

# Consumo foliar de las especies arbóreas en bosques templados xeromórficos del este de la Provincia Buenos Aires, Argentina

Leaf consumption of tree species in xeromorphic, temperate forests of eastern Buenos Aires Province, Argentina

MARCELO F. ARTURI<sup>1,4</sup>, MARIA A. RELVA<sup>2</sup> y ALEJANDRO D. BROWN<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Laboratorio de Investigación en Sistemas Ecológicos y Ambientales, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata, Diagonal 113 Nro 469, (1900) La Plata, Buenos Aires, Argentina

<sup>2</sup> Centro Regional Universitario Bariloche. Universidad Nacional del Comahue. Casilla de Correo 1336, (8400) Bariloche, Río Negro, Argentina

<sup>3</sup> Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas, Facultad de Ciencias Naturales e I.M. Lillo Universidad Nacional de Tucumán, Casilla de Correo 34, (4107) Yerba Buena, Tucumán, Argentina

E-mail:<sup>4</sup> lisea@isis.unlp.edu.ar

## RESUMEN

Se estudió la pérdida de área foliar producida por insectos en las especies dominantes de un bosque de *Celtis tala* Gill ex Planch (Ulmaceae) y *Scutia buxifolia* Reiss (Rhamnaceae) en el este de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. La estimación se realizó sobre hojas obtenidas en trampas de caída recolectadas durante un año. El consumo en estas especies se comparó con el de otras dos especies arbóreas acompañantes mediante determinaciones del porcentaje de hojas consumidas en ramas del año. Se analizó la relación entre los porcentajes de hojas consumidas y las características foliares de las especies y el tipo de exposición (hojas de sol-sombra). El área foliar perdida para el año de muestreo representó el 8,7 % del total de la caída para las especies dominantes en conjunto. La mayor parte del consumo se concentró en las clases de tamaño foliar que aportan mayor proporción de área foliar en las dos especies dominantes. Las hojas de sol presentaron menores porcentajes de consumo, mayor dureza y menor contenido de agua que las de sombra. El consumo correlacionó negativamente con la dureza de las hojas y positivamente con el contenido de agua. Estas correlaciones se observaron tanto al analizar las hojas de sol y sombra separadamente como en conjunto.

**Palabras clave:** folivoría, área foliar, *Celtis tala*, *Scutia buxifolia*, talares.

## ABSTRACT

Leaf area loss for two dominant tree species in a *Celtis tala* Gill ex Planch (Ulmaceae) and *Scutia buxifolia* Reiss (Rhamnaceae) forest was studied at eastern Buenos Aires, Argentina. Leaf consumption in these species was compared with that of the other two tree species also present in that forest. These comparisons were made through estimation of consumed leaves/total leaves ratio on twigs formed during the last growing season. Consumption was related to leaf characteristics and exposition (sun and shade leaves). Annual leaf area loss was 8.7 % of total fall for two dominant species as a whole. For two dominant species, the most of consumption occurred on that foliar size which accounted greater foliar area. Sun leaves showed lower consumption higher toughness and lower water content than shaded ones. Consumption was negatively correlated with toughness and positively with water content. These correlations were observed either when sun and shade leaves were analyzed together or separate.

**Key words:** folivory, leaf area, *Celtis tala*, *Scutia buxifolia*, talares.

## INTRODUCCION

El área foliar consumida por insectos representa entre el 5% y el 30% de la producción anual en distintos tipos de bosques del mundo (Mattson & Addy 1975, Coley et al. 1985, Schowalter et al. 1986) y entre el 6% y el 12% en bosques templados de latifolia-

liadas en Estados Unidos (Bray 1964, Reichle et al. 1973, Dudd & Shure 1994) y de Australia (Lowman 1992). Las características físicas y químicas de las hojas se han utilizado para explicar las diferencias de consumo foliar entre especies (Feeny 1970, Chapin 1980, Coley 1980, 1983, Coley et al. 1985) y variaciones estacionales

del consumo en una misma especie vegetal (Feeny 1970). Según Coley (1983) la dureza y el contenido de agua son mejores predictores del consumo foliar que las características químicas. Las hojas de sol y sombra de las especies arbóreas pueden diferir en su tamaño dureza y contenido de agua (Dudt & Shure 1994) y estas características podrían determinar diferentes tasas de consumo. Las diferencias de consumo pueden estar relacionadas además con la tasa de crecimiento, la posición sucesional y la probabilidad de encuentro por parte de los consumidores (Cates & Oriens 1975, Chabot & Hicks 1982, Coley 1983, Coley et al. 1985, Chew & Courtney 1991).

