

Efectos de la defoliación experimental sobre la producción de semillas y el crecimiento de *Colliguaya odorifera* Mol., Euphorbiaceae

Effects of experimental defoliation on seed production and growth of *Colliguaya odorifera* Mol., Euphorbiaceae

ALDO POIANI¹ y ALEJANDRO DEL POZO²

¹Vía Aurelia 720, 00165 Roma, Italia; ²Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Estación Experimental Quilamapu, Casilla 426, Chillán, Chile

RESUMEN

Para evaluar los efectos de la defoliación sobre el crecimiento vegetativo y la producción de semillas del arbusto *Colliguaya odorifera*, una especie común en Chile central, se defoliaron artificialmente tres grupos de cuatro individuos en un 20%, 50% y 100% de su área foliar. Otro grupo de cuatro individuos se mantuvo como control. Los experimentos se llevaron a cabo en 1982, que fue un año de pluviosidad dos veces mayor a la normal. Al año siguiente (1983) los arbustos defoliados en un 20% durante 1982 volvieron a ser defoliados en el mismo porcentaje, mientras que un nuevo grupo fue defoliado en un 20% por primera vez. El año 1983 presentó una pluviosidad cercana al promedio registrado para el sector de estudio.

Tanto en el año de alta pluviosidad como en el de pluviosidad normal la defoliación experimental tiene por consecuencia una disminución, estadísticamente no significativa, de la producción de semillas. Sin embargo, los efectos sobre el crecimiento vegetativo se invierten de un año a otro: durante un año muy lluvioso los arbustos controles crecen más que los defoliados, mientras que en un año menos lluvioso la relación es inversa. Las tasas de defoliación de un 20% durante dos años consecutivos (1982/1983) no parecen afectar a los arbustos más que la misma defoliación aplicada durante un solo año, sugiriendo que los efectos de los herbívoros pueden verse amortiguados por las fluctuaciones interanuales en la productividad de los arbustos. A partir de tales resultados, se discuten ciertas posibles implicaciones evolutivas de la herbivoría sobre *Colliguaya odorifera*.

Palabras claves: Adecuación biológica, defoliación, matorral, Chile, *Colliguaya odorifera*.

ABSTRACT

Adults of the shrub species *Colliguaya odorifera* were defoliated at 20%, 50% and 100% of their total leaf area, in order to assess the effects of defoliation on seed production and vegetative growth. Four plants were maintained as controls, that is, with natural defoliation intensities which in the study size reached 2%. The experiments were conducted during 1982, a very rainy year for the region (801 mm). During 1983, the four shrubs previously defoliated at 20% were defoliated at a 20% intensity for a second time. This year was less rainy (403 mm) than the previous one.

We show a statistically non significant decrease in total seed production in defoliated shrubs in both the very rainy and the normal year. Nevertheless, the effects of foliar damage on vegetative growth are qualitatively different comparing 1982 and 1983. During the very rainy year, control shrubs grew more than defoliated ones, while in a normal year the relation is reversed. A 20% defoliation during two consecutive years does not appear to affect the shrubs more than the same defoliation percentage over a single year, which suggests that the effects of herbivore damage might be mitigated by fluctuations of shrub productivity between years.

Key words: Fitness, defoliation, matorral, Chile, *Colliguaya odorifera*.

INTRODUCCION

Se presume que los insectos herbívoros disminuirían, en mayor o menor grado, la adecuación biológica de sus plantas huéspedes

y que la presencia de ciertas estructuras morfológicas o compuestos químicos en las plantas, catalogados como defensas antiherbívoros, sería una respuesta a esta interacción interespecífica (Ehrlich & Raven 1964,

Feeny 1970, Levin 1971). Sin embargo, esta visión adaptacionista de la herbivoría no parece suficiente para aclarar el origen y resultados de las interacciones plantas-herbívoros. Son necesarias evidencias experimentales más directas para poner a prueba las tesis "adaptacionistas" (Lewontin 1982). Esta falta de evidencia experimental es crítica en el caso de interacciones insecto-plantas leñosas (Churchill *et al.* 1964, Rockwood 1973). De hecho, es muy importante determinar qué tipos de efectos tiene la defoliación sobre los arbustos para entender las relaciones evolutivas entre herbívoros y plantas, puesto que a priori no hay ninguna razón para suponer una correlación negativa entre defoliación y adecuación biológica de aquellas. Más aún, existen casos en que las plantas tienen respuestas compensatorias a la defoliación, que podrían disminuir los efectos de ésta (Simberloff *et al.* 1978, Owen & Wiegert 1981, Inouye 1982, Mc Naughton 1983).

