

MUCHAS FLORES, POCOS FRUTOS: EL PAPEL DE LA HERBIVORÍA FLORAL EN LA PRODUCCIÓN DE FRUTOS DE *Inga ornata* Kunth

MANY FLOWERS, FEW FRUITS: THE ROLE OF FLORAL HERBIVORY IN *Inga ornata* Kunth FRUIT SET.

Oscar Humberto Marín-Gómez*

Instituto de Ciencias Naturales, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, Colombia. E-mail: ohmaring@unal.edu.co
Fecha de envío: Marzo 29 de 2011

Recibido: Abril 5 de 2011

Aceptado: Octubre 27 de 2011

*Correspondencia del autor . Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, Colombia. E-mail: ohmaring@unal.edu.co

RESUMEN

Los árboles del género *Inga* se caracterizan por presentar floraciones masivas y una baja producción de frutos, sin embargo, aun no son claros los factores que afectan el éxito reproductivo de estos árboles. Se estudio la incidencia de la herbivoría floral y perdida de flores sobre la producción de frutos en *Inga ornata* en un agroecosistema cafetero y uno ganadero en Quindío, Colombia. Se marcaron 200 flores de 10 árboles por agroecosistema y se revisaron durante tres meses, registrando el número de flores afectadas por herbivoría, flores desprendidas de la inflorescencia, frutos verdes y maduros. La producción de frutos fue baja con relación al número de flores producidas por árbol en ambos agroecosistemas (ganadero = 3.5%, cafetero = 2.5%), mientras que la herbivoría floral fue mayor en el agroecosistema ganadero, donde *Atta cephalotes* fue quien más daño causo a las flores. Este estudio sugiere la influencia de la herbivoría floral por insectos, el aborto de flores y frutos, la depredación de flores por aves y el desprendimiento de las flores como las posibles causas que afectan el potencial reproductivo y la consecuente baja producción de frutos en *I. ornata*

Palabras clave: Herbivoría floral, floración masiva, baja producción de frutos, *Inga ornata*, agroecosistemas

ABSTRACT

Inga trees are characterized by massive blooms and low fruit set, however, the factors affecting the reproductive success of these trees are not still clear. It was studied the incidence of floral herbivory and flower loss on fruit set of *Inga ornata* in a coffee and silvopastoral agroecosystem of Quindío, Colombia. 200 flowers of 10 trees were marked in each agroecosystem and checked for three months, recording the number of flowers affected by herbivory, the fallen flowers from inflorescences and the fruit set. The fruit set was low in both agroecosystems (silvopastoral = 3.5%, coffee = 2.5%), whereas floral herbivory was higher in the silvopastoral, being *Atta cephalotes* the species causing more flower damage. This study shows the influence of floral herbivory by insects, flowers and fruit abortion, flower predation by birds and the flower falling, as possible causes affecting the reproductive potential and the consequent low fruit set in *I. ornata*.

Key words: Floral herbivory, masive bloom, low fruit set, *Inga ornata*, agroecosystems

INTRODUCCIÓN

Las interacciones planta-animal han sido estudiadas bajo enfoques basados en su funcionalidad (1). Con pocas excepciones, las aproximaciones de las interacciones planta-animal se han orientado en estudios enfocados en un único atributo de la interacción (herbivoría, polinización, depredación de semillas), conduciendo a una simplificación de la evolución de las plantas, ya que sus rasgos son el resultado de una diversidad de interacciones ejercidas en el transcurso del tiempo (1). Las interacciones entre plantas y animales herbívoros han conducido a la evolución de una gran variedad interacciones y adaptaciones defensivas, incluyendo rasgos morfológicos y químicos, el desarrollo de nectarios extraflorales, estrategias de evasión fenológica y baja calidad nutricional de las hojas (2). En general, los efectos de los herbívoros se manifiestan en una reducción de la tasa de captación de energía por fotosíntesis y el intercambio gaseoso, la destrucción de los haces conductores, la propensión a infecciones y la disminución del éxito reproductivo (3-5).

Tradicionalmente se ha considerado que los rasgos florales de las angiospermas han evolucionado en respuesta a las presiones de selección de los polinizadores (6). Sin embargo, los rasgos florales también tienen el potencial de atracción de antagonistas, como ladrones de néctar (7), herbívoros florales (1,3, 5, 8, 9), depredadores de semillas (1,10), y patógenos (3). Por lo tanto, los herbívoros pueden afectar la evolución de los rasgos florales (1, 9). La herbivoría floral afecta directamente la fertilización del óvulo por el daño al estigma impidiendo la formación del tubo polínico o por el consumo de gametos viables, e indirectamente haciendo la flor menos atractiva para los polinizadores, reduciendo así el éxito reproductivo (5, 9).