Diversos trabajos han propuesto que las especies de bajo crecimiento, o baja tasa de renovación, presentan una mayor inversión en defensas antiherbívoros. Esta relación se vincula en algunos casos con la mayor probabilidad de encuentro por parte de los consumidores que presentan las hojas más longevas (Coley 1980, Chabot & Hicks 1982, Chew & Courtney 1990). En otros casos se ha explicado como una mayor tendencia a la conservación de recursos propia de las especies de bajo crecimiento (Chapin 1980, Coley 1983, Coley et al. 1985).

Los bosques xeromórficos, templado cálidos del NE de la Provincia de Buenos Aires están dominados por dos especies arbóreas y existen dos especies acompañantes (Goya et al. 1992). Las hojas de estas especies presentan diferencias en sus características físicas así como en su fenología. Existe una especie caducifolia y otras especies con hojas persistentes de diferentes tasas de renovación (Murriello et al. 1993). El objetivo de este trabajo fue estimar la pérdida de área foliar causada por invertebrados en un bosque templado cálido y analizar las diferencias de consumo entre especies y entre hojas de sol y sombra, en relación con las características físicas de las hojas y su fenología.

#### MATERIALES Y METODOS

El trabajo se llevó a cabo en un bosque templado cálido con codominancia de *Celtis*

*tala* Gill ex Planch, (Ulmaceae) y *Scutia buxifolia* Reiss, (Rhamnaceae), 20 km al SE de la localidad de Magdalena (35° 11'S, 57° 17'O) donde la temperatura media anual es de 16° C con una media invernal de 10° C y estival de 22° C. La precipitación alcanza los 900 mm anuales con máximos durante la primavera y el otoño. Estos bosques, conocidos como talares, se distribuyen por el este de la provincia de Buenos Aires ocupando sitios en los que, la alta permeabilidad de los suelos, determina condiciones de mayor xericidad con respecto a los suelos zonales (Parodi 1940, Vervoort 1967, Goya et al. 1992). El área estudiada representa la porción de su distribución en la que los talares presentan mejor estado de conservación. Las especies dominantes representan el 90% de los parámetros estructurales del bosque con una densidad total de 900 ind·ha<sup>-1</sup> y un área basal total de 30 m<sup>2</sup>·ha<sup>-1</sup> (Goya et al. 1992). En la nomenclatura botánica se siguió a Cabrera y Zardini (1978). Los lepidópteros arborícolas pueden considerarse los principales consumidores foliares. Las especies más frecuentes en la zona son *Papilio perrheus*, *Morpho catenarius*, *Heliconius phyllis*, *Actinote* sp., *Callicore candrena*, *Pseudoscada erruca*, *Clorippe* sp. y *Diogas gilipus*.

La caída anual de hojas constituye una estimación de la producción foliar anual (Whittaker & Woodwell 1971, Ogawa 1977) bajo el supuesto del estado estable de la biomasa foliar en bosques maduros. El sector de bosques estudiados ha permanecido alrededor de 50 años sin que se realizaran extracciones madereras y las características estructurales permiten considerarlos como bosques maduros. Además, el valor total de caída de hojarasca de estos bosques se encuentra dentro del rango esperado sobre la base de las características climáticas del área (Arturi et al. 1996). Por este motivo se utilizó la caída foliar como un estimador de la producción y el área faltante en las hojas como un estimador de la proporción de área perdida respecto de la producción anual. Además se realizaron recuentos de hojas consumidas y no consumidas en ramas del año y se determinó la dureza y el contenido de agua en hojas de sol y sombra

de cada especie. La dureza y el contenido de agua son buenos predictores de las tasas de consumo (Coley 1983) y su determinación es muy sencilla en relación a las características químicas. Por este motivo sólo se utilizaron esas variables para evaluar las diferencias de consumo entre especies y entre hojas de sol y sombra.

*Caída de hojas*

El muestreo se llevó a cabo utilizando 20 trampas de malla plástica de sección circular de 0,5 m<sup>2</sup> de superficie. Las mismas fueron dispuestas al azar en una clausura de 40 x 40 m. El material fue recolectado a intervalos que variaron entre una y tres semanas durante un año (mayo de 1988-mayo de 1989) y secado en estufa a 70°C. En cada fecha de recolección se utilizó la hojarasca proveniente de cinco trampas seleccionadas al azar para la estimación del área foliar perdida por folivoría. Para realizar dicha estimación se separó la totalidad de las hojas por especie, por clases de tamaño y por el porcentaje de área faltante en cada hoja. Dentro de cada clase de tamaño foliar se determinó el número y porcen-

taje de hojas con alguna evidencia de consumo, el área faltante (suma del área faltante para todas las hojas de la clase) y el porcentaje que ésta representó con respecto al área total de la clase.

