

Artículo original

## Efectos del defoliador *Atta cephalotes* Linnaeus. en el crecimiento y el desarrollo fisiológico e hidráulico de árboles juveniles de *Gmelina arborea* Roxb. en condiciones controladas

### Effects of the *Atta cephalotes* Linnaeus. defoliator on the growth and physiological and hydraulic development in juvenile trees of *Gmelina arborea* Roxb. under controlled conditions

✉ Juan Carlos Valverde<sup>1,\*</sup>, ✉ Dawa Méndez<sup>2</sup>, ✉ Dagoberto Arias<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecofisiología Forestal y Aplicaciones Ecosistémicas (ECOPLANT), Cartago, Costa Rica

<sup>2</sup>Escuela de Ingeniería Forestal, Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica

## Resumen

*Atta cephalotes* es una especie de insecto defoliador que afecta el desarrollo del *Gmelina arborea* en condiciones de cultivo comercial; sin embargo, son pocos los estudios que analizan el proceso de recuperación del *G. arborea* desde el punto de vista fisiológico. En el presente análisis se evaluaron los efectos de la defoliación por *A. cephalotes* en el crecimiento y el desarrollo fisiológico e hidráulico de árboles juveniles. Se utilizaron 25 árboles con edad y condiciones morfométricas similares bajo las mismas condiciones ambientales; 16 de ellos se expusieron al ataque del insecto y su recuperación se evaluó durante 510 días, valorando el crecimiento (de diámetro y altura total), el desarrollo fisiológico (índice de área foliar, IAF; transpiración y valores de SPAD) e hidráulico (turgencia, movimiento del flujo de la savia, MFS, y contenido de humedad foliar, CHF). Se encontró que las plantas atacadas sufrieron un déficit de crecimiento diamétrico del 39,0 % y de 64,3 % en altura. A nivel fisiológico se requirieron 120 días para la recuperación de los valores de SPAD y 150 días para recuperar la conductancia estomática y el IAF a niveles similares a los del control. En cuanto a las variables hidráulicas, el periodo fue menor: la turgencia foliar se recuperó en 45 días y el MFS y la CHF en 60 días para alcanzar los mismos valores del control. Este comportamiento se explicaría por el estrés de la defoliación que obliga al árbol a reiniciar la recomposición foliar, lo que requiere el movimiento de azúcares, nutrientes y agua y hace que el movimiento hidráulico sea primordial para evitar la muerte del árbol por estrés.

**Palabras clave:** *Atta cephalotes*; defoliación; hidráulica arborea; fisiología arborea; *Gmelina arborea*.

## Abstract

*Atta cephalotes* is a species of scrubbing insect that affects the development of *Gmelina arborea* under commercial cultivation conditions. There has been little research regarding the physiological aspects of the recovery process of the affected tree. In the present study, we analyzed the effects of the defoliation generated by *A. cephalotes* on the growth and the physiological and hydraulic development of juvenile trees. We used 25 trees with similar age and morphometric conditions and placed them under the same environmental conditions; 16 of them were exposed to the attack by the insect and their recovery was evaluated for 510 days assessing growth (diametric and total height), physiological (index of foliar area - IFA, transpiration, and SPAD values) and hydraulic development (turgidity, sap flow movement - SFM, and foliar moisture content-CHF). We found that the trees under attack failed to recover their growth rate with a deficiency of 39.0% in diameter and 64.3% in height. At the physiological level, they required 120 days to recover the SPAD values and 150 days to recover the stomatal conductance and the IAF at similar levels to the control. On the other hand, with the hydraulic variables, the period was shorter: leaf turgor was recovered in 45 days and the MFS and CHF in 60 days to the same values of the control. This behavior would be explained by the defoliation stress which forces the tree to restart the foliar recomposition through the movement of sugars, nutrients, and water for which the hydraulic movement is essential to avoid death due to stress.

**Keywords:** *Atta cephalotes*; defoliation; tree hydraulics; tree physiology; *Gmelina arborea*

**Citación:** Valverde JC, Méndez D, Arias D. Efectos del defoliador *Atta cephalotes* Linnaeus. en el crecimiento y el desarrollo fisiológico e hidráulico de árboles juveniles de *Gmelina arborea* Roxb. en condiciones controladas. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 44(170):214-226, enero-marzo de 2020. doi: <http://dx.doi.org/10.18257/raccefyn.1030>

**Editor:** Jairo Castaño Zapata

**\*Correspondencia:**  
Juan Carlos Valverde;  
[jvalverde@tec.ac.cr](mailto:jvalverde@tec.ac.cr)

**Recibido:** 17 de octubre de 2019

**Aceptado:** 16 de enero de 2020

**Publicado:** 31 de marzo de 2020



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

## Introducción

*Gmelina arborea* es una especie arbórea perenne originaria del sureste asiático que se desarrolla naturalmente en regiones tropicales y subtropicales (Stuhrmann, *et al.*, 1994); se utiliza ampliamente en proyectos de reforestación con fines comerciales debido a su simplicidad de reproducción sexual y vegetativa (Swamy, *et al.*, 2003). La madera se usa comúnmente en embalajes, construcción, fabricación de muebles, y biomasa con fines energéticos, entre otros, por sus excelentes propiedades físicas y mecánicas (Swamy, *et al.*, 2004). En Costa Rica es una de las especies más usadas en los programas de reforestación comercial con fines maderables y cuenta con un mercado de gran demanda, al punto que se ha desarrollado un ambicioso programa de mejoramiento genético para incrementar su productividad y resistencia a patógenos, específicamente a hongos y bacterias (Ávila-Árias, *et al.*, 2015; Murillo-Gamboa, *et al.*, 2016).

Uno de los factores que deben considerarse en los programas de reforestación forestal con *G. arborea* es el control fitosanitario para evitar el ataque de plagas o patógenos que reduzcan la productividad del cultivo o aumenten la mortalidad de los individuos, lo que afectaría directamente la calidad y viabilidad económica del cultivo (Maniklal & Yogesh, 2010). Entre las plagas que más afectan a *G. arborea* se encuentra el defoliador *Atta cephalotes*, hormiga forrajera generalista que forma colonias de gran tamaño y tiene capacidad de defoliar grandes áreas en poco tiempo (Valadares & Nascimento, 2016), lo que incide directamente en la productividad, la supervivencia y la calidad de los individuos afectados. En los estudios de Bhusal, *et al.* (2019) se ha determinado una disminución del 33 % de la productividad y un aumento del 20 % en la mortalidad en cultivos de *Malus domestica* debido a la pérdida de área foliar, que genera un estrés fisiológico negativo en el individuo, el cual pierde su capacidad fotosintética obligando a que la energía acumulada por el organismo se dedique a la recuperación, con el consecuente estancamiento del crecimiento y la aparición de condiciones críticas que llevan a la muerte de la planta (Valadares, *et al.*, 2015).

