

COMUNICACIÓN

Efectos de la herbivoría sobre la cantidad de óvulos en *Loasa speciosa* (Loasaceae)

Milena Gramacho¹, Tatiana Santander² y Alejandro G. Farji-Brener³

1 Depto. de Ingeniería Forestal, Universidad de Brasilia, Brasil. milena@unb.br

2 Carlos Guardenas N47-127, Quito, Ecuador. tnsant@ecnet.ec

3. Lab. Ecotono, Depto de ecología, CRUB. Unidad Postal Universidad Nac. del Comahue, (8400) Bariloche, Argentina. Fax +542944422111, alefarji@yahoo.com (Autor a quien dirigir correspondencia).

Recibido 10-VII-2000. Corregido 6-XI-2000. Aceptado 13-XI-2000.

Abstract: We examined the direct effect of foliar herbivory on female fitness in the herbaceous plant *Loasa speciosa* (Loasaceae), measuring ovule number/flower in 46 shoots with different levels of leaf damage. Ovule number/flower was lower in shoots with higher herbivory levels. This result suggests that the known negative impact of herbivory on female plant fitness (i.e. low seed number) can be a direct consequence of the reduction of ovule number.

Key words: Female plant fitness, herbivory, leaf damage, *Loasa speciosa*.

La herbivoría puede tener consecuencias drásticas para la reproducción de las plantas al afectar directamente sus componentes masculinos (i.e., polen) o femeninos (i.e., óvulos) (Marquis 1992a, Strauss 1997). En la última década varios trabajos han revelado cómo la pérdida de área foliar afecta la cantidad y/o calidad del polen, demostrando un efecto directo de la herbivoría sobre la adaptabilidad masculina (Snow 1994, Quesada *et al.* 1995, Aizen y Raffaele 1996, 1998, Mutikainen y Delph 1996, Strauss *et al.* 1996, Lehtila y Strauss 1999). Por otra parte, los efectos de la herbivoría sobre la adaptabilidad femenina han sido estudiados principalmente cuantificando su resultado final: la cantidad de semillas de las plantas afectadas (Marquis 1992a, b). Esta medida no permite discriminar si esta eventual disminución en la cantidad de semillas se debe a un efecto indirecto, por ejemplo cambios en características de la planta que disminuyen su

atractividad para los polinizadores (Strauss *et al.* 1996, Strauss 1997), o directo, como una disminución en el número de óvulos. Recientemente, en muchos trabajos se ha estudiado cómo la pérdida de área foliar afecta la cantidad y calidad del néctar o el tamaño de las flores, analizando los efectos indirectos de la herbivoría sobre el componente femenino de la adaptabilidad (Strauss *et al.* 1996, Aizen y Raffaele 1996, Strauss 1997, Lehtila y Strauss 1999). Sin embargo, en pocos trabajos se ha determinado los efectos directos de la pérdida de área foliar sobre la cantidad de óvulos (ver Frazee y Marquis 1994, Lehtila y Strauss 1999).

Nosotros estudiamos el efecto directo que puede tener la pérdida de área foliar sobre este componente pre-cigótico de la adaptabilidad femenina, determinando la relación entre el nivel natural de herbivoría y el número de óvulos en flores de *Loasa speciosa* (Loasaceae).

Realizamos este estudio durante el mes de febrero del 2000 en un bosque tropical montano ubicado en la Estación Biológica Cuericí, a 35 km del Cerro Chirripó, provincia de San José, Costa Rica (9° 32' N, 83° 35' W, 2400 msnm). En un área de bosque secundario seleccionamos al azar 46 plantas de similar tamaño de *L. speciosa*, una herbácea cubierta de púas y pelos urticantes, que puede alcanzar alrededor de 1.5 m de altura y posee una sola flor por rama. Sus flores son multiestaminadas, grandes (aproximadamente 10 cm de diámetro), con 5 pétalos anaranjados y ovario trilobular (Gentry 1993). Esta especie se encontraba principalmente en hábitats abiertos y soleados, disminuyendo la posibilidad de que variaciones en el número de óvulos se deban a variaciones en las condiciones ambientales (Lehtila y Strauss 1999). De cada planta elegimos al azar una rama con flor y calculamos la herbivoría en todas las hojas de esa rama. En varias especies las hojas ubicadas en las ramas con flores o pimpollos son los recursos generadores de carbohidratos más importantes para las estructuras florales, y por tanto su nivel de herbivoría tiene un efecto directo sobre la adaptabilidad de la planta (Marquis 1992b). Cuantificamos visualmente el porcentaje de herbivoría de cada hoja utilizando las siguientes categorías: 0 = 0%, 1 = 1-6%, 2 = 6-12%, 3 = 12-25%, 4 = 25-50%, 5 = 50-100%. Con estas categorías calculamos un índice de herbivoría (IH) para cada rama con flor, como $IH = \sum (n_i * i) / N$, donde n_i = frecuencia de hojas por categoría, i = categoría de daño y N = total de hojas por rama. Este índice ha sido considerado como un adecuado estimador de la herbivoría y utilizado en diversos trabajos (e. g., Dirzo y Domínguez 1995). Cada flor de las ramas seleccionadas (N = 46 flores) fue recolectada y llevada a un laboratorio. De cada ovario elegimos al azar uno de los 3 lóculos, en el cual contamos el número de óvulos utilizando un estereoscopio. Para determinar el efecto de la pérdida de área foliar sobre la adaptabilidad femenina de la planta realizamos una regresión simple, considerando el nivel de herbivoría como variable independiente y el número de óvulos/lóculo como variable dependiente.