Se determinó el período de actividad de los folívoros a partir de la caída de sus deyecciones en las 20 trampas.

Se analizaron las diferencias de consumo entre las distintas clases de tamaño foliar para *C. tala* y *S. buxifolia* mediante análisis de regresión lineal simple. Como variables independientes se utilizaron: el tamaño foliar (superficie promedio de una hoja perteneciente a una clase dada), el número de hojas en cada clase y el área foliar total de la clase. Como variables dependientes se utilizaron dos indicadores de consumo: número de hojas consumidas y el área faltante para cada clase de tamaño. Mediante el mismo tipo de análisis se evaluó la relación entre el porcentaje de hojas consumidas y el porcentaje de área faltante en cada clase de tamaño. Los valores de tamaño foliar fueron transformados utilizando raíz cuadrada en todos los casos para linearizar la variable.

TABLA I

Coefficientes de regresión (b) y R<sup>2</sup> de las regresiones del número de hojas consumidas y el área perdida sobre el tamaño, la frecuencia y el área total por clase de tamaño foliar para las especies arbóreas de los bosques del este de Buenos Aires, Argentina. G.L.: grados de libertad, \*\*: P<0,01, \*: P<0,05, +: no significativo

Regression coefficients (b) and R<sup>2</sup> for regressions of consumption indicators against size, frequency and total area by foliar size class for tree species in eastern Buenos Aires forests, Argentina

Especies		Variables independientes			Variables dependientes		
		Número de hojas consumidas por clase de tamaño			Área perdida por clase de tamaño		
		b	R <sup>2</sup>	g.l.	b	R <sup>2</sup>	g.l.
<i>C. tala</i>	Tamaño foliar medio	16,28	0,11 +	8	17,31	0,44 *	8
	Número total de hojas por clase de tamaño	0,54	0,95 **	8	0,21	0,52 *	8
	Área foliar total por clase de tamaño	0,15	0,80 **	8	0,09	0,98 **	8
<i>S. buxifolia</i>	Tamaño foliar medio	-34,01	0,11 +	10	47,73	0,49 *	10
	Número total de hojas por clase de tamaño	0,41	0,96 **	10	0,03	0,11 +	10
	Área foliar total por clase de tamaño	0,32	0,43 *	10	0,11	0,92 **	10

El área perdida por folivoría se incrementa por la expansión foliar posterior al consumo. Dicho incremento conduce a una sobrestimación del área removida por los consumidores (Reichle et al. 1973, Coley 1980). Por este motivo se hace referencia al área faltante ó perdida y no al área consumida.

#### Recuentos en ramas del año

A lo largo de una transecta se determinaron puntos cada 5 m para el recuento de las hojas consumidas y no consumidas en las ramas del año. En cada punto se muestreó sólo la rama más cercana a una línea vertical imaginaria ubicada sobre el mismo. Además de *C. tala* y *S. buxifolia*, se incluyeron dos especies arbóreas perennifolias acompañantes: *Jodina rhombifolia* H. et A. (Santalaceae) y *Schinus longifolius* (Lindl.) Speg. (Anacardiaceae). El muestreo se realizó dentro del bosque y en los bordes externos del mismo a fin de evaluar diferencias entre hojas de sombra y de sol. El muestreo se extendió hasta haber alcanzado cincuenta ramas por especie y por tipo de exposición. Los recuentos se realizaron en el mes de marzo e incluyeron ramas del año exclusivamente. Esta restricción permitió evitar, en el caso de las especies perennifolias (*S. buxifolia*, *J. rhombifolia* y *S. longifolius*), la posible inclusión de hojas producidas durante la temporada de crecimiento anterior y que tuvieron mayor tiempo de exposición a la actividad de los folívoros.

#### Características foliares

La dureza se estimó a través del peso necesario para que un vástago metálico de 5 mm de diámetro atravesase la superficie de la hoja excluyendo la nervadura media (Feeny 1970). En las hojas de sol de *S. longifolius* no fue posible realizar estas mediciones debido a que, por su pequeño tamaño, siempre se incluía la nervadura media en la superficie de perforación. Su dureza fue estimada a partir del valor obtenido para las hojas de sombra de dicha especie y de las diferencias de dureza entre sol y sombra observada para las otras especies previa comprobación de la falta de interacción especies- ambiente. Esta extrapolación se consideró aceptable para su utilización en correlaciones por rangos.

El contenido de agua se determinó por diferencia entre peso fresco y peso seco de cinco grupos de veinte hojas para cada especie.