Los estudios sobre el ataque del *A. cephalotes* en especies arbóreas han aumentado en las últimas décadas; se destaca entre ellos la investigación de Ribeiro & Woessner (1980), quienes analizaron el efecto de defoliación de *A. cephalotes* en *G. arborea* y *Pinus caribaea* var. *hondurensis* y encontraron una tasa de reducción diaria del 6 % en el índice de área foliar de los árboles. Por su parte Peres Filho, *et al.* (2002) analizaron en condiciones de invernadero la incidencia y la gravedad del ataque de *Atta sexdens* en la cobertura foliar de 41 especies tropicales y encontraron variaciones significativas entre especies, con mayor efecto en las especies de lámina foliar amplia. Awotoye, *et al.* (2016) analizaron en 16 especies arbóreas tropicales la recuperación de la cobertura foliar y establecieron un retardo del crecimiento del 10 al 26 %, en tanto que Arenas & Roces (2016) analizaron los patrones de distribución y ataque de la hormiga en cultivos agrícolas y encontraron nidos con áreas de desarrollo de 2 a 20 m<sup>2</sup> y con una capacidad de afectación de 500 m a la redonda. Silva-Junior, *et al.* (2017), por su parte, evaluaron el tipo de ataque de *A. sexdens* en cultivos de *Zea mays* y determinaron una defoliación total en el 36 % del cultivo y un 28 % de afectación parcial con un 29 % de pérdida en la productividad. Por último, Santos-Reis, *et al.* (2019) analizaron distintos métodos de control de la plaga en una región tropical y determinaron que los métodos químicos tuvieron mayor efectividad para controlar el ataque de la especie en árboles juveniles.

Sin embargo, hasta el momento no se ha reportado ningún estudio enfocado en evaluar el previo, durante y después de un ataque de *A. cephalotes* desde una perspectiva fisiológica e hidráulica y su impacto en el crecimiento a lo largo del tiempo. Santana-Vieira, *et al.* (2010) mencionan que en el desarrollo de planes de manejo integral de plagas se deben entender y dimensionar los efectos que tiene la plaga en el desarrollo y la capacidad de recuperación de la plata afectada; con un mayor conocimiento sería posible desarrollar paquetes tecnológicos para mitigar el efecto del patógeno y mejorar la calidad de los individuos. Por ello es fundamental entender el desarrollo fisiológico de las plagas

defoliadoras. **Amaral & Machado-Santelli** (2008) mencionan cómo este tipo de plagas reduce el área foliar y con ello la capacidad de que el organismo desarrolle los procesos de fotosíntesis y generación de azúcares necesarios para su crecimiento, lo que incide en el estrés fisiológico y, por ende, en la generación de enzimas y aminoácidos que generan estancamiento; a ello deben agregarse los factores ambientales como la falta de agua o nutrientes que desencadenan la marchitez permanente y la muerte de la planta.

**Valverde & Arias** (2018) mencionan que el conocimiento de la fisiología y la hidráulica de las especies arbóreas tropicales es fundamental para el desarrollo de actividades silviculturales que permitan mejorar la calidad y supervivencia de los cultivos y adoptar medidas de mitigación frente a los ataques de patógenos. En este sentido, son necesarias las investigaciones que permitan entender el estrés fisiológico e hidráulico generado por la defoliación, y cuantificar y dimensionar el proceso de recuperación del árbol y la forma en que incide en el crecimiento y calidad del cultivo. En dicho contexto, el objetivo de este trabajo consistió en analizar los efectos de la defoliación generada por *A. cephalotes* en el crecimiento y desarrollo fisiológico e hidráulico de árboles juveniles de *G. arborea* en condiciones controladas.

## Materiales y métodos

### *Especie y condiciones del estudio*

Se incluyeron 25 árboles de *G. arborea* con una edad inicial de 11 meses; el material empleado consistió en semillas mejoradas procedentes de un huerto semillero del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) que se sembraron en macetas de 40 cm de profundidad y 35 cm de diámetro; el sustrato empleado fue un suelo franco arcilloso, con un pH de 6,2, una disponibilidad de nitrógeno de 2,3 cmol kg<sup>-1</sup>, una de fósforo de 0,16 cmol kg<sup>-1</sup> y de potasio de 4,3 cmol kg<sup>-1</sup>, y 5,5 % de material orgánico. Además, se aseguró que el suelo estuviera libre de patógenos, para lo cual se esterilizó previamente, y que fuera homogéneo, lo que se garantizó filtrándolo para eliminar piedras y desechos orgánicos.

Las macetas se colocaron con una separación 50 cm y se ubicaron en un sitio totalmente expuesto a la intemperie, alejadas a 30 m a la redonda del árbol más próximo y con una exposición diaria de 12 horas de luz natural. No se aplicó fertilizante alguno a las plantas durante el experimento y se les suministraron 700 ml/semana de agua según las indicaciones de **Valverde** (2015) en sus ensayos de estrés hídrico con la misma especie en condiciones controladas; la base de la maceta se forró con aluminio para evitar que en los días de lluvia el agua se filtrara a la maceta.

El sitio de estudio fue un campo de prácticas ubicado en Cartago, Costa Rica (9°84' N; 83°86' O), situado a una altitud de 1.320 m, con una temperatura media anual de 25 °C y una precipitación anual de 2.100 mm concentrada en siete meses de lluvia de mayo a noviembre (**Instituto Meteorológico Nacional - IMN**, 2018). En el sitio se instalaron tres miniestaciones climáticas automatizadas (iButton, Maxim integrated™), las mediciones se realizaron cada hora durante todo el tiempo del estudio, lo que permitió registrar una temperatura promedio de 27 °C y una humedad relativa del 68 %.

### *Tiempo de estudio y ataque del *Atta cephalotes**

El experimento se desarrolló entre diciembre del 2016 y mayo del 2018 (510 días en total) y se inició en época de transición lluviosa a seca; las plantas se adaptaron a las condiciones del estudio durante dos meses antes del inicio del experimento tiempo en el que no se recolectaron datos fisiológicos debido a la gran variabilidad que mostraron los individuos. En febrero del 2017, 16 plantas de *G. arborea* se expusieron al ataque de hormigas *A. cephalotes* y a partir de ese momento se evaluó el proceso de recuperación hasta el final del experimento. La colonia de hormigas se ubicó a una distancia de 120 m de las plantas y su tamaño aproximado fue de 3,2 m<sup>2</sup>, con un conteo de bocas de 26,3 por m<sup>2</sup>, con un montículo de altura promedio de 1,63 m, un montículo principal de 2,85 m<sup>3</sup> y un área

de respiradero de 0,62 m<sup>2</sup>; el ancho de la pinta principal fue de 10,82±5,66 cm, con un número de hormigas obreras de 32,66±12,65 por minuto; todas las evaluaciones del nido se ajustaron a la metodología de **Montoya-Lerna, et al.** (2006).