Todas las plantas de *L. speciosa* presentaron gran variación tanto en los niveles de herbivoría (entre 5-50% aprox.) como en el número de óvulos/lóculo (entre 100-200 aprox.). El número de óvulos por flor disminuyó a medida que aumentó el nivel de daño foliar ($R^2 = 0.15$, $F = 8.1$, g.l. = 1,44, $p = 0.006$, Fig. 1). Pese a que la variación en la herbivoría sólo explicó un 15% de la variación en el número de óvulos/lóculo, este pequeño porcentaje implica un importante efecto biológico. Por ejemplo, las flores de ramas con un daño foliar > 20% poseían alrededor de un 34% menos óvulos que las flores de ramas con herbivoría < 10% (138 ± 19 contra 172 ± 28 , respectivamente, promedio ± 1 DS).

Nuestros resultados indican que la herbivoría afecta en forma directa la adaptabilidad femenina en *L. speciosa*, ya que a medida que el porcentaje de daño foliar aumenta, la planta presenta un menor número de óvulos. Estos niveles de herbivoría, pese a que probablemente no sean la principal causa de la variación en la cantidad de óvulos de *L. speciosa* (ver Fig. 1), determinan una disminución importante en su descendencia potencial, afectando negativamente su adaptabilidad.

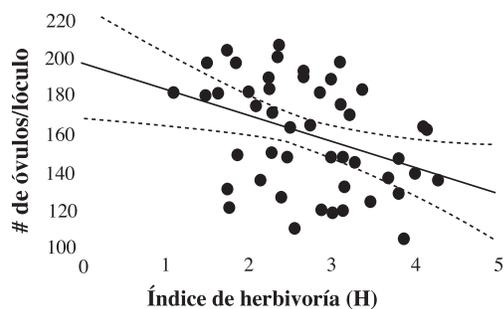


Fig. 1. Relación entre el número de óvulos y el índice de herbivoría en *Loasa speciosa* (# óvulos = $197.3 - 14.3 * IH$). $R^2 = 0.15$, $F = 8.01$, g.l. = 1,44, $p = 0.006$, $\beta = -0.38$. Las líneas punteadas representan el 95% de intervalo de confianza.

Fig. 1. Relationship between the number of ovules and the herbivory index in *Loasa speciosa* (# ovules = $197.3 - 14.3 * IH$). $R^2 = 0.15$, $F = 8.01$, g.l. = 1,44, $p = 0.006$, $\beta = -0.38$. Dotted lines represent the 95% confidence intervals.

Sin embargo, este estudio presenta algunas debilidades. Los datos presentados provienen de mediciones de corto plazo y de una sola flor por planta, con lo cual es difícil calcular el efecto de la herbivoría sobre la adaptabilidad femenina total a lo largo de la vida reproductiva de la planta. Por otra parte, dadas las características asociativas de nuestros resultados y la ausencia de experimentos controlados, no podemos afirmar que la pérdida del área foliar sea la causa de la disminución del número de óvulos. Sin embargo, este estudio presenta algunas ventajas sobre un enfoque rigurosamente experimental. Primero, estudiamos la herbivoría foliar natural sin realizar daños experimentales, los cuales han sido cuestionados por no representar adecuadamente lo que ocurre en la naturaleza (Baldwin 1990). Segundo, al examinar poblaciones naturales sin realizar manipulación alguna, este trabajo aporta evidencias de la existencia en la naturaleza de asociaciones negativas entre el nivel de herbivoría y el número de óvulos en esta especie.

Sugerimos que la herbivoría afecta directamente la adaptabilidad femenina de *L. speciosa*, y que este efecto tiene consecuencias negativas para la reproducción total de la planta. Ambas funciones, masculina y femenina, deben tenerse en cuenta para analizar las consecuencias de la herbivoría sobre la adaptabilidad (Strauss 1997, Aizen y Raffaele 1998). Sin embargo, el efecto directo de los herbívoros sobre la adaptabilidad femenina puede tener consecuencias más drásticas sobre la adaptabilidad total. Esto se debe a que la relación entre la descendencia total y la cantidad/calidad de óvulos es más directa que la que posee la descendencia total y la exportación de polen (Wilson *et al.* 1994). La reproducción masculina, para ser exitosa, debe atravesar más etapas que su contraparte femenina. En consecuencia, si los óvulos poseen una relación más directa en determinar la cantidad de descendientes que el polen, las características que determinan la adaptabilidad femenina deberían preservarse más que las características que determinan la adaptabilidad masculina (Wilson *et al.* 1994).