Las diferencias en los porcentajes de hojas consumidas, dureza y contenido de agua entre especies y tipo de exposición (sol-sombra) fueron evaluadas mediante análisis de varianza de dos vías con un diseño factorial y test de Tukey a posteriori (Sokal y Rohlf 1982). Todos los datos fueron transformados mediante logaritmos naturales para homogeneizar las varianzas (Sokal y Rohlf 1982).

Se calcularon coeficientes de correlación de Kendall (Siegel 1956) entre el porcentaje de hojas consumidas y la dureza, el contenido de agua y el tipo de exposición.

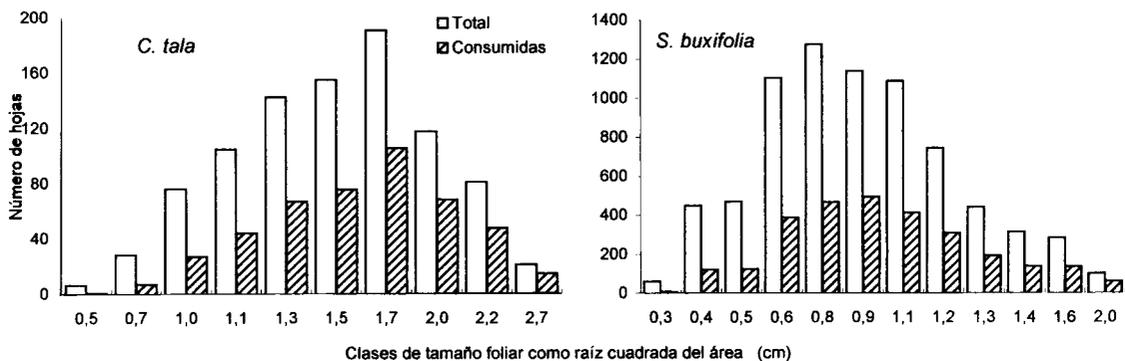


Fig. 1. Número de hojas total y consumidas en cada clase de tamaño foliar.

Total number and consumed leaves for each leaf size class.

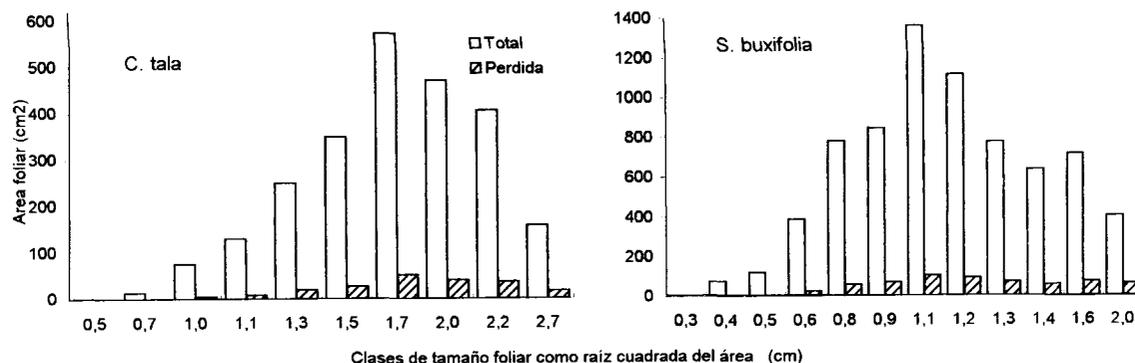


Fig. 2. Area foliar total y perdida en cada clase de tamaño foliar.

Lost foliar area for each leaf size class.

Se evaluó la asociación entre tamaño foliar y consumo en hojas de sombra de las especies dominantes mediante una tabla de contingencia de dos columnas (hojas consumidas-no consumidas) por cinco filas (clases de tamaño). Las hojas se tomaron aleatoriamente de las ramas utilizadas para los recuentos habiéndose medido 121 y 52 hojas consumidas y no consumidas respectivamente para *C. tala* y 99 y 70 hojas consumidas y no consumidas respectivamente para *S. buxifolia*. En estas especies se comparó el tamaño de las hojas para cada tipo de exposición. Se midieron 80 hojas por especie y tipo de exposición tomadas aleatoriamente de las ramas utilizadas para los recuentos. Las comparaciones se efectuaron mediante un test de Mann-Whitney (Siegel 1956).

## RESULTADOS

### Trampas de caída de hojas

Se colectó un total de 4627 hojas para *C. tala* y 34410 para *S. buxifolia*. Estos valores representaron  $1851 \text{ hojas} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$  y  $14972 \text{ hojas} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$  para *C. tala* y *S. buxifolia* respectivamente de las cuales el 49,73% y el 38,31% presentaron evidencias de consumo respectivamente. El área foliar caída para cada especie fue de  $14416 \text{ cm}^2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$  y  $4861 \text{ cm}^2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$  y el área faltante representó el 8,68% y 8,72% para *C. tala* y *S. buxifolia* respectivamente. El

error estándar de las estimaciones de área foliar caída y faltante por fecha varió entre el 18% y 60%. En ambas especies, las fechas con errores menores al 35% acumularon más del 75% del área medida en todo el año. Esto se cumplió para el área foliar total y faltante en ambas especies.

