1983, Coley *et al.* 1985, Janzen & Waterman 1984, Price *et al.* 1989, Fine *et al.* 2006, van Zandt 2007, Kursar *et al.* 2009). Por su parte, Andersen *et al.* (2010), en un estudio desarrollado en esta misma reserva, encontraron que el 85% de las plantas de la familia Arecaceae presentes en suelos tratados con una adición de N, presentaron entre un 29 % (suelo andesítico) y 24 % (suelo diacítico) de daño foliar, mientras que el 72 % de plantas presentes en un suelo con menor concentración de N (tratamiento control) registraron entre un 16 % y 19 % de daño foliar. En esta investigación se reportaron índices de herbivoría similares a los registrados por Fajardo *et al.* (2009) en un estudio sobre *Psychotria racemosa* Rich (1.27 ± 0.68); mientras que Martínez-Pachón *et al.* (2010) documentaron índices de herbivoría más altos en plantas de rápido ($IH'=2.40$), que en especies de lento crecimiento ($IH'=1.02$).

En este estudio fueron más frecuentes las categorías de daño foliar bajo a intermedio [específicamente, 1 (0.1-6.0 %), 2 (6.1-12.0 %) y 3 (12.1-25.0 %)], con 33.0, 28.5 y 17.0 %, respectivamente. Una mayor frecuencia de estas categorías de daño foliar, podrían ser atribuidas a la presencia defensas físicas y químicas en las plantas. En otros estudios

se ha documentado que, a medida que las hojas maduran, adquieren un amplio arsenal de defensas físicas y químicas (por ejemplo, tricomas, pelos, dureza de la hoja, espinas, látex y presencia de diferentes metabolitos secundarios) que le sirven como defensa contra el ataque de folívoros (Berish 1986, Agrawal & Fishbein 2006, Marquis *et al.* 2012, Calixto *et al.* 2015). Estas defensas tienen un efecto en las tasas de herbivoría; debido a que los invertebrados folívoros prefieren consumir hojas jóvenes ricas en nutrientes y que posean un menor número de defensas físicas y químicas (Coley & Barone 1996). De manera similar al presente estudio, Martínez *et al.* (2010), reportaron diferencias significativas entre las categorías de daño foliar en plantas de lento y rápido crecimiento ($X^2= 361.5$ g.l.= 11 $p= 0.0001$), donde predominaron las categorías de daño foliar 1, 2 y 3. Por su parte, Fajardo *et al.* (2009) reportaron una elevada frecuencia de las categorías de herbivoría 0 (25.8 %) y 1 (44.4 %) en frutos de *Psychotria racemosa* Rich. Futuras investigaciones deberían enfocarse en evaluar la abundancia y diversidad de herbívoros por estrato, los tipos de defensas físicas y químicas, y el efecto del cambio climático, los niveles de precipitación, el contenido de N foliar y las tasas de crecimiento en el daño foliar. Estas investigaciones deben ser conducidas por un periodo de tiempo más amplio.

Un total de 170 especímenes (95 en Honda A y 75 en Pinola) de invertebrados folívoros (distribuidos en 29 géneros, 64 morfoespecies, 38 familias y nueve órdenes y tres clases) fueron recolectados en los árboles jóvenes de las especies vegetales evaluadas. La abundancia registrada en este estudio fue menor que la reportada en plantaciones de cultivos mixtos y monocultivos de cuatro especies maderables nativas (2 974 especímenes) en la Reserva de Extracción Maderera en Sardinilla, Colón, Panamá (Santos *et al.* 2009). Por otra parte, Basset (1992) reportó 2 271 especímenes distribuidos en 88 familias. Posiblemente una menor abundancia registrada en este estudio podría ser atribuida a un menor tiempo de muestreo y una menor extensión del área de estudio. Similar a lo reportado por Coley & Barone (1996), en este estudio la mayoría de los herbívoros folívoros pertenecían a la clase Insecta. En este estudio se registró una alta diversidad de invertebrados folívoros ($H'=3.47$ para Honda A y $H'=3.67$ para

Pinola); lo cual, es similar ($H'=3.59$) a lo reportado por Santos *et al.* (2009). En un estudio de diversidad de insectos en el sotobosque de la selva lluviosa de Colombia, se reportaron índices de diversidad de entre $H'=1.54$ y $H'=2.71$ (Naranjo & Chacón 1997).