Acorde con esta idea, los trabajos en que se estudió el efecto de la herbivoría sobre la adaptabilidad de las plantas han revelado que el daño foliar afecta relativamente más la adaptabilidad masculina que la femenina (Lehtila y Strauss 1999). Hasta donde nosotros conocemos, ningún trabajo en que se contó el número de óvulos encontró que estos disminúan con un aumento en la pérdida de área foliar (ver Frazee y Marquis 1994, Lehtila y Strauss 1999). Este es uno de los primeros trabajos que encuentra una asociación negativa entre herbivoría y número de óvulos, sugiriendo que los herbívoros pueden, en poblaciones naturales, afectar negativamente la adaptabilidad de las plantas en forma directa a nivel pre-cigótico. Este efecto es ecológicamente relevante, pues determina a priori una menor capacidad de dejar descendencia antes de que otros factores indirectos puedan eventualmente actuar (i.e., menor calidad/cantidad de néctar, variaciones en la morfología floral, etc.). Por lo tanto, la disminución en el número de semillas en plantas con altos niveles de herbivoría puede deberse no solamente a factores que afecten los niveles de polinización, sino a la disminución directa del número de óvulos/flor que ocasiona el daño foliar.

AGRADECIMIENTOS

A M. Aizen y varios revisores anónimos por sus comentarios que mejoraron este manuscrito, y a la Organización para Estudios Tropicales por su apoyo logístico.

RESUMEN

Examinamos el efecto directo de la herbivoría foliar respecto al valor adaptativo de la planta herbácea *Loasa speciosa* (Loasaceae), midiendo el número de óvulos por flor en 46 brotes con diferentes niveles de daño foliar. El número de óvulos por flor fue menor en los brotes con mayores niveles de herbivoría. Estos resultados sugieren que el conocido impacto negativo de la herbivoría respecto al valor adaptativo de las plantas (*p.e.* bajo número de semillas) puede ser una consecuencia directa de la reducción en el número de óvulos.

REFERENCIAS

- Aizen, M. A. & E. Raffaele. 1996. Nectar production and pollination in *Alstromeria aurea*: responses to level and pattern of flowering shoot defoliation. *Oikos* 76: 312-322.
- Aizen, M. A. & E. Raffaele. 1998. Flowering-shoot defoliation affects pollen grain size and postpollination pollen performance in *Alstromeria aurea*. *Ecology* 79: 2133-2142.
- Baldwin, I. 1990. Herbivory simulations in ecological research. *TREE* 5: 91-93.
- Dirzo, R. & C. Domínguez. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests, p. 304-345. In S. Bullock, S. Mooney & E. Medina (eds.). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University, Massachusetts.
- Frazer, J. & R. Marquis. 1994. Environmental contribution to floral trait variation in *Chamaecrista fasciculata* (Fabaceae: Caesalpinaceae). *Amer. J. Bot.* 81: 206-215.
- Gentry, A. H. 1993. A Field Guide to the Families and Genera of Woody Plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Perú) with supplementary notes on Herbaceous Taxa. Conservation International. Washington DC.
- Lehtila, K. & S. Strauss. 1999. Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Ecology* 80: 116-124.
- Marquis, R. 1992a. The selective impact of herbivores, p. 301-325. In R. Fritz & E. Simms (eds.). *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens: Ecology, Evolution and Genetics*. Univ. Chicago, Chicago.
- Marquis, R. 1992b. A bite is a bite is a bite? Constraints on response to folivory in *Piper arieianum* (Piperaceae). *Ecology* 73: 143-152.
- Mutikanien, P. & L. Delph. 1996. Effects of herbivory on male reproductive success in plants. *Oikos* 75: 353-358.
- Quesada, M., K. Bollman & A. Stephenson. 1995. Leaf damage decreases pollen production and hinders pollen performance in *Cucurbita texana*. *Ecology* 76: 437-443.
- Snow, A. 1994. Post-pollination selection and male fitness in plants. *American Naturalist* 144: S69-S83.
- Strauss, S. Y. 1997. Floral character link herbivores, pollinators, and plant fitness. *Ecology* 78: 1640-1645.
- Strauss, S. Y., J. Conner & S. Rush. 1996. Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness to pollinators: implications for male and female fitness. *Amer. Nat.* 147: 1098-1107.
- Wilson, P., D. Thomsom, M. Stanton & L. Rigney. 1994. Beyond floral batemanian: gender biases in selection for pollination success. *Amer. Nat.* 143: 283-296.