*J. rhombifolia* y *S. longifolius* estuvieron representadas por un número muy bajo de hojas por lo que no fueron incluidas en las comparaciones.

El área faltante y número de hojas consumidas por clase de tamaño presentaron una regresión positiva con el número de hojas y el área foliar en la clase (Tabla 1). Sus valores más altos se registraron en las clases de tamaño intermedias que presentaron mayor número de hojas y mayor área foliar en ambas especies (Figs. 1 y 2). Se encontró una regresión positiva entre el tamaño foliar y el área foliar faltante (Tabla 1). El porcentaje de hojas consumidas por clase de tamaño presentó una regresión positiva con el porcentaje de área faltante en la clase (Fig. 3).

La caída de las deyecciones de folívoros se concentró durante el verano registrando su máximo durante los meses de diciembre, enero y febrero. En estos meses se registró más del 85% del total caído.

### Recuentos en ramas del año

Se encontraron diferencias significativas en los porcentajes de hojas consumidas

entre especies ( $F=64,9$   $P<0,0001$ ) y entre hojas de sol y de sombra ( $F=69,7$   $P<0,0001$ ). El consumo fue mayor en hojas de sombra (Tabla 2) y hubo interacción significativa Especies-Exposición ( $F=8,0$   $P<0,0001$ ). Las especies con mayor diferencia de predación entre hojas de sol y de sombra fueron *C. tala* y *S. buxifolia*. Al ordenar las especies en valores decrecientes de porcentajes de consumo (*C. tala*, *S. buxifolia*, *J. rhombifolia* y *S. longifolius*) se obtuvo la misma secuencia para hojas de sol y de sombra (Tabla 2). La dureza y el contenido de agua presentaron diferencias significativas entre especies (dureza:  $F=111,6$   $P<0,0001$  contenido de agua:  $F=87,5$   $P<0,0001$ ) (Tabla 2) y entre hojas de sol y sombra especies (dureza:  $F=2106,2$   $P<0,0001$  contenido de agua:  $F=131,1$   $P<0,0001$ ) (Tabla 3). Las hojas de sol presentaron menores contenidos de agua y mayores valores de dureza que las de sombra (Tabla 2). No hubo interacción significativa Especies-Exposición para la dureza ( $F=3,1$   $P=0,0674$ ) pero sí para el contenido de agua ( $F=6,3$   $P=0,016$ ). Las especies con mayor diferencia de contenido de agua entre hojas de sol y sombra fueron *C. tala* y *S. buxifolia*.

El porcentaje de hojas consumidas mostró una correlación negativa con la dureza y positiva con el porcentaje de agua (Tabla

4) mostrando además una asociación significativa con el tipo de exposición. La asociación del consumo con el contenido de agua y la dureza se encontró tanto al analizar conjuntamente las hojas de sol y sombra como para cada tipo de exposición por separado.

El consumo no presentó asociación significativa con el tamaño foliar en ninguna de las especies dominantes (Fig. 4). Las hojas de sol fueron significativamente menores que las de sombra en ambas especies (Mann-Whitney "U",  $P<0,01$ ).

#### DISCUSION

El porcentaje de área foliar faltante para *C. tala* y *S. buxifolia* en conjunto puede considerarse como el valor de pérdida de área por folivoría para todo el bosque dada la alta dominancia de dichas especies. Este porcentaje (8,7%) se encuentra cercano al límite inferior del rango de valores hallados para otros bosques templados (Bray 1964, Reichle et al. 1973, Mattson & Addy 1975, Schowalter et al. 1986, Lowman 1992, Dudt & Shure 1994). El porcentaje de área faltante en las hojas caídas es semejante en ambas especies aunque los porcentajes de hojas consumidas determinados en ramas del año fueron mayores en *C. tala*. El ma-

TABLA 2

Consumo y características físicas de las hojas de sol y sombra de las especies arbóreas de los bosques del Este de Buenos Aires, Argentina. n: número de observaciones,  $\pm$ : error estándar, letras distintas indican diferencias significativas entre filas y columnas (ANOVA, Tukey  $P<0,01$ )

Consumption and leaf characteristics for sun and shade leaves of tree species in eastern Buenos Aires forests, Argentina. n: number of observations,  $\pm$ : standar error, v.e.: estimated value, distinct letters indicate significant differences among rows and columns (ANOVA, Tukey  $P < 0.001$ )