El género *Inga* es uno de los grupos más complejos y diversos de la flora neotropical con cerca de 300 especies (11), destacándose por los grandes despliegues florales que exhiben la mayoría de las especies y el mutualismo con hormigas y avispas parasitoides que visitan los nectarios extraflorales (12, 13). La reciente radiación del género *Inga* muestra la acumulación de pocas substituciones entre especies, con la mayor parte de las divergencias en los fenotipos defensivos, lo que sugiere una fuerte selección por herbívoros (11).

Las plantas del género *Inga* tienen hojas paripinadas con nectarios foliares localizados entre cada par de pi-

nas opuestas, los nectarios solo secretan néctar cuando la hoja es joven y cesan su producción cuando la hoja se endurece y madura totalmente (14). Las hojas de los árboles de este género son alimento para una amplia variedad de herbívoros, vertebrados, invertebrados e insectos (15). Sin embargo, las hormigas y avispas parasitoides que visitan los nectarios extraflorales protegen a los árboles contra el daño de insectos herbívoros (12, 14). No obstante, para este grupo de plantas se tienen pocos datos sobre la relación de la herbivoría floral en el éxito reproductivo.

En este trabajo se reporta la posible incidencia de la herbivoría floral sobre la producción de frutos de una de las especies de *Inga* más comunes de la zona cafetera de Colombia, *I. ornata*. Esta especie se conoce localmente como guamo bejuco, es un árbol que alcanza los 12 m de altura, se caracteriza por presentar una corteza grisácea y lisa, flores inodoras, con cáliz café grisáceo, corola verde pálido, filamentos blancos y anteras amarillo pálido; el fruto es una legumbre tomentosa de 15 cm de color café grisáceo. Se distribuye en Colombia, Ecuador y noroccidente de Perú, principalmente entre los 800 y 2200 m, donde habita en áreas perturbadas, riberas de ríos y cafetales con sombrío (13).

MATERIALES Y METODOS

Este estudio se realizó en dos agroecosistemas del departamento del Quindío, Colombia. El agroecosistema ganadero se encuentra en la Reserva Natural “La Montaña del Ocaso” (04°34’N; 075°51’W), municipio de Quimbaya a 1100 m de altitud, con una precipitación promedio anual de 1691 mm y una temperatura de 24°C. La vegetación esta caracterizada por pastizales, pequeños parches de *Guadua angustifolia*, un fragmento de bosque secundario de 106 ha y algunos potreros arborizados con *I. ornata* y cercas vivas de matarratón (*Gliricidia sepium*). En este sitio los árboles de *I. ornata* presentan una distribución agregada. El agroecosistema cafetero se encuentra en el municipio de Calarcá a una altura de 1500 m, en la Vereda “La Zulia” (04°32’N; 75°39’W), con una precipitación promedio anual de 3134.6 mm y una temperatura de 20°C. La Zulia es una finca cafetera tecnificada de 25 ha, que aún conserva un sombrío disperso de árboles de *I. ornata* y en menor proporción *I. densiflora* e *Inga* sp.

Las observaciones se realizaron entre los meses de octubre de 2005 a marzo de 2006, en 10 árboles de *I. ornata* que presentaban ramas bajas (< 3m), los cuales fue-

ron seleccionados al azar en un estudio previo sobre su antecología (16). Para determinar la producción de frutos y la frecuencia de herbivoría floral, se marcaron 20 flores jóvenes (estado previo a la antéesis) en 10 árboles de *I. ornata* elegidos al azar por cada sitio, para un total de 200 flores/agroecosistema. Las flores se revisaron diariamente cada 12 horas durante ocho días continuos en busca de daño ocasionado por insectos herbívoros y desprendimiento de la inflorescencia. Cada 15 días y durante los dos meses siguientes se inspeccionaron las flores con el fin de registrar la producción de frutos y la pérdida de flores. Con estos datos se calculó el porcentaje de herbivoría, de producción de frutos verdes (FRV), de maduros (FRM) y de flores perdidas (aquellas que se desprendieron de la inflorescencia por factores mecánicos o por depredación) para cada árbol y luego se promediaron los porcentajes para cada categoría por agroecosistema.