Además de las plantas atacadas, se mantuvieron nueve plantas de control en las mismas condiciones, las cuales se protegieron con agentes químicos (imidacloprid al 0,03 % en dosis de 1.000 ml/ha<sup>-1</sup>, aplicado dos veces durante el desarrollo del estudio) y físicos (se colocaron láminas metálicas de 20 cm alrededor de las plantas) para evitar su defoliación.

En el experimento se evaluaron el crecimiento diamétrico a nivel de base del individuo y la altura total y las variables fisiológicas e hidráulicas cada 30 días durante los primeros 360 días y luego cada 90 días hasta el final de experimento. En el caso específico del ataque de *A. cephalotes* el índice de área foliar (IAF) se evaluó diariamente hasta que el árbol se defolió en su totalidad. Las mediciones se hicieron entre las 09:00 y las 11:00 (GMT-6 Central América) con el fin de mantener la homogeneidad en las condiciones de muestreo; se controló la temperatura, la humedad relativa y la luminosidad para que su variabilidad no infiriera en los datos obtenidos.

#### ***Pérdida de IAF por el ataque de A. cephalotes***

Para determinar la pérdida de IAF se empleó la metodología de **Valverde, et al.** (2017); las mediciones se tomaron mediante fotografías digitales hemisféricas a la misma hora (GMT-6 Central América) y se les aplicó el mismo procedimiento de análisis empleado para la recuperación foliar.

#### ***Variables fisiológicas evaluadas***

A cada planta de *G. arborea* se le seleccionaron tres hojas de edad intermedia según la metodología de **Valverde & Arias** (2018), caracterizadas por estar libres de defectos, para valorar las siguientes variables: contenido relativo de clorofila (medido con SPAD), conductividad estomática (Gs) y área foliar específica (AFE).

El valor del contenido relativo de clorofila en las hojas se midió con un SPAD-502 (Konica Minolta®), que cuenta con un área efectiva de valoración de 5 mm<sup>2</sup>.

La conductividad estomática se evaluó mediante el uso de un Leaf Porometer CS-1 (Degacon Devices, Inc®), que cuenta con una cámara de apertura de medición de 6,35 mm de diámetro.

Para el IAFs se consideró el índice de área de la planta (IAP), definido por la sumatoria del área foliar y la parte leñosa aérea de la planta, como parámetro para obtener el IAF indirecto a partir de imágenes fotográficas hemisféricas. Las mediciones se hicieron en marzo de 2016 aplicando la metodología propuesta por **Mougin, et al.** (2014) y **Chianucci, et al.** (2014), con clima totalmente nublado y sin presencia de viento.

Para obtener las fotografías digitales hemisféricas se utilizó un teléfono móvil marca ASUS®, modelo Zenfone 5, con una cámara de 8MP (una resolución de 2024 pixeles × 2024 pixeles en formato RGB) y con la aplicación móvil Fisheye Pro, versión 1.2 (R22) para la plataforma Android. Todas las fotografías se tomaron niveladas con la ayuda de un trípode, a una altura de 60 cm sobre el nivel del suelo y con la dirección hacia el norte previamente marcada.

Las fotografías hemisféricas se procesaron con el programa CAN\_EYE, versión 6.3.13, previamente calibrado siguiendo el método descrito en el manual del fabricante (**Weiss, et al.**, 2004). Se limitó el grado de visión de las imágenes a 60° y con la opción de recorte del programa se eliminaron las copas de los árboles que rodeaban a cada individuo de estudio, con el fin de prevenir las distorsiones y sesgos en el cálculo del IAP; asimismo, se configuró un ángulo zenith (sobre el eje espacial Z) de 2,5° y un azimut (sobre el eje espacial Y) de 5° (**Chianucci, et al.**, 2014), con un análisis de pixeles del tipo *No mixed pixels* (2 clases); el algoritmo seleccionado fue el IAF-2000 de 4 anillos debido a que en estudios previos de **Chianucci, et al.** (2015) demostró tener una mayor precisión en especies tropicales.

### **Variables hidráulicas evaluadas**

**Turgencia foliar (Pp).** Este parámetro se determinó mediante unidades ZIM-probe (Yara®) de 82 mm<sup>2</sup> de cobertura, cuyos valores se generan a partir del principio de la ecuación 1.

$$P_p = \left( \frac{b}{aP_c + b} \right)^{\frac{1}{a}} \cdot F_a \cdot P_{clamp} \quad (1),$$

donde  $a$  y  $b$  son constantes,  $F_a$  es el factor de atenuación específico de la hoja y  $P_{clamp}$  es un factor de atenuación del sensor. Las hojas seleccionadas para recolectar datos con el Zim-probe se caracterizaron por no tener presencia de agua superficial ni defectos o decoloraciones atípicas que pudieran producir distorsiones en la medición.

**Movimiento del flujo de savia (MFS).** El MFS se monitoreó con la técnica de pulso de compensación por calor desarrollada por **Gower, et al.** (1999). Se utilizaron sensores de MFS de ICT International©, con una profundidad máxima de evaluación de 60 mm y el equipo utilizó un pulso de calor de 1 J h<sup>-1</sup>; se instalaron aproximadamente a 20 cm por encima de nivel del suelo. Las tasas de flujo de tallo (l h<sup>-1</sup>) de ambos tratamientos se monitorearon específicamente a las 06:00, 12:00 y 15:00 (GMT-6 Central América); para el ajuste del equipo se utilizaron los datos anatómicos disponibles para la especie (**Zimmerman, et al.**, 2008). Las mediciones se realizaron en los mismos puntos de muestreo a lo largo del tiempo, manteniendo constante el protocolo de instalación, con los puntos de medición de los sensores cubiertos con una capa de 5 cm de algodón y tres capas de aluminio, tal como se recomienda en la metodología de **Bush, et al.** (2010).

**Contenido de humedad foliar (CHF).** De cada planta se extrajo una hoja compuesta que se pesó y secó a una temperatura de 80 °C durante 48 horas para obtener el peso seco que permitió calcular el contenido de humedad con la ecuación 2:

$$CHF(\%) = \left( \left( \frac{PS}{PV} \right) - 1 \right) \cdot 100 \quad (2),$$

donde  $CHF$  es el contenido de humedad en porcentaje,  $PS$  es el peso seco de la hoja compuesta (en gramos) y  $PV$  es el peso fresco de la hoja compuesta (en gramos).