Especie	Hojas consumidas (%)		Dureza (g)		Porcentaje de agua	
	sol	sombra	sol	sombra	sol	sombra
<i>C. tala</i>	20 $\pm$ 2d	61 $\pm$ 3b	272 $\pm$ 7a	217 $\pm$ 6b	58 $\pm$ 2af	64 $\pm$ 4b
n	55	55	25	25	5	5
<i>S. buxifolia</i>	8 $\pm$ 1ce	32 $\pm$ 3a	810 $\pm$ 42c	618 $\pm$ 22d	49 $\pm$ 2c	56 $\pm$ 3f
n	68	63	19	19	5	5
<i>J. rhombifolia</i>	6 $\pm$ 1c	15 $\pm$ 2de	2783 $\pm$ 90e	1882 $\pm$ 82f	56 $\pm$ 2af	59 $\pm$ 4a
n	50	50	25	20	5	5
<i>S. longifolius</i>	4 $\pm$ 1c	12 $\pm$ 4c	395v.e.	291 $\pm$ 15ag	52 $\pm$ 1d	56 $\pm$ 1af
n	50	50		20	5	5

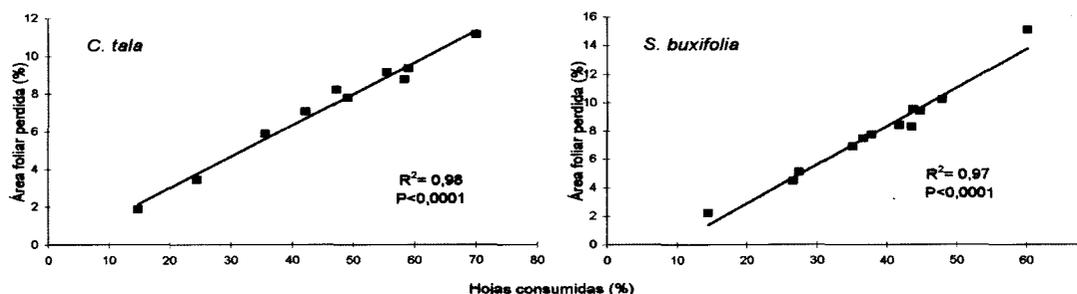


Fig. 3. Regresiones del porcentaje de área faltante sobre el porcentaje de hojas consumidas en cada clase de tamaño foliar.

Regressions of lost leaf area (as percentage) against percentage of consumed leaves for each leaf size class.

yor tiempo de permanencia de las hojas de las especies perennifolias aumenta la probabilidad de consumo con respecto a las caducifolias (Chapin 1980, Chabot & Hicks 1982, Chew & Courtney 1990). La especie perennifolia (*S. buxifolia*), alcanzaría un porcentaje de área faltante semejante a la especie caducifolia pero en un tiempo mayor presentando una menor tasa anual de consumo. Esto coincide con lo observado en las ramas del año ya que dichas hojas presentaron un tiempo de exposición semejante en ambas especies y el consumo es mayor en la especie caducifolia. En términos absolutos el área perdida anualmente es menor en la especie perennifolia debido a la menor producción anual.

La actividad de los folívoros aparece concentrada durante el verano mientras que la época de mayor producción foliar ocurre a principios de la primavera (Murriello et al. 1993). Este desfase entre la máxima oferta

de hojas jóvenes y el máximo de consumo permite suponer que sólo una parte del consumo ocurre sobre hojas en expansión y que las hojas maduras se encuentran incluidas en la dieta de los folívoros.

Las diferencias de consumo entre las distintas clases de tamaño foliar muestran que el consumo es proporcional a la disponibilidad tanto para *C. tala* como para *S. buxifolia*. Así lo indica la regresión positiva encontrada entre los indicadores de disponibilidad de hojas (área foliar y número de hojas por clase de tamaño) y los indicadores del consumo (porcentaje de área faltante y número de hojas consumidas). El mayor consumo ocurre en los tamaños foliares intermedios que por su alta frecuencia aportan una alta proporción del área foliar total.

La alta asociación existente entre el porcentaje de hojas consumidas y el porcentaje de área perdida indica que los resultados

TABLA 3

Coefficientes de correlación por rangos (Kendall) entre el porcentaje de hojas consumidas y el tipo de exposición, la dureza y el contenido de agua para las especies arbóreas de los bosques del este de Buenos Aires, Argentina. n: número de ramas muestreadas, P<0,0001 para todos los casos

Rank correlation coefficients (Kendall) between percentage of consumed leaves and exposition, toughness and water content for tree species of eastern Buenos Aires forest Argentina. n: number of sampled twigs, P<0.0001 for all of cases

	sol + sombra			sol		sombra	
	exposición	dureza	agua	dureza	agua	dureza	agua
Porcentaje de hojas consumidas	-0,2931	-0,2887	0,3137	-0,2681	0,274	-0,278	0,2427
n	441	441	441	223	223	218	218

obtenidos en los recuentos de ramas del año pueden interpretarse en términos de área perdida.