Se realizaron observaciones sobre la actividad de los insectos diurnos y nocturnos que visitaron las flores y los frutos de *I. ornata* en 10 árboles, en periodos de 15 minutos cada tres horas, durante 24 horas por árbol. A cada morfoespecie colectada se le asignó un código y se registró el tipo de alimento consumido y la forma de forrajeo. La lista de los insectos se encuentra en una publicación previa por Marín-Gómez & Cárdenas (17). Se utilizaron pruebas no paramétricas porque los datos no presentaron distribución normal ni homogeneidad de varianzas. La prueba de la U de Mann-Whitney se utilizó para determinar si existían diferencias en la producción de frutos verdes, frutos maduros, herbivoría y flores perdidas.

RESULTADOS

La producción de frutos expresada como el porcentaje de flores que fueron polinizadas y alcanzaron el estado de fruto maduro fue bajo con relación al número de flores producidas por árbol (ganadero = 3.5%, cafetero = 2.5%), sin diferencias significativas entre sitios ($P > 0,05$; Fig. 1a y 1b). En contraste, el porcentaje promedio de flores que se desprendieron de la inflorescencia fue alto siendo mayor en el agroecosistema cafetero que en el ganadero (89,5% vs 61%; $U = 5.5$, $P = 0.0007$; Fig. 2).

La herbivoría floral fue más intensa en el agroecosistema ganadero (ganadero = 27,5%, cafetero = 0.5%; $U = 16.5$, $P = 0.0042$; Fig. 1c y 1d). Todos los árboles muestreados en este sitio fueron atacados por *Atta cephalotes* durante el día y la noche, en tal intensidad que sus rutas

de desplazamiento se encontraban saturadas de fragmentos de estructuras florales que transportaban hasta el nido. Estas hormigas cortaron todas las estructuras florales, a excepción del cáliz, lo que afectó negativamente la producción de frutos (Fig. 1d).

En el agroecosistema ganadero se obtuvieron registros de herbivoría floral por una especie de Blattelidae, 12 especies de Coleoptera de las familias Cantharidae, Chrysomelidae, Melolonthidae y 3 morfoespecies de larvas de mariposas (ver detalles en Marín-Gómez & Cárdenas (17), sin embargo, a diferencia de las hormigas arrieras, estos insectos sólo consumieron las estructuras reproductivas, principalmente los estambres.

DISCUSIÓN

La baja producción de frutos en plantas hermafroditas ha sido explicada por la influencia de factores intrínsecos y extrínsecos (18), como el costo en la producción de frutos, la limitación en la polinización, la frecuencia de herbivoría y la depredación de frutos y semillas (1, 3, 5, 8, 9, 10), los cuales varían según los ritmos fenológicos. Los periodos de floración extensos pueden ocasionar un alto porcentaje de pérdidas de flores por herbivoría en plantas hermafroditas (18). Aunque *I. ornata* exhibe un patrón de floración que se extiende durante 4 y 5 meses continuos (16), el mayor porcentaje de flores perdidas no se debió a la herbivoría floral sino al desprendimiento de las flores (Fig. 1 y 2), lo que sugiere una reducción del potencial reproductivo por otros factores.

Si bien la herbivoría floral afectó de forma negativa la producción de frutos, esta por sí sola no explica la reducción del potencial reproductivo de *I. ornata*, debido a que sólo ocurrió en el agroecosistema ganadero (Fig. 1). Estas diferencias pueden atribuirse a las prácticas de manejo del cafetal, frecuencia de poda del sombrío y el uso de agroquímicos que reducen la diversidad de insectos herbívoros (18), aunque también puede ser un fenómeno que ocurre a nivel local. Además, el alto porcentaje de flores caídas en ambos agroecosistemas, algunas de estas encontradas en el suelo sin señales de daño por insectos herbívoros, fue el factor que causó la mayor reducción del potencial reproductivo, lo que indica la posible influencia de factores intrínsecos como el aborto de flores y óvulos (18). Si el número de flores polinizadas excede las posibilidades de fructificación, debido a insuficiencia de recursos, éstas deben ser abortadas por la planta (18).