En el matorral de Chile central (Thrower & Bradbury 1977) las especies arbustivas sufren intensidades muy variables de defoliación por insectos, que van desde un mínimo de un 2% (p. ej. *Colliguaya odorifera* Mol., Euphorbiaceae) a un máximo promedio de un 18% (p. ej. *Lithraea caustica* Hook. et Arn., Anacardiaceae) (Fuentes *et al.* 1981), aunque en comunidades mono-específicas de *Muehlenbeckia hastulata*, ocasionalmente ocurren defoliaciones de hasta un 100% (Fuentes *et al.* 1981). Además, se han documentado altas variaciones geográficas y locales en los porcentajes de defoliación intraespecíficos (Fuentes & Etchegaray 1983, Poiani & Fuentes 1985).

Fuentes *et al.* (1981) han propuesto un modelo explicativo de la abundancia relativa de los arbustos del matorral. Según estos autores, la defoliación disminuye el crecimiento vegetativo de los arbustos, lo que puede significar una desventaja competitiva para las especies más defoliadas. Luego, las abundancias relativas de las especies arbustivas serían el resultado de los efectos combinados de la herbivoría y la competencia interespecífica. Sin embargo, tampoco en este caso se han demostrado en forma directa los presuntos efectos de los insectos sobre el crecimiento de los arbustos.

El objetivo de este trabajo es estudiar el efecto de distintos grados de defoliación artificial en: (a) la producción de semillas y (b) el crecimiento vegetativo del arbusto se-

midiciduo de verano *Colliguaya odorifera* en Chile central. Con esto se quiere evaluar hasta qué punto la defoliación por los insectos podría constituirse en una presión selectiva para esta especie.

MATERIALES Y METODOS

Los experimentos se realizaron en el fundo San Carlos de Apoquindo (33°27' S, 70°42' W) a 1.000 m de altitud y 20 km al este de Santiago. El área de estudio es parte de un cono aluvial de la precordillera de los Andes. La vegetación consiste en un matorral esclerófilo (Thrower & Bradbury 1977), siendo las especies más frecuentes *Lithraea caustica*, *Quillaja saponaria* (ambos arbustos siempre-verdes) y *Colliguaya odorifera* (arbusto semideciduo de verano). El clima es de tipo mediterráneo con veranos secos y calurosos e inviernos fríos y lluviosos; la precipitación anual promedio es de 356 mm (di Castri & Hajek 1976).

Tratamientos de defoliación

Durante el mes de septiembre (inicio de la primavera) de 1982 se escogieron 15 arbustos adultos de *C. odorifera* de tamaños semejantes. *C. odorifera* es una especie monoica que, por alcanzar la madurez sexual a un tamaño relativamente pequeño, constituye un buen material experimental para probar efectos de la defoliación sobre el crecimiento y la producción de semillas. Sus frutos son cápsulas triloculares con una semilla por lóculo.

En cada planta se contó el número total de pistilos, para tener una estimación de la carga reproductiva potencial. Cuatro de estos arbustos se mantuvieron como control, es decir, con niveles naturales de defoliación (aproximadamente 2%). Otros cuatro arbustos fueron defoliados en un 20%, cuatro en un 50% y tres en un 100%, removiendo un porcentaje de cada una de las hojas del arbusto (tanto hojas viejas como las nuevas). La eficiencia de la técnica de defoliación, especialmente en los casos de 20% y 50%, fue calculada midiendo el área cortada en 40 hojas escogidas al azar para cada tratamiento, con planímetro polar LASICO. Las áreas promedios medidas diferían sólo en un 2% de los valores fijados.

Para detectar posibles efectos de defoliación repetida, en septiembre de 1983 se repitieron las defoliaciones de 20% en

aquellos arbustos defoliados durante 1982 con la misma intensidad. Además, se defoliaron cuatro nuevos arbustos en un 20%, manteniéndose los mismos controles. Se eligió un 20% por ser la máxima defoliación natural promedio encontrada en el matorral (Fuentes *et al.* 1981).