### **Diseño experimental y análisis estadístico**

Para la reducción del IAF se utilizó estadística descriptiva y para estimar la pérdida de tiempo, estadística descriptiva. El diseño experimental fue simple aleatorio; con el fin de evaluar el efecto del ataque de *A. cephalotes* en el crecimiento y la fisiología e hidráulica de los árboles, se aplicaron previamente los supuestos de normalidad y homocedasticidad propios de la estadística paramétrica. Posteriormente se hizo un análisis de varianza de una vía (ANOVA) y a las variables que mostraron diferenciaciones se les aplicó la prueba de Tukey, con un nivel de significación de 0,05. Los análisis se realizaron con el programa STATISTICA 10.3.

Debe mencionarse que los aspectos fitosanitarios no se consideraron debido a que en el momento de recuperación de la planta hubo un monitoreo constante para que no se presentara un ataque de algún otro patógeno controlando la presencia de bacterias, hongos o insectos que afectaran la calidad de las plantas.

## **Resultados**

### **Pérdida de IAF por el ataque de *Atta cephalotes***

Antes del ataque de *A. cephalotes* el IAF de las plantas era de 0,62 m<sup>2</sup>m<sup>-2</sup>. En el momento del ataque de la hormiga se observó el mismo patrón de reducción del IAF de la copa de los árboles: en promedio, a las 72 horas de iniciada la defoliación, el árbol perdió la totalidad de la cobertura vegetal de la copa (**Tabla 1**). El patrón de ataque del insecto consistió en la eliminación de las hojas maduras más cercanas, lo que determinó que a las 48 horas de iniciada la defoliación, la pérdida del IAF fuese de 67,21 %. A las 49 horas, la parte alta de la copa fue atacada por las hormigas y defoliada totalmente en las 72 horas posteriores al inicio del ataque.

**Tabla 1.** Pérdida del índice del área foliar (IAF), porcentaje de reducción y reducción acumulada en el tiempo en árboles juveniles de *G. arborea* por el ataque de *A. cephalotes* en condiciones controladas

Tiempo de afectación (horas)	IAF (m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup> )	Reducción del IAF (%)	Reducción acumulada del IAF (%)
0	0,61 (0,15)	0,00	0,00
24	0,45 (0,12)	26,23	26,23
48	0,21 (0,10)	40,98	67,21
72	0	32,79	100,00
Planta de control (durante 72 horas)	0,61 (0,19)	-	0,00

**Nota:** los datos entre paréntesis corresponden a la desviación estándar.

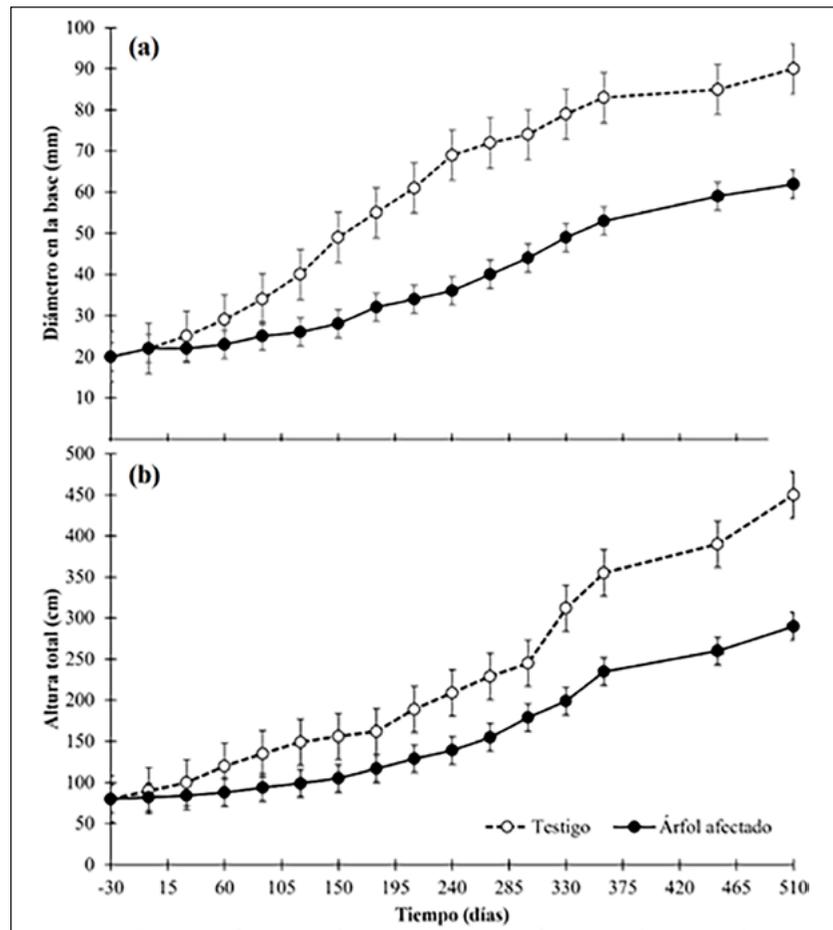
### *Efecto de la defoliación en el crecimiento*

En la **figura 1** se presenta el crecimiento diamétrico y en altura de las plantas de *G. arborea* antes, durante y después del ataque de *A. cephalotes*. Este se obtuvo a nivel diamétrico (**Figura 1a**), en el cual no se habían identificado diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) en el diámetro de la base de los árboles antes del ataque de la hormiga, siendo, en promedio, de 21,61 mm. Después de la defoliación de los árboles no se encontraron diferencias ( $p < 0,05$ ) en el crecimiento hasta el día 60, en el cual las plantas de control presentaban un diámetro significativamente mayor ( $p < 0,05$ ), de 90,62 mm en promedio, con respecto a las plantas afectadas por *A. cephalotes*, 62,33 mm, en promedio. Se presentó un patrón de crecimiento menor que el de las plantas de control, el cual llegó a ser de 39 %. En el caso del crecimiento en altura total (**Figura 1b**), se presentó el mismo patrón: al inicio del experimento no había diferencias ( $p < 0,05$ ) entre las alturas, con un valor promedio de 82,11 cm, pero a los 60 días, comenzó un crecimiento significativamente mayor ( $p < 0,05$ ) en las plantas de control con respecto a las plantas atacadas por *A. cephalotes*, al punto que a los 360 días el retraso de estas fue del 66,1 %; al finalizar el experimento las plantas de control presentaban una altura de 452,2 cm, en comparación con las defoliadas, que fue de 290,6 cm.