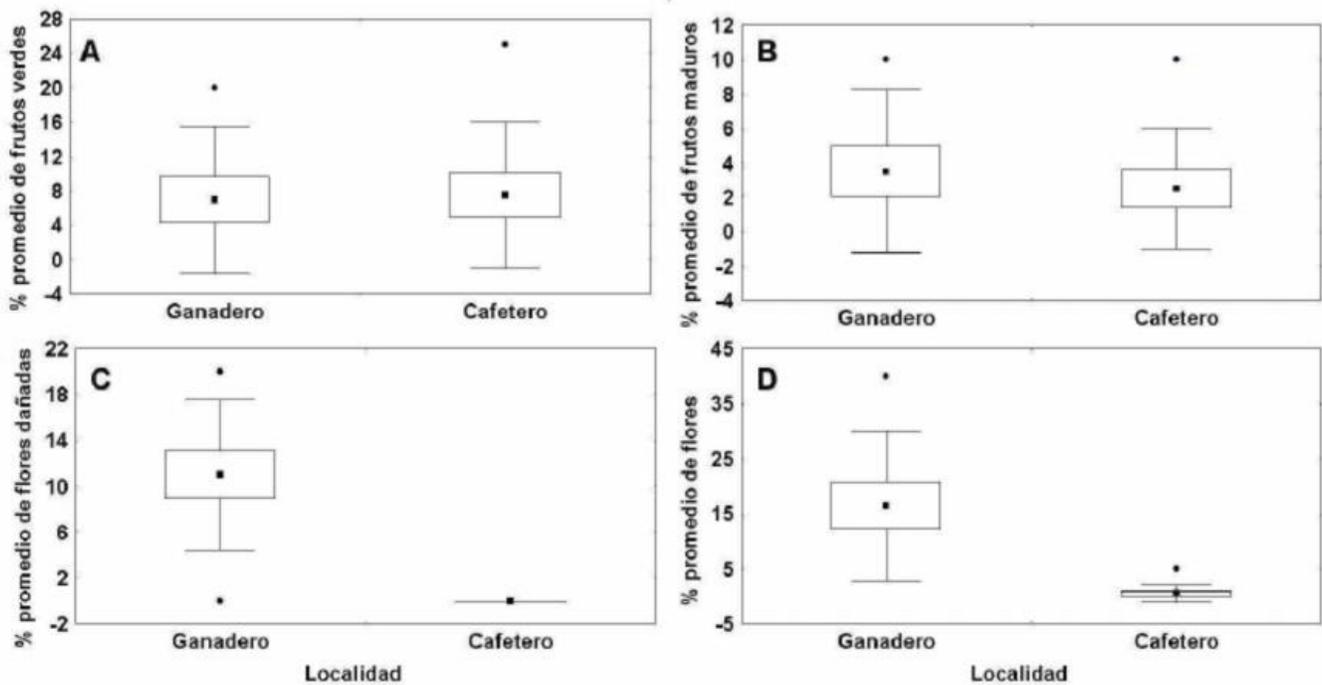


Figura 1. Porcentaje de frutos y de herbivoría floral de *I. ornata* en dos agroecosistemas del Quindío. A: producción de frutos verdes; B: producción de frutos maduros; C: herbivoría floral por larvas de mariposas y coleópteros adultos; D: herbivoría floral por *Atta cephalotes*.