Medición de crecimiento

En cada arbusto defoliado se midió cada dos semanas la longitud total de 10 ramas marcadas. Estas mediciones se suspendieron una vez que la longitud de la rama permaneció constante a lo menos durante un mes. Cada dos semanas se calculó un índice de crecimiento (C):

$$C = \frac{L_t - L_i}{L_i}$$

siendo

L_t = longitud de la rama a tiempo t y
 L_i = longitud de la rama al inicio de las mediciones.

Los índices de crecimiento para cada tratamiento fueron comparados con un ANDEVA de un criterio y medidas repetidas (Kirk 1968), luego de una transformación logarítmica de los datos.

Producción de semillas

Al final de la estación de fructificación (enero), se colectaron las cápsulas. Estas fueron subdivididas en sanas, abortadas y parasitadas (por microhimenópteros). Las cápsulas parasitadas y abortadas no produjeron semillas. De las cápsulas sanas se obtuvieron semillas viables (por lo menos en apariencia) y abortadas (semillas arrugadas y prácticamente sin endosperma). Parte de las semillas viables se sembraron en junio (invierno) de 1983, en una parcela de 3 x 1 m, bajo condiciones de sombra análogas a las encontradas bajo los arbustos y sin riego. Posteriormente se calculó el porcentaje de germinación de cada tipo de semillas para cada tratamiento de defoliación. La proporción entre el número de semillas viables del arbusto y el número de pistilos sanos iniciales (de esta manera se corrige por el tamaño del arbusto) se correlacionó con el porcentaje de defoliación, mediante la prueba no paramétrica de Spearman (Sokal & Rohlf 1981). La misma

correlación se realizó entre el peso promedio por semilla viable y el porcentaje de defoliación y entre el porcentaje de germinación de semillas viables y la intensidad de defoliación.

El porcentaje de germinación, el porcentaje de pérdida de pistilos por parasitismo y abortos, y el número de semillas no viables en pistilos sanos, fueron usados como estimadores de la pérdida total de semillas de *C. odorifera* en los arbustos control.

Análisis entre años

Finalmente, para detectar posibles variaciones entre años de los efectos de la herbivoría, se realizaron ANDEVAS de dos criterios (año y porcentaje de defoliación), para los índices de crecimiento y la proporción número de semillas/número inicial de pistilos.

RESULTADOS

La Fig. 1 muestra la variación del índice de crecimiento (C), durante 1982, para cada uno de los tres niveles de defoliación experimental: 20%, 50% y 100%, y los arbustos control. Los resultados del ANDEVA indican que hay un efecto significativo de la defoliación experimental sobre el crecimiento vegetativo de *C. odorifera* ($F_{[3,8]} = 8,49$; $P < 0,01$).

Una prueba de Tukey (Kirk 1968) para los C promedio al final de la estación de crecimiento, revela que los arbustos control crecen significativamente más que los arbustos defoliados en un 50 y 100% ($P < 0,05$), pero no difieren de los defoliados en un 20%. Tampoco hay diferencias entre arbustos defoliados en un 50% y un 100%.

Por otro lado, durante el año 1983, el índice de crecimiento de los arbustos control, los defoliados en un 20% por segundo año consecutivo y los defoliados en un 20% por primera vez, no difieren significativamente ($F_{[2,9]} = 0,41$; $P > 0,65$). La Fig. 2 resume los valores promedio de C para cada nivel de defoliación en 1982 y 1983. No existen diferencias significativas entre control y arbustos defoliados en un 20% en una oportunidad o en dos años consecutivos.

Con respecto a la producción de semillas, durante 1982 se manifestó una correlación negativa, aunque marginalmente no signifi-