La existencia de gradientes en la vegetación (los cuales, permiten la diversificación y estratificación de los organismos), la movilidad de los invertebrados folívoros, las relaciones entre organismos (por ejemplo, depredación, parasitismo, etc.), así como, la disponibilidad de alimento (lo cual puede tener un mayor o menor efecto sobre la diversidad de los diferentes estratos del bosque) [Basset *et al.* 1992, Steppuhn & Baldwin 2008], son algunos de los factores que pueden influir en la abundancia y diversidad de organismos. En este estudio, la abundancia de especímenes recolectados pudo verse afectada por factores; tales como, las especies vegetales presentes en las parcelas muestreadas, la época de muestreo, un esfuerzo de muestreo insuficiente y por el método de captura utilizado; debido a que la RFF es una zona con elevada precipitación, lo cual, pudo incidir en que los invertebrados folívoros pudiesen ser arrastrados por la lluvia. De acuerdo a Wilson (1988) a medida que se aumenta la latitud, la temperatura y la inestabilidad climática son menores; mientras que la estacionalidad promueve la diversidad de insectos herbívoros en los bosques tropicales.

CONCLUSIONES

En la Reserva Forestal Fortuna, se registran porcentajes promedios de herbivoría foliar entre 10.7 % y 21.8 % en las especies vegetales monitoreadas (*C. seemanii*, *F. multiflora*, *G. glabra*, *I. alba* y *O. platyspermum*); los cuales, están por debajo de lo reportados para bosques de zonas tropicales. La parcela Honda A con un suelo riolítico y escaso de nutrientes, reporta un porcentaje promedio de herbivoría foliar de 14.6 % y un índice de herbivoría de $IH=2.61$; mientras que, Pinola con un suelo andesítico y rico en nutrientes, registra un porcentaje promedio de herbivoría foliar de 12.4 % y un índice de herbivoría de $IH=1.47$. Estos últimos resultados, contradicen lo expuesto por otros autores, quienes manifiestan que plantas que

habitan en suelos pobres en nutrientes experimentan una menor herbivoría, como resultado de un aumento en su arsenal de defensas físico-químicas. Categorías de daño foliar bajo a intermedio; específicamente, 1 (0.1-6.0 %), 2 (6.1-12.0 %) y 3 (12.1-25.0 %) se presentan con mayor frecuencia, sugiriendo una buena salud de las especies vegetales monitoreadas. La abundancia total de invertebrados folívoros fue de 170 individuos; 95 recolectados en Honda A y 75 en Pinola. Ambas parcelas registran una alta diversidad ($H' = 3.47$ en Honda A y $H' = 3.67$ en Pinola) de invertebrados folívoros. El efecto que tienen los invertebrados folívoros en el daño foliar depende de la abundancia y diversidad de éstos; la cual, a su vez puede verse afectada por la composición florística del bosque, la época de muestreo, las características intrínsecas de las especies vegetales, el método de captura empleado, las condiciones ambientales (climáticas y edáficas) del suelo, entre otras.

AGRADECIMIENTOS

A James Dalling y Katie Heinneman del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI) por brindar la oportunidad de realizar el estudio en la Reserva Forestal Fortuna. A Tomás Ríos y Yussef Aguirre por colaborar con la identificación entomológica. A Osiris Murcia por ayudar con parte de las pruebas estadísticas.

REFERENCIAS

Agrawal, A. A. & M. Fishbein. 2006. Plant defense syndromes. *Ecology*, 87: 132-149.

Andersen, K. M., Corre M. D., Turner B. L., and Dalling J. W. 2010. Plant soil associations in a lower montane tropical forest: physiological acclimation and herbivore-mediated responses to nitrogen addition. *Functional Ecology*. 24(6). 1171-1180.

Awmack, C. S. & Leather, S. R. (2002). Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Review of Entomology*, 47(1), 817–844.