La falta de asociación entre tamaño foliar y consumo observada en las hojas de sombra de las especies dominantes permite descartar la existencia de selectividad respecto del tamaño de las hojas por parte de los folívoros. La regresión significativa encontrada entre tamaño foliar y área consumida se debe a que en las muestras obtenidas por caída se hallan mezcladas hojas de sol y de sombra. Esta mezcla da por resultado la existencia de hojas pequeñas y poco consumidas (hojas de sol) y hojas mayores con mayor consumo (hojas de sombra).

El efecto del tipo de exposición sobre el consumo puede deberse a las diferencias en las condiciones ambientales (insolación, temperatura y humedad) o responder a las características de las hojas en cada uno. La dureza y el contenido de agua difirieron entre hojas de sol y sombra. Estas características mostraron asociación con el consumo y han sido señaladas como importantes en la selección por parte de los folívoros (Feeny 1970, Coley 1980, Coley 1983). Las hojas de sombra presentan menos defensas (dureza) y son más atractivas (mayor contenido de agua) que las de sol.

Las especies perennifolias estudiadas (*J. rhombifolia*, *S. buxifolia* y *S. longifolius*) presentan diferentes duraciones de la expansión foliar (Murriello et al. 1993). Estas duraciones pueden considerarse estimadores de la tasa de renovación del follaje (Murriello et al. 1993). Las especies perennifolias con baja tasa de renovación (*J. rhombifolia* y *S. buxifolia*) presentan

hojas más duras, con menor contenido de agua y menores valores de consumo que la especie caducifolia (alta tasa de renovación). Estas observaciones coinciden con la relación inversa entre crecimiento y defensas citada por varios autores (Chapin 1980, Coley 1983, Coley et al. 1985). Sin embargo *S. longifolius* presenta los valores más bajos de consumo a pesar de la baja dureza de sus hojas y de presentar mayor tasa de renovación que las otras perennifolias. Esto podría estar relacionado con la existencia de defensas químicas como la presencia de fenoles que han sido encontrados en especies de este género de ambientes similares (Protomastro, comunicación personal).

La mayor parte de las diferencias de consumo entre especies y entre hojas de sol y sombra coinciden con lo esperado a partir de la dureza y el contenido de agua y estas características se presentan según lo esperado a partir de la tasa de renovación del follaje. Las especies con menor tasa de renovación presentan hojas más duras, menor contenido de agua y menor consumo que la especie caducifolia. Sin embargo, los bajos valores de área perdida encontrados en las especies dominantes, sugieren que el consumo foliar podría tener una baja incidencia sobre la dinámica poblacional de todas las especies estudiadas. Algunos autores señalaron que la pérdida de área foliar podría reducir las reservas disponibles por la planta para la formación de órganos reproductivos (Caviness & Thomas 1980, Coley et al. 1985) de modo que la folivoría podría constituir un factor de selección importante. Sin embargo la especie más consumida en los talares (*C. tala*) no

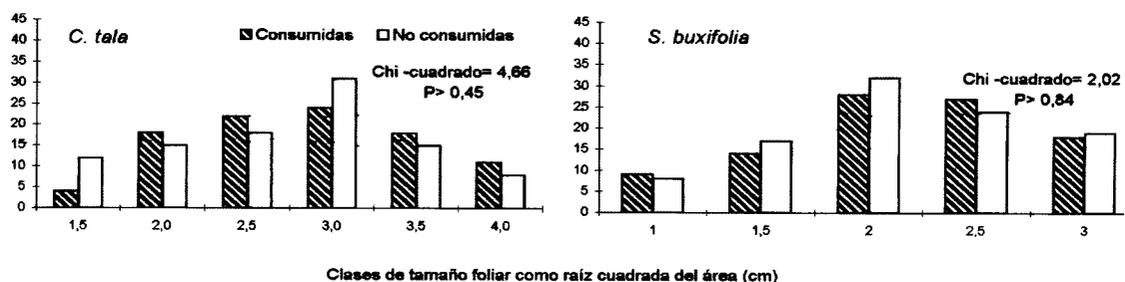


Fig. 4. Distribución por clases de tamaño de las hojas consumidas y no consumidas en hojas de sombra.