### *Proceso de recuperación fisiológico*

La variación fisiológica de los árboles de control y de los afectados por *A. cephalotes* se presentan en la **figura 2**. En general, se determinó que: 1) no existieron diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) en los datos del SPAD, la Gs y el IAF antes de la afectación por *A. cephalotes* entre las plantas de control y las afectadas; 2) después del ataque de *A. cephalotes* se debió esperar 60 días para disponer de hojas con la madurez fisiológica suficiente para la medición de SPAD y la Gs, por lo que en los primeros 60 días no se contó con información fisiológica; 3) la respuesta de reactivación fisiológica de la planta reflejada en el IAF de las plantas afectadas a los 30 días se debió a que *A. cephalotes* dejó los brotes de hojas nuevas en las plantas afectadas, lo que permitió que comenzaran a aparecer nuevas láminas foliares; 4) el IAF fue la única variable que no llegó a presentar significación estadística en las plantas de control ( $p < 0,05$ ) después de finalizado el experimento. El contenido relativo de clorofila en las hojas (SPAD) (**Figura 2a**) antes del ataque de *A. cephalotes* presentó un valor promedio de 30,11; después de la afectación se requirieron 120 días para que las nuevas láminas foliares presentaran contenidos de SPAD estadísticamente no significativos ( $p < 0,05$ ), en tanto que las hojas mostraron valores de 28 a 44 % menos SPAD. Después de su recuperación, no hubo diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre ambos grupos.

En cuanto a la conductancia estomática (Gs) (**Figura 2b**), el comportamiento fue similar: antes de la defoliación las plantas registraban un valor promedio de 189,44  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ , después de la pérdida de la lámina foliar se requirieron 150 días para que la



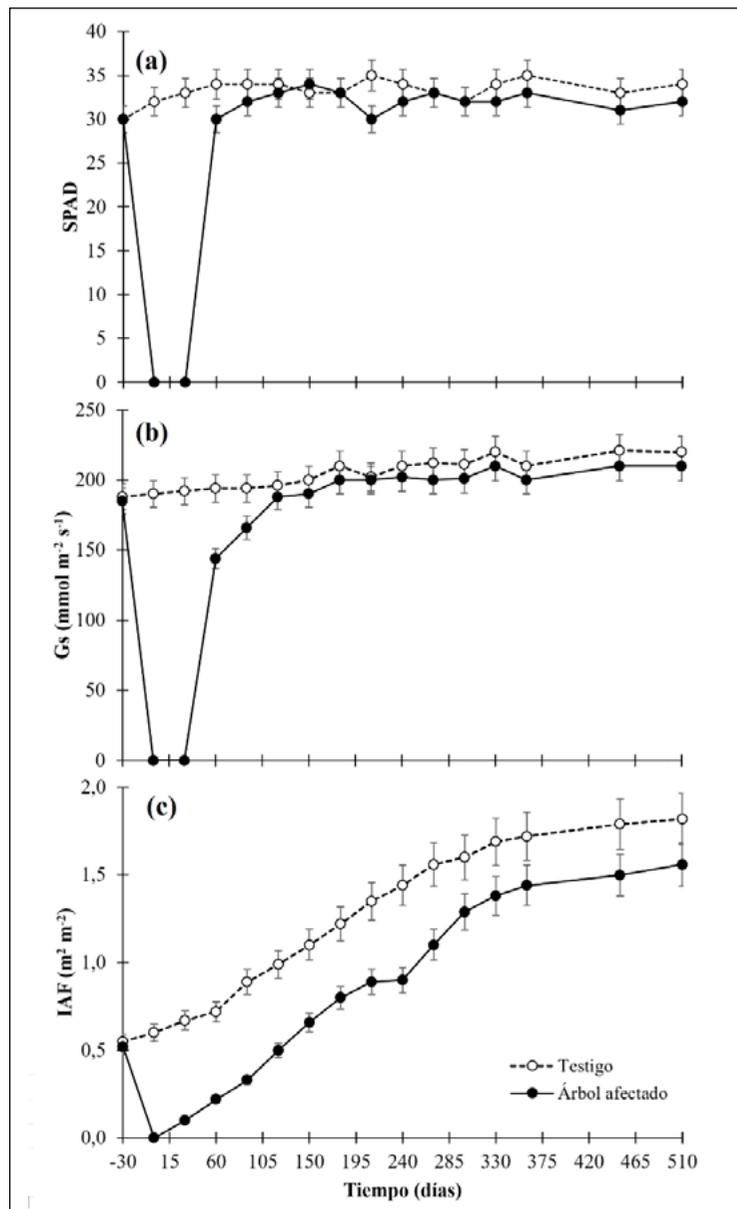
**Figura 1.** Crecimiento diamétrico (a) y de altura total (b) de los árboles de control de *G. arborea* y de los afectados por el ataque de *A. cephalotes* en condiciones controladas

cobertura foliar presentara datos significativos ( $p < 0,05$ ) en la planta de control y a partir de este momento ninguno de los tratamientos mostró una variación representativa ( $p < 0,05$ ). Por último, el IAF continuó sin mostrar variación con un valor promedio de  $0,61 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$  y después de que *A. cephalotes* eliminó toda la cobertura foliar, los árboles empezaron a recuperarse. A los 150 días se presentó un IAF inferior a  $47,6 \%$  con respecto a las plantas de control y después, las plantas afectadas continuaron incrementando el IAF, pero manteniendo valores significativamente menores ( $p < 0,05$ ), y al final del experimento el déficit era del  $26,5 \%$ .

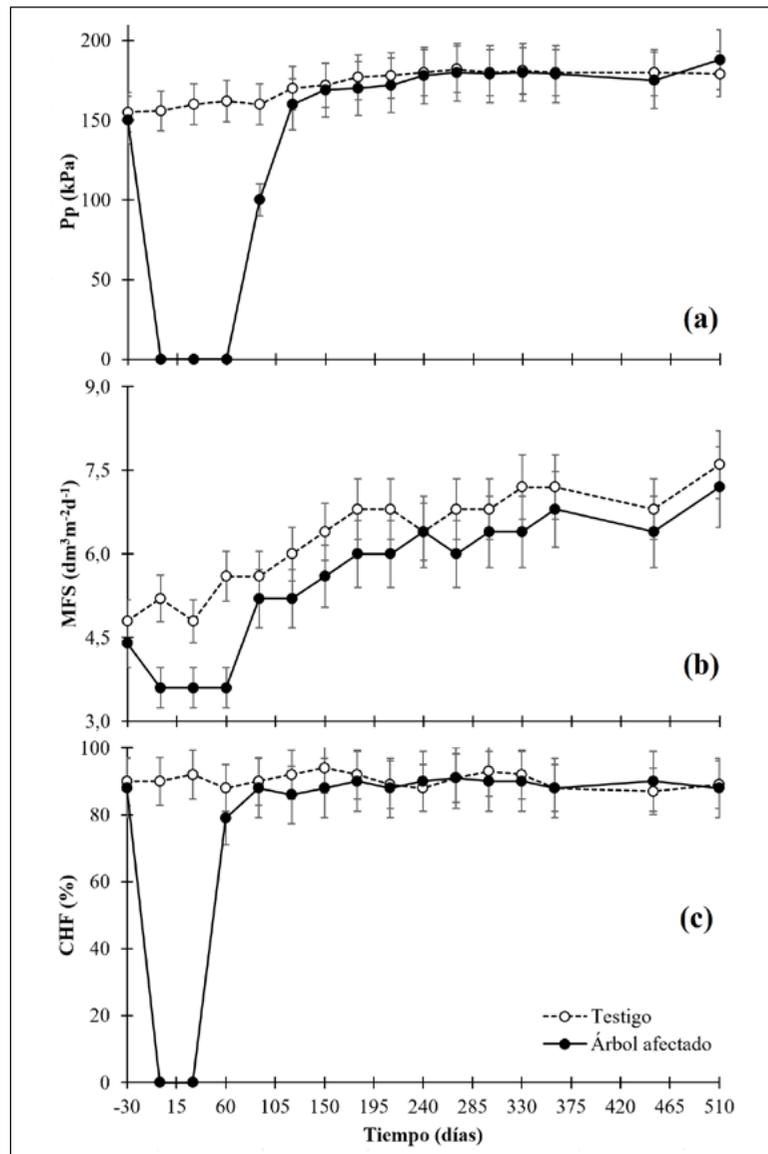
#### **Proceso de recuperación hidráulico**