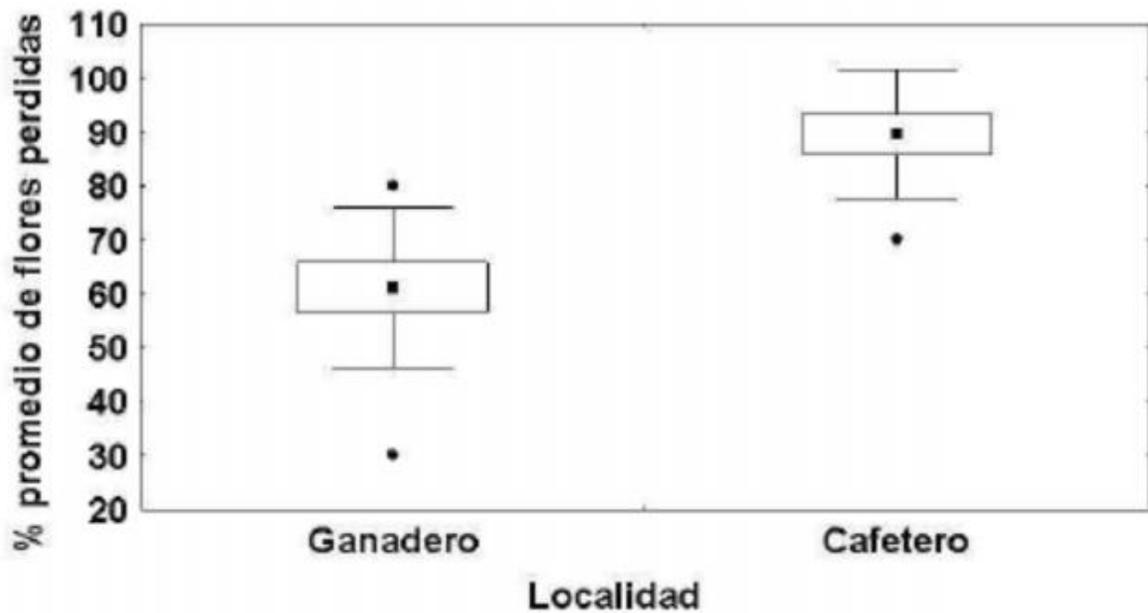


Figura 2. Porcentaje de flores desprendidas de las inflorescencias de *I. ornata* en dos agroecosistemas del Quindío.

Aunque se desconocen las causas que ocasionaron el desprendimiento de las flores, parte de este fenómeno puede atribuirse a la depredación por varias especies de aves, principalmente loros (*Aratinga wagleri*, *Brotogeteris jugularis*, *Pionus menstruus* y *P. chalcopterus*), semilleros de pico grande (*Pheucticus ludovicianus*, *Saltator striatipectus* y *Cyanocompsa brissonii*) y mamíferos como *Sciurus granatensis*, los cuales son visitantes frecuentes en ambos agroecosistemas y actúan como destructores al arrancar las flores para beber néctar (16). Sin embargo, la metodología empleada en este estudio no permite separar las causas del desprendimiento de las flores y por consiguiente, la baja producción de frutos de *I. ornata*.

La herbivoría floral afecta significativamente el éxito reproductivo de varias especies de plantas (1, 4, 5, 8, 9), mientras que otros estudios sugieren que la mayor reducción en el potencial reproductivo se presenta al inicio de la fase de crecimiento de frutos, periodo en el que ocurre un alto porcentaje de abortos (17, 19). Para *I. ornata* este porcentaje fue de 34% en el agroecosistema cafetero y de 50% en el ganadero, un valor similar al de herbivoría floral pero menor que el de la proporción de flores perdidas. Estos datos indican el aborto de frutos como un posible factor que puede influir en la disminución del éxito reproductivo de *I. ornata*.

La mayoría de las especies del género *Inga* son autoincompatibles (13, 14) con una baja producción de frutos que se atribuye a la limitación en la polinización, producto de una inadecuada xenogamia y una mayor frecuencia de geitonogamia ocasionada por los patrones de forrajeo de los polinizadores (14, 15). *I. ornata* se caracteriza por una estrategia de floración masiva y continua con una baja producción de frutos, al igual que

otras especies del género *Inga* (13, 14, 15). La baja producción de frutos en el guamo no se debe a la falta de polinizadores, pues la actividad de visitantes florales es alta (16, 18).

Koptur (14, 15) encontró que las hormigas asociadas a los nectarios extraflorales reducen la frecuencia de herbivoría por insectos de los órdenes Orthoptera, Coleoptera, Hemiptera y Lepidoptera, quienes causan el mayor daño foliar en varias especies de *Inga* en Costa Rica. En este estudio no se encontró evidencia de defensa por parte de hormigas, además la alta riqueza de insectos herbívoros (17) indica la ausencia de esta relación. Esto se sustenta por la riqueza y abundancia de insectos herbívoros, principalmente larvas de Lepidoptera, que forrajean en *I. ornata* y que no presentaron señales de agresión por hormigas de los géneros *Camponotus*, *Cephalotes*, *Pseudomyrmex*, *Pachycondila* y *Ectatomma* (17), reportadas como especies asociadas a nectarios extraflorales que defienden varias especies de árboles en el Neotrópico (20).

A pesar de la floración masiva de *I. ornata* y el alto porcentaje de flores perdidas, teóricamente se necesitarían 6.7 flores para producir un fruto maduro, valores similares a los encontrados en algunas especies de plantas en el Mediterráneo (17). Sin embargo, el bajo tamaño de la muestra y la ausencia de un diseño experimental apropiado que permita separar los efectos de cada factor sobre la producción de frutos en esta especie, no permiten confirmar estos supuestos. Por otra parte, los resultados de este estudio sugieren la influencia de algunos factores intrínsecos y extrínsecos como la herbivoría floral por insectos, el aborto de flores y frutos, la depredación de flores por aves y el desprendimiento de las flores como las causas que pueden afectar el potencial reproductivo y la consecuente baja producción de frutos en *I. ornata*.