Distribution by foliar leaf size of consumed and not consumed leaves for shade leaves.

sólo es una de las más abundantes sino la que presenta mayor producción de frutos por unidad de superficie (Arturi et al. 1996). Las características que reducen el consumo foliar, y que han sido interpretadas como defensas, pueden constituir caracteres seleccionados en relación a otros factores, como el clima, y que secundariamente inciden en las tasas de consumo (Dirzo 1985, Tuomi 1992).

#### AGRADECIMIENTOS

Este trabajo contó con el financiamiento parcial de la Universidad Nacional de La Plata, La Comisión Asesora del Fondo de Promoción de Tecnología Agropecuaria y la Municipalidad de Magdalena. Deseamos agradecer a JF Goya, LG Placci, SI Arditi y SE Murriello por su colaboración en el muestreo, a A Cichino y R Carpintero por el asesoramiento sobre lepidópteros del área y a los propietarios de la Estancia San Isidro por las facilidades dispensadas.

#### LITERATURA CITADA

- ARTURI MF, MD BARRERA & AD BROWN (1996) Caída y masa de hojarasca en los bosques xéricos del NE de Buenos Aires, Argentina. *Revista Facultad Agronomía, La Plata* 101: 151-158.
- BRAY RJ (1964) Primary consumption in three forest canopies. *Ecology* 65: 165-167.
- CABRERA AL & EM ZARDINI (1978) Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires. ACME, Buenos Aires. 756 pp.
- CAVINNESS CE & JD THOMAS (1980) Yield reduction from defoliation of irrigated and non irrigated soybeans. *Agronomy Journal* 72: 977-980.
- CATES RG & GH ORIANI (1975) Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores. *Ecology* 56: 410-418.
- COLEY PD (1980) Effect of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature* 284:545-546.
- COLEY PD (1983) Herbivory and defensive characteristics of tree in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-233.
- COLEY PD, JP BRYANT & FS CHAPIN (1985) Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- CHABOT & HICKS (1982) The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 229-259.
- CHAPIN III FS (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.
- CHEW FS & SP COURTNEY (1991) Plant apparency and evolutionary escape from herbivory. *American Naturalist* 138: 729-750.
- DIRZO R (1985) Metabolitos secundarios en las plantas: ¿Atributos panglossianos o de valor adaptativo? *Ciencia* 36: 137-145.
- DUDT JF & DJ SHURE (1994) The influence of light and nutrients on foliar phenolics and insect herbivory. *Ecology* 75: 86-98.
- FEENY P (1970) Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51: 565-581.
- GOYA JF, LG PLACCI, MF ARTURI & AD BROWN (1992) Distribución y características estructurales de los talares de la Reserva de Biosfera "Parque Costero del Sur. *Revista de la Facultad de Agronomía* : 53-64.
- LOWMAN MD (1992) Leaf growth dynamics and herbivory in five species of Australian rain-forest canopy trees. *Journal of Ecology* 80: 433-447.
- MATTSON WJ & ND ADDY (1975) Phytophagous insects as regulators of forest primary production. *Science* 190: 515-521.
- MURRIELLO S, M ARTURI & AD BROWN (1993) Fenología de las especies arbóreas de los talares del este de la Provincia de Buenos Aires. *Ecología Austral* 3: 25-31.
- OGAWA H (1977) Principles and methods in estimating primary production in forests. En: Shidei T & T Kira (eds) *Primary productivity of Japanese forests, productivity of terrestrial communities*: 29-35. University of Tokyo Press, Japan.
- PARODI L (1940) Distribución geográfica de los talares de la Provincia de Buenos Aires. *Darwiniana* 4:33-56.
- REICHLE DE, RA GOLDSTEIN, RI VAN HOOK Jr & G J DODSON (1973) Analysis of insect consumption in a forest canopy. *Ecology* 54: 1077-1084.
- SCHOWALTER TD, WW HARGROVE & DA CROSSLEY (1986) Herbivory in forested ecosystems. *Annual Review of Entomology* 31: 177-196.
- SOKAL RR & FJ RHOLF (1981) *Biometry* Second edition. WH Freeman, San Francisco, California, USA.
- SIEGEL S (1956) *Non parametric statistics for behavioral sciences*. Mc Graw-Hill, New York, Toronto, and London.
- TUOMI J (1992) Toward an integration of plant defence theories. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 365-367.
- VERVOORST F (1967) La vegetación de la República Argentina VII. Las comunidades vegetales de la depresión del Salado, Provincia de Buenos Aires. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Serie Fitogeográfica Nro 7. República Argentina.
- WHITTAKER RH & GM WOODWELL (1971) Measurement of net primary production of forests. En: P Duvigneaud (ed) *Productivity of forest ecosystems*: 159-176. Proc. Brussels Symp. UNESCO, Paris.