El comportamiento de recuperación hidráulica de los árboles afectados por *A. cephalotes* (Figura 3) se caracterizó por: 1) una recuperación rápida, pues, en general, se requirieron 75 días para que las plantas afectadas mostraran el mismo comportamiento de las plantas de control; 2) la variable con menor variación fue el MFS debido a que esta se evalúa en el fuste de las plantas y permite determinar el transporte hidráulico en la xilema vascular; 3) la recuperación hidráulica foliar se incrementó con el tiempo y la madurez de la hoja, contrario a las variables fisiológicas. En cuanto a la turgencia foliar (Figura 3a), las plantas mostraron un valor promedio de  $165 \text{ kPa}$  en el momento del ataque de *A. cephalotes*; el Pp fue nulo debido a la pérdida de hojas, y a los 45 días de regeneración, las primeras hojas mostraron una recuperación del  $56 \%$ ; en el día 60 mostraron valores estadísticamente iguales ( $p < 0,05$ ) a las plantas de control.

En el caso del MFS (**Figura 3b**), la tendencia de las plantas de control fue hacia el aumento a medida que crecían. En el inicio del experimento el movimiento hidráulico promedio fue de  $4,61 \text{ dm}^3\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y no hubo variación entre los dos tratamientos y su valor se incrementó a los 510 días a  $6,98 \text{ dm}^3\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Las plantas que presentaron pérdida de cobertura foliar tuvieron una reducción del MFS de 45,7 % en los 30 días posteriores al ataque, cuando los árboles comenzaron a aumentar el MFS, y en el día 60 mostraron valores estadísticamente iguales a las plantas de control ( $4,89 \text{ dm}^3\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ); a partir de este momento el MFS tendió a aumentar de la misma manera que en las plantas de control. Por último, el CHF (**Figura 3c**) tuvo un valor homogéneo durante todo el experimento, siendo en promedio de 89 %; las plantas atacadas por *A. cephalotes* requirieron de 45 días para presentar valores similares a las de control, periodo en el que los valores fueron nulos debido a la ausencia de hojas con algún grado de madurez.



**Figura 2.** Variación de los valores de SPAD (a), conductancia estomática (b) e IAF (c) en árboles juveniles de *G. arborea* de control y afectados por el ataque de *A. cephalotes* en condiciones controladas



**Figura 3.** Variación de la turgencia foliar (a), el movimiento de flujo de la savia (b) y el contenido de humedad foliar (c) en árboles juveniles de *G. arborea* de control y afectados por el ataque de *A. cephalotes* en condiciones controladas

## Discusión

El retardo en el crecimiento, específicamente en la altura, se debe a la pérdida de la cobertura foliar, ya que el árbol no puede desarrollar los procesos de transpiración y fotosíntesis necesarios para la generación de azúcares y enzimas que permiten el crecimiento del meristemo apical (Trager, *et al.*, 2013). A nivel diamétrico, por la reducción de azúcares y proteínas el árbol entra en un proceso de estrés fisiológico en el que desarrolla estrategias mecánicas de estancamiento del crecimiento en el lumen, ya que las reservas energéticas se distribuyen en el meristemo apical y en los meristemos secundarios, con el fin de generar nuevas láminas foliares y reactivar la fotosíntesis. Desde la perspectiva química, el árbol inicia la generación de ácido abscísico (ABA), cuya función es generar procesos de dormancia, acumulación de reservas nutritivas y tolerancia a la desecación (Dietrich & Kahmen, 2019), además de producción de proteínas básicas para el desarrollo radicular,

esto con el fin de obtener los nutrientes y compuestos necesarios para la supervivencia del árbol y la generación de nuevas hojas, lo cual requiere que el crecimiento se suspenda como medida de reducción energética y, por ende, del movimiento hidráulico, centrando los elementos móviles en los meristemos y produciendo un estrés positivo radicular para la captación de nutrientes (**Bhusal, et al., 2019**).

El estrés negativo generado por el ataque de *A. cephalotes* en las condiciones de estudio se puede clasificar de moderado, y si bien hubo un estancamiento en el crecimiento, el proceso de recuperación foliar fue corto, comportamiento similar al reportado por **Brunetti, et al. (2019)**, y las plantas tuvieron una rápida recuperación foliar debido a los movimientos nutricionales rápidos de la raíz a la parte superior del tallo para la activación de los meristemos laterales y apical, de ahí que la recuperación hidráulica se dé antes que la fisiológica. Por su parte **Pereyra, et al. (2019)** han señalado que en condiciones de estrés, el xilema tiene una función primordial en la reactivación metabólica del organismo, y en el movimiento constante de nutrientes (nitrógeno, potasio y fósforo), carbohidratos (glucosa, sacarosa y maltosa) y proteínas primarias.

La recuperación fisiológica lenta en comparación con la hidráulica se debe, según **Evans & Ortega (2019)**, **Fajstavr, et al. (2019)** e **Iwasaki, et al. (2014)**, a que la planta requiere movilización nutricional para la formación de nuevas hojas. Generalmente, las primeras hojas se caracterizan por tener un área de lámina menor debido a que el ABA limita el tamaño para evitar pérdida energética y se enfoca en generar cobertura que reactive la fotosíntesis. Después de una defoliación total la planta debe readecuarse y generar una recuperación que le evite entrar en el punto de marchitez permanente (**Heraldo, et al., 2019**). La regulación de elementos móviles como el nitrógeno, el fósforo y el potasio se debe a que son fundamentales para el proceso de fotosíntesis dentro del ciclo de Calvin; en especial en plantas C3, su reducción incide en la reducción del tamaño de las hojas, la disminución de la turgencia y una gran reactivación de meristemos secundarios en aras de la supervivencia. Estos aspectos provocan que la transpiración y los valores de SPAD sean menores a los de las hojas de control. A medida que el individuo empieza a tener un IAF mayor, las hojas empiezan a generar azúcares, proteínas y aminoácidos y a disminuir las concentraciones de ABA. **Trifilò, et al. (2019)** encontró en tres especies arbóreas de *Trichilia* spp. una disminución química de sacarosa del 20 % y de aminoácidos esenciales de 15 % producto del incremento de la concentración de ABA de 5 % como consecuencia del aumento de 2 °C en la temperatura, lo que inhibe directamente la capacidad estomática generando un aumento en el cierre de estomas. La reducción en la concentración del ABA en plantas recuperadas puede variar según las condiciones ambientales de temperatura, humedad relativa y precipitación.