Autoridad Nacional del Ambiente, Panamá (ANAM). 2000. Mapa de Vegetación de Panamá.

Basset, Y. 1992. Host specificity of arboreal and free-living insect herbivores in rain forest. *Biol. J. Linn. Soc.*, 47: 115-133.

Berish, C. 1986. Leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) select nitrogen-rich foliage. *American Midland Naturalist*, 115: 267-276.

Brenes-Arguedas T., Coley P. D. & Kursar T. A. 2009. Las plagas o la sequía como determinantes de la distribución de plantas a lo largo de un gradiente de precipitación tropical. *Ecology* 2009 Jul;90(7):1751-61.

Calixto, E. S., Lange, D. & K. Del-Claro. 2015. Foliar anti-herbivore defenses in *Qualea multiflora* Mart. (Vochysiaceae): Changing strategy according to leaf development. *Flora*, 212: 19-23.

Coley, P. D., Bryant, J. P. & F. S. Chapin III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defenses. *Science*, 230: 895-899.

Coley, P. D. & J. A. Barone. 1996. Herbivory and Plant defenses in Tropical Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 27. 305-305.

Coley, P. D. 1987. Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: the role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytologist*. 106(1): 251-263.

Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, 53: 209-233.

Cornelissen, J. H., Sibma, F., Van Logtestijn, R. S., Broekman, R. A. and Thompson, K. 2011. Leaf pH as a plant trait: species-driven rather than soil-driven variation. *Functional Ecology*, 25: 449-455.

Crawley, M. J. 1983. Herbivory. The dynamics of animal-plants interactions. University of California Press, *Berkeley*, 52-65 pp.

De Lucia, E., Nabity P., Zavala J., and M. Berenbaum. 2012. Climate change: resetting plant-insect interactions. *Plant Physiol.* 160:1677–1685.

DiMarco, R., Russo, G. & A. G. Farji-Brener. 2004. Patrones de herbivoría en seis especies leñosas del bosque templado de América del Sur: evidencia preliminar a favor de la hipótesis del balance carbón-nutrientes. Asociación Argentina de Ecología. *Ecología Austral*.14: 39-43.

Dirzo, R. & K. Boege. 2008. Patterns of herbivory and defense in tropical dry and rainforests. *In: Walter, C. & S. Schnitzer (Eds.)*. 2010. Tropical forest community ecology. Chapter 13. 210-241 pp.

Dirzo, R. & C.A. Domínguez. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forest. *In: Bullock S.H., Mooney H.A. & E. Medina (Eds.)*. Seasonally Dry Tropical Forest. Cambridge University Press. 304-325 pp.

Dirzo, R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en Los Tuxtlas, Veracruz. *In: Clark, D.A., R. Dirzo & N. Fetcher (Eds.)*. Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos. *Revista Biología Tropical*. 35: 119-131.

Dirzo, R. 1984. Herbivory, a phytocentric overview. *En: Dirzo R. y Sarukhan J. Eds. Perspectives in plant population biology*. 279–289, Sinauer Assoc. Inc. Publ., Sunderland, Mass, USA.

Fajardo, F., Leguízamo, C. & M. Ramírez. 2009. Efecto de la herbivoría sobre la producción de frutos en *Psychotria racemosa* Rich. (Rubiaceae). Interacción planta-animal: Ecología evolutiva y conservación Universidad de Colombia. 28-34.

Fine, P., Miller, Z., Mesones, I., Irazuzta, S., Appel, H., Stevens, M., Sääksjarvi, I., Schultz, J. & P.D. Coley. 2006. The growth-defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology*, 87: 150-162.

Guevara, J. E. 2005. Tasas de herbivoría en dos tipos de bosques de tierra firme en la Amazonia central. Memorias Curso de Ecología da Floresta Amazónica, INPA. Brasil. 340 pp.

Gutiérrez-Granados, G. & R. Dirzo. 2009. Remoción de semillas, herbivoría y reclutamiento de plántulas de *Brosimum alicastrum* (Moraceae) en hábitats con manejo forestal contrastante de la selva maya, Quintana Roo, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 85: 51-58.