AGRADECIMIENTOS

Al personal del Laboratorio de Biología de la Universidad del Quindío y al Centro de Investigaciones en Biodiversidad por su apoyo logístico, en especial a Rocío García Cárdenas por su colaboración en las determinaciones, Margarita López García y Mercedes Girón Vanderhuck por sus comentarios al manuscrito.

BIBLIOGRAFIA

1. Herrera C. Measuring the effects of pollinators and herbivores: evidence for nonadditivity in a perennial herb. *Ecology* 2000; 81(8): 2170-2176.
2. Coley P D, Barone J A. Herbivory and Plant Defenses in Tropical Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1996; 27: 305-335
3. Brody A K. Effects of pollinators, herbivores and seed predators on flowering phenology. *Ecology* 1997; 78(6): 1624-1631
4. Adler L S, Bronstein J L. Attracting Antagonists: Does Floral Nectar Increase Leaf Herbivory? *Ecology* 2004; (85)6: 1519-1526
5. Romero G Q, Vasconcellos J N. Flowering phenology, seed set and arthropods guilds in *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) in South-east Brazil. *Revista Brasil. Bot.* 2005; 28 (19):171-178.
6. Faegri K, Van der Pijl L. 1971. The principles of pollination ecology. Pergamon press, UK.
7. Maloof J E, Inouye D W. 2000. ¿Are nectar robber's cheaters or mutualism? *Ecology* 2000; 81(10): 2651-2661
8. Strauss S. Floral characters link herbivores, pollinators and plant fitness. *Ecology* 1997; 78(6): 1640-1645.
9. Krupnick G A, Weis A E, Campbell D R. The Consequences of floral herbivory for pollinator service to *Isomeris arborea*. *Ecology* 1999; 80(1): 125-134
10. Cariveau D, Irwin R E, Brody A K, Garcia-Mayeya L S, Von der Ohe A. Direct and indirect effects of pollinators and seed predators to selection on plant and floral traits. *Oikos* 2004; 104: 15–26
11. Richardson J E, Pennington R T, Pennington T D, Hollingsworth P M. Rapid Diversification of a Species-Rich Genus of Neotropical Rain Forest Trees. *Science* 2001; 293(5538): 2242-2245
12. Koptur S. Alternative defenses against herbivores in *Inga* (Fabaceae: Mimosoideae) over an elevation gradient. *Ecology* 1985; 66: 1639-1650
13. Pennington T D. 1997. The genus *Inga* Botany. The Royal Botanical Gardens. London, England.
14. Koptur S. Experimental evidence for defense of *Inga* (Mimosoideae) sampling by ants. *Ecology* 1984; 65 (6): 1787-1793
15. Koptur S. Flowering phenology and floral biology of *Inga* (Fabaceae: Mimosoideae). *Systematic Botany* 1983; 8(4): 354-368
16. Marín O H. 2006. Composición, actividad de forrajeo y “polinización” de las aves e insectos que visitan el guamo *Inga edulis* Martius (Fabales: Mimosaceae) en dos agroecosistemas del Quindío. Tesis de pregrado. Programa de Licenciatura en Biología y Educación Ambiental. Universidad del Quindío. 112 pp.
17. Marín-Gómez O H, García R C. Artropofauna asociada al guamo *Inga edulis* (Fabales: Mimosaceae) en un agroecosistema ganadero del Quindío, Colombia. *Rev. Asoc. Col. Cienc. Biol.* 2007; 19: 49-56
18. Guitian J, Sánchez J M, Guitian P. Niveles de fructificación en *Crataegus monogyna* Jacq., *Prunus mahaleb* L. y *Prunus spinosa* L. (Rosaceae) *Anales Jard. Bot. Madrid* 1992; 50(2): 239-245.
19. Burd M. “Excess” flower production and selective fruit abortion: A model of potencial benefits. *Ecology* 1998; 76(6): 2123-2132
20. Oliveira P S, Pie M R. Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in Cerrado vegetation. *An. Soc. Entomol. Brasil* 1998; 27(2): 161-176.