La recuperación de los árboles afectados por el defoliador es vital desde las perspectivas hidráulica y fisiológica, pero su impacto en el crecimiento y la productividad es significativo. Dada la pérdida energética por la ausencia de procesos fotosintéticos, la recuperación gradual del árbol depende del aumento del IAF, aspecto que **Wang, et al. (2019)** consideraron fundamental para mejorar las condiciones de la planta, ya que cuanto mayor sea el aumento de láminas foliares, la estabilización fisiológica e hidráulica será mayor y, con ello, la reactivación de crecimiento será menor, de ahí que el uso de técnicas como la inyección nutricional en el fuste o la aplicación de nutrimentos en el suelo ricos en nitrógeno, fósforo y potasio puede mejorar la capacidad de recuperación de los árboles. **Munitz, et al. (2019)** determinaron en especies arbustivas una disminución del 33 % en el tiempo de recuperación de arbustos podados a los que se les aplicó fertilizante en el suelo, debido a que obtuvieron mayor cantidad de elementos nutricionales movilizados a la copa y con la capacidad de sintetizar carbohidratos y proteínas que permitieran la formación de nuevas hojas.

## Conclusiones

*Atta cephalotes* generó un retraso en el crecimiento de los árboles de 39,0 % en el diámetro y de 64,3 % en la altura. A nivel fisiológico, se requirieron 120 días para la recuperación de los SPAD y 150 días para que la conductancia estomática y el IAF fueran similares a los

de las plantas de control. Para las variables hidráulicas el periodo fue menor: la turgencia foliar se recuperó en 45 días y el MFS y el CHF en 60 días. Este comportamiento se debió a que, en respuesta al estrés de la defoliación, el árbol debe reiniciar la recomposición foliar, lo que requiere el movimiento de azúcares, nutrientes y agua; para ello el movimiento hidráulico es primordial en el proceso de recuperación y para incremento del IAF y la estabilización de crecimiento.

## Contribución de los autores

JCV: experimentos de campo y redacción del manuscrito; DM: redacción manuscrito; DA: análisis estadísticos. Todos los autores contribuyeron a la revisión del documento y estuvieron de acuerdo en su envío.

## Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses.

## Referencias

- Amaral, M., Machado-Santelli, G.** (2008). Salivary system in leaf-cutting ants (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908) castes: A confocal study. *Micon*, **39**: 1222-1227.
- Arenas, A. & Roces, F.** (2016). Gardeners and midden workers in leaf-cutting ants learn to avoid plants unsuitable for the fungus at their worksites. *Animal Behaviour*, **115**: 167-174. Doi: 10.1016/j.anbehav.2016.03.016
- Ávila-Arias, C., Murillo-Cruz, R., Murillo-Gamboa, O.** (2015). Selección de clones superiores de dos conjuntos genéticos de *Gmelina arborea* en el Pacífico Sur de Costa Rica. *Revista de Ciencias Ambientales*. **49** (1): 17-35. Doi: 10.15359/rca.49-1.2
- Awotoye O., Ogunbanjo O., Jeminiwa S.M., Okanlawon F.B., Oyelami B.A.** (2016). Comparative Evaluation of Fodder Yield and Leaf Quality of Some Selected Tree Species. *Environment and Ecology Research*. **4** (3): 116-118.
- Bhusal, A., Han, S., Yoon, T.** (2019). Impact of drought stress on photosynthetic response, leaf water potential, and stem sap flow in two cultivars of bi-leader apple trees (*Malus × domestica* Borkh.). *Scientia Horticulturae*. **246**: 535-543.
- Brunetti, C., Sebastiani, F., Tattini, M.** (2019). Review: ABA, flavonols, and the evolvability of land plants. *Plant Science*. **280**: 448-454.
- Bush, S., Hultine, K., Sperry, J., Ehleringer, J.** (2010). Calibration of thermal dissipation sap flow probes for ring and diffuse-porous trees. *Tree Physiology*. **14**: 1545-1554.
- Chianucci, F., Macfarlane, C., Pisek, J., Cutini, A., Casa, R.** (2014). Estimation of foliage clumping from the LAI-2000 Plant Canopy Analyzer: Effect of view caps. *Trees*, **29**: 355-366.
- Dietrich, L. & Kahmen, A.** (2019). Water relations of drought-stressed temperate trees benefit from short drought-intermittent rainfall events. *Agricultural and Forest Meteorology*. **265**: 70-77.
- Evans, L. & Ortega, H.** (2019). Xylem conductivities in grasses. *Flora*. **257**: 170. 188.
- Fajstavr, M., Bednářová, E., Nezval, O., Giagli, K., Urban, J.** (2019). How needle phenology indicates the changes of xylem cell formation during drought stress in *Pinus sylvestris* L. *Dendrochronologia*. **45**: 330-340.
- Gower, S.T., Kucharik, C.J., Norman, J.M.**, (1999). Direct and indirect estimation of leaf area index, fAPAR, and net primary production of terrestrial ecosystems. *RemoteSens. Environmental*. **70**: 29-51.
- Heraldo, V. & Cherrett, M.** (2009) Leaf-cutting ants and early forest regeneration in central Amazonia: Effects of herbivory on tree seedling establishment, *Journal of Tropical Ecology*. **13**: 357-370.
- Instituto Meteorológico Nacional (IMN).** (2018). Condiciones Meteorológicas Nacionales. Fecha de consulta: junio de 2018. Disponible en: <http://www.imn.ac.cr>
- Iwasaki, N., Hori, K., Ikuta, Y.** (2014). Xylem plays an important role in regulating the leaf water potential and fruit quality of Meiwa kumquat (*Fortunella crassifolia* Swingle) trees under drought conditions. *Agricultural Water Management*. **214**: 47-54.
- Maniklal, A. & Yogesh, P. K.** (2010). In vitro Antioxidant Activity of Different Extracts of *Gmelina arborea*. *Free Radical Biology and Medicine*. **49**: 193-202.
- Montoya J., Chacón de Ulloa P., Manzano M.** (2006). Caracterización de nidos de la hormiga arriera *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae) en Cali, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*. **32** (2): 151-8.