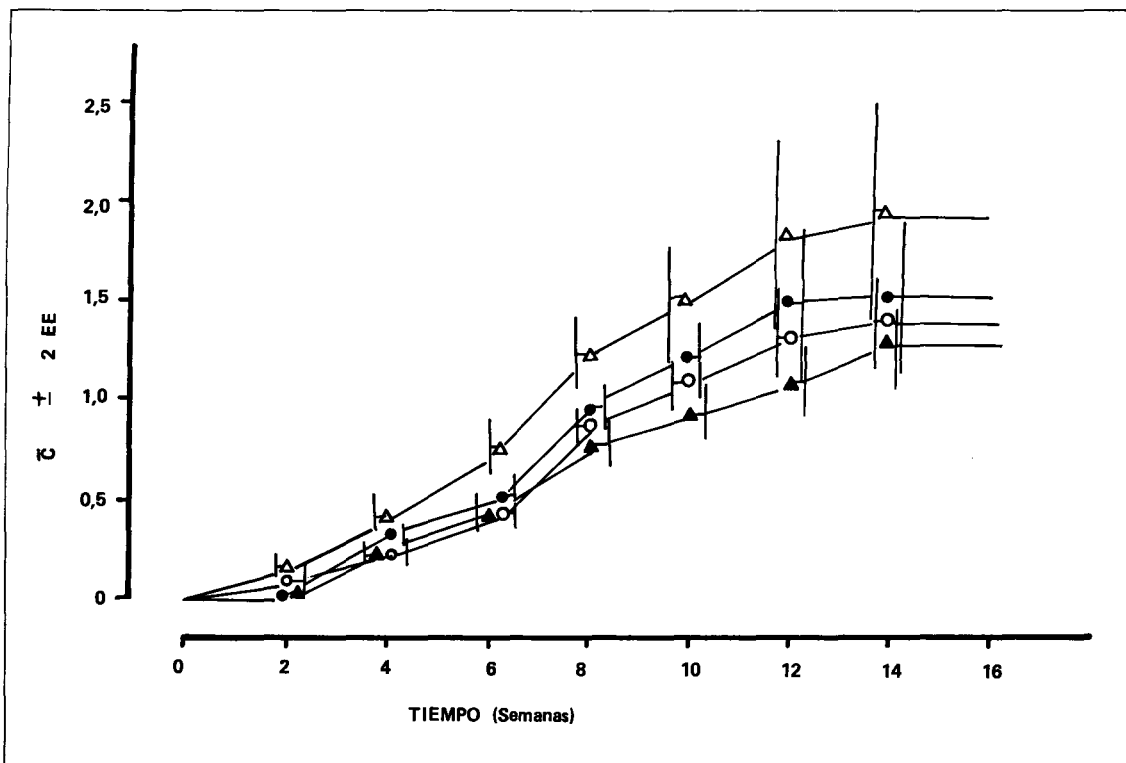


Fig. 1: Cambio del índice de crecimiento (C), en *Colliguaya odorifera*, durante la temporada de crecimiento de 1982. (Δ) Arbustos control; (●) defoliados en un 20%; (▲) defoliados en un 50%; (○) defoliados en un 100%.

Change in the growth index (C) for *Colliguaya odorifera* during the 1982 growing season. (Δ) Control shrubs; (●) 20% defoliation; (▲) 50% defoliation; (○) 100% defoliation.

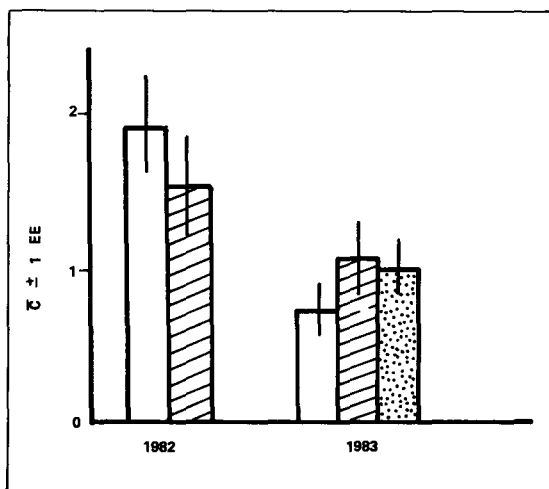


Fig. 2: Valores del índice de crecimiento (C) para los arbustos controles (0% defoliación experimental) (□), los defoliados en un 20% por primera vez (▨) y los defoliados en un 20% por segundo año consecutivo (▤), durante 1982 y 1983.

Values of the growth index (C) for the control (0% experimental defoliation) shrubs (□), shrubs 20% defoliated for the first time (▨) and shrubs 20% defoliated for two consecutive years (▤), during 1982 and 1983.

cativa ($r_s = -0,50$; $n = 15$; $P < 0,06$), entre la proporción número de semillas/número de pistilos y el porcentaje de defoliación (Fig. 3). No hay efectos de la defoliación sobre el peso de semillas ($r_s = -0,05$; $n = 15$; $P > 0,85$) ni sobre el porcentaje de germinación ($r_s = 0,28$; $n = 15$; $P > 0,30$). Estos resultados sugieren que el efecto de la herbivoría sobre *C. odorifera* se manifestaría en la producción total de semillas más bien que en la calidad de las semillas.

Los experimentos realizados en 1983 (Fig. 4) muestran que no hay una diferencia estadística en la proporción número de semillas/número de pistilos entre arbustos controles, arbustos defoliados por dos años consecutivos y los defoliados por primera vez en 1983 ($F_{[2,9]} = 0,22$; $P > 0,80$). Sin embargo, en 1982 hay una mayor producción de semillas por pistilo que en 1983 ($F_{[1,12]} = 12,29$; $P < 0,01$), pero no hay un efecto de la intensidad de defoliación ($F_{[1,12]} = 0,96$; $P > 0,30$) ni una interacción significativa entre ambos factores ($F_{[1,12]} = 0,16$; $P > 0,65$).

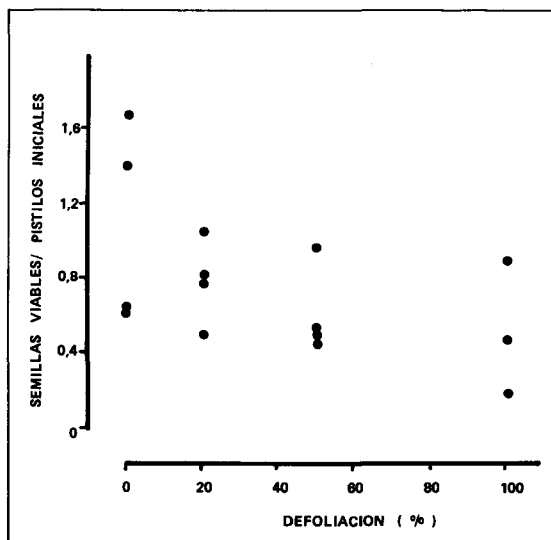


Fig. 3: Relación entre la intensidad de defoliación y la cantidad de semillas por pistilo inicial. El coeficiente de correlación de Spearman resultante de tales datos es marginalmente no significativo: $r_s = -0.50$; $n = 15$; $P < 0.06$.

Relation between the defoliation intensity and the amount of seeds per initial pistil. The Spearman's rank correlation coefficient is marginally non significant: $r_s = -0.50$; $n = 15$; $P < 0.06$.

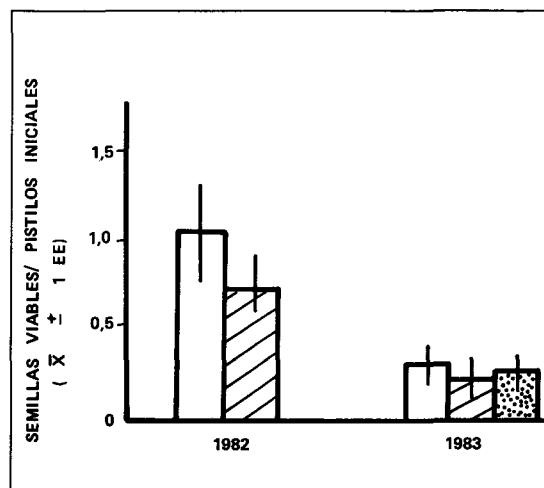


Fig. 4: Cantidad de semillas aparentemente viables por pistilo inicial en los arbustos controles (0% defoliación experimental) (□), los defoliados en un 20% por primera vez (▨) y los defoliados en un 20% por segundo año consecutivo (▩), durante 1982 y 1983.

Total amount of viable seeds per initial pistil in the control shrubs (0% experimental defoliation) (□), shrubs 20% defoliated for the first time (▨) and shrubs 20% defoliated for two consecutive years (▩), during 1982 and 1983.

Finalmente, la Tabla 1 muestra las causas de mortalidad de semillas en los arbustos control en 1982. Las semillas no germi-

nadas corresponden con toda seguridad a semillas no viables, puesto que no se han descrito fenómenos de latencia en esta es-

TABLA 1

Porcentajes de semillas perdidas por distintas causas en los individuos control de *C. odorifera*, durante 1982.

Percent of the potential seed set of control individuals of *C. odorifera* lost by different causes during 1982.

INDIVIDUOS	CAUSAS DE PERDIDA DE SEMILLAS					Total semillas perdidas