Hunter, M. D. & J.C. Schultz. 1995. Fertilization mitigates chemical induction and herbivore responses within damaged oak trees. *Ecology*, 76: 1226-1232.

IBM Corp. Released. 2017. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 25.0. Armonk, NY: IBM Corp.

Inoue, T. 1996. Biodiversity in Western Pacific and Asia and action plan for the first phase of DIWPA. 13-31 pp. *In*: Turner I.M., Diong C.H., Lim S.S. L. & P.K.L. Ng. (eds). Biodiversity and The Dynamics of Ecosystems. DIWPA series.

Janzen, D. H. & P. G. Waterman. 1984. A seasonal census of phenolics, fiber and alkaloids in foliage of forest trees in Costa Rica: some factors influencing their distribution and relation to host selection by Sphingidae and Saturniidae. *Biological Journal of Linnean Society*, 21: 439-454.

Janzen, D. H. 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica*, 13: 271-282.

Karban, R. & I. T. Baldwin. 1997. Induced responses to herbivory. University of Chicago Press, Chicago. 330 pp.

Kursar, T. A., K. G. Dexter, J. Lokvam, R. T. Pennington, J. E. Richardson, M. G. Weber, E. T. Murakami, C. Drake, R. McGregor and P. D. Coley. (2009) The evolution of anti-herbivore defenses and their contribution to species coexistence in the tropical tree genus *Inga*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. USA 106: 18073-18078

Marquis, R. J., Ricklefs, R. E. & L. Abdala-Roberts. 2012. Testing the low latitude/high defense hypothesis for broad-leaved tree species. *Oecologia*.169:811-820.

Marquis, R. J. 1987. Variación en la herbivoría foliar y su importancia selectiva en *Piper arieianum* (Piperaceae). *Revista de Biología Tropical*,35: 133-150.

Marquis, R. J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science*, 226: 537-539.

Martínez-Pachón, E., Moreno, M. & M. A. Cuervo. 2010. Herbivoría en plantas de crecimiento rápido y lento de un bosque húmedo tropical de Colombia: una prueba de disponibilidad de recursos, Interacción planta-animal: Ecología evolutiva y conservación, Universidad de Colombia. 16-27.

McNaughton, S. J., Oesterheld, M., Frank, D. A. & K. J. Williams. 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature*, 341:142-144.

Naranjo, L., & De Ulloa, P. 1997. Diversidad de Insectos y Aves Insectívoras de Sotobosque en Hábitats Perturbados de Selva Lluviosa Tropical. *Caldasia*, 19(3), 507-520

Peñuelas, J. and Estiarte, M. 1998. Can Elevated CO₂ Affect Secondary Metabolism and Ecosystem Function? *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 20-24.

- Price, P. W. 2002. Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research*, 17(2), 241–247
- Santos Murgas, A., Barrios, H. E. & I. G. Luna. 2009. Diversidad de insectos en cuatros especies de plantas maderables nativas establecidas en monocultivos y cultivos mixtos en Sardinilla, Panamá. *Entomotropica* 24(1): 11-22.
- StatSoft, Inc. (2004). STATISTICA (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com.
- Steppuhn, A. & I. T. Baldwin. 2008. Induced defenses and the cost-benefit paradigm. Springer Science Business. Chapter 3: 61-88.
- Tiffin, P. 2000. Mechanisms of tolerance to herbivore damage: what do we know? *Evolutionary Ecology*, 14(5): 523-536.
- van Zandt, P. A. 2007. Plant defense, growth, and habitat: a comparative assessment of constitutive and induced resistance. *Ecology*, 88(8): 1984-1993.
- Vásquez, P. A., Grez, A., Bustamante, R. & J. Simonetti. 2007. Herbivory, foliar survival and shoot growth in fragmented populations of *Aristotelia chilensis*. *Acta Oecologica*, 31: 48-53.
- Wilson, E. O. 1988. The current state of biological diversity. 3-18 pp. *In*: Wilson E. O. (Ed.). *Biodiversity* National Academy Press, Washington. 521 pp. <https://www.nap.edu/read/989/chapter/2#6>

Recibido 30 de mayo de 2019, aceptado 12 de febrero de 2020.