- Montoya-Lerma, J., Giraldo-Echeverri, C., Armbrecht, I., Farji-Brener, A., Calle, Z.** (2012). Leaf-cutting ants revisited: Towards rational management and control. *International Journal of Pest Management*. **58**: 225-247.
- Mougin, E., Demarez, V., Diawara, M., Hiernaux, P., Soumaguel, N., Berg, A.** (2014). Estimation of IAF, fAPAR and fCover of Sahel rangelands (Gourma, Mali). *Agricultural and Forest Meteorology*. **198-199**: 155-167.
- Munitz, S., Schwartz, A., Netzer, Y.** (2019). Water consumption, crop coefficient and leaf area relations of a *Vitis vinifera* cv. 'Cabernet Sauvignon' vineyard. *Agricultural Water Management*. **219**: 86-94.
- Murillo-Gamboa, O., Salas-Rodríguez, A., Murillo-Cruz, R., Ávila-Arias, C.** (2016). Tasa de avance de la pudrición del tronco en melina *Gmelina arborea* Roxb. y posibilidades de manejo. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*. **13** (32): 40-50. Doi:10.18845/rfmk.v0i0.2551
- Peres Filho O., Dorval A., Berti Filho E.** (2002) Preferência de saúva limão, *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera, formicidae) a diferentes espécies florestais, em condições de laboratório. *Ciência Florestal, Santa Maria*. **12** (2): 1-7.
- Pereyra, M., García, P., Colabelli, M., Barassi, C., Creus, C.** (2019). A better water status in wheat seedlings induced by *Azospirillum* under osmotic stress is related to morphological changes in xylem vessels of the coleoptile. *Applied Soil Ecology*. **53**: 94-97.
- Ribeiro, G. T. & Woessner, R. A.** (1980). Effect of different levels of artificial defoliation for the assessment of the damage caused by leaf-cutting ants (*Atta cephalotes* p.), to trees of *Gmelina arborea* Linne and *Pinus caribaea* var. hondurensis Barr & Golf. *Anais da Sociedade Entomologica do Brasil*. **9** (2): 261-272.
- Santana-Vieira, S., Bueno, O., Camargo-Mathias, M.** (2010). The functional morphology of the metapleural gland of the leaf-cutting ant *Atta laevigata* (Formicidae: Attini). *Micron*. **41**: 149-157.
- Santos Reis, B., Silva, A., Alvarez, M., Oliveira, T., Rodrigues, A.** (2019). Fungal communities in gardens of the leafcutter ant *Atta cephalotes* in forest and cabruca agrosystems of southern Bahia State (Brazil). *Fungal Biology*. **119**: 1170-1178.
- Silva-Junior, E., Paludo, C., Valadares, L., Lopes, N., Nascimento, F., Pupo, M.** (2017). Aflatoxins produced by *Aspergillus nomius* ASR3, a pathogen isolated from the leaf-cutter ant *Atta sexdens rubropilosa*. *Revista Brasileira de Farmacognosia*. **27**: 329-535.
- Stuhrmann, M., Bergmann, M., Zech, W.** (1994). Mineral nutrition, soil factors and growth rates of *Gmelina arborea* plantations in the humid lowlands of northern Costa Rica. *Forest Ecology and Management*. **70**: 135-145. Doi. 10.1016/0378-1127(94)90081-7
- Sturgis, S. & Gordon, M.** (2012). Nestmate recognition in ants (Hymenoptera: Formicidae): A review. *Myrmecol. News*. **16**: 101-110.
- Swamy, S., Kushwaha, S., Puri, S.** (2004). Tree growth, biomass, allometry and nutrient distribution in *Gmelina arborea* stands grown in red lateritic soils of Central India. *Biomass and Bioenergy*. **26**: 305-317.
- Swamy, S., Puri, S., Singh, A.** (2003). Growth, biomass, carbon storage and nutrient distribution in *Gmelina arborea* Roxb. stands on red lateritic soils in central India. *Bioresource Technology*. **90**: 109-126. Doi. 10.1016/S0960-8524(03)00120-2
- Trager, M., Ristau, T., Stoleson, S., Davidson, R., y Acciavatti, R.** (2013). Carabid beetle responses to herbicide application, shelterwood seed cut and insect defoliator outbreaks. *Forest Ecology and Management*. **289**: 269-277.
- Trifilò, A., Kiorapostolou, N., Petruzzellis, F., Vitti, S., Casolo, V.** (2019). Hydraulic recovery from xylem embolism in excised branches of twelve woody species: Relationships with parenchyma cells and non-structural carbohydrates. *Plant Physiology and Biochemistry*. **139**: 513-520.
- Valadares, L. & do Nascimento, F.** (2016). Chemical cuticular signature of leafcutter ant *Atta sexdens* (Hymenoptera, Formicidae) worker subcastes. *Revista Brasileira de Entomologia*. **60** (4): 308-311. Doi: 10.1016/j.rbe.2016.06.008
- Valadares, L., Nascimento, D., y Nascimento, F.** (2015). Foliar substrate affects cuticular hydrocarbon profiles and intraspecific aggression in the leafcutter ant *Atta sexdens*. *Insects*. **15**: 141-151.
- Valverde, J.C.** (2015). Caracterización fisiológica e hidráulica de *Eucaliptus tereticornis*, *Eucaliptus camedulensis* y *Gliricidia sepium* en plantaciones de alta densidad para la producción de biomasa en Costa Rica. Tesis de Maestría. 71 p.

- 
- Valverde, J.C., Guevara-Bonilla, M., Arias, D., Briceño, E., Esquivel, E.** (2017). Efectos de las actividades de labranza en el índice de área foliar en una plantación de *Tectona grandis* en la zona norte de Costa Rica. *Maderas y Bosque*. **23**: 7-19.
- Valverde, J.C. & Arias, D.** (2018). Variation of physiological parameters in juvenile treetops of *Eucalyptus tereticornis* from a three-dimensional perspective. *Espirales revista multidisciplinaria de investigación*. **2**: 112-122.
- Wang, W., Chen, J., Luo, X., Black, A., Arain, A.** (2019). Seasonality of leaf area index and photosynthetic capacity for better estimation of carbon and water fluxes in evergreen conifer forests. *Agricultural and Forest Meteorology*. **279**: 344-353.
- Weiss, M., Baret, F., Smith, G.J., Jonckheere, I., Coppin, P.** (2004). Review of methods for *in situ* leaf area index (IAF) determination. Part II. Estimation of IAF, errors and sampling. *Agric. For. Meteorol.* **121**: 37-53.
- Zimmermann, D., Westhoff, M., Zimmermann, G.** (2007). Foliar water supply of tall trees: Evidence for mucilage-facilitated moisture uptake from the atmosphere and the impact on pressure bomb measurements. *Protoplasma*. **232**: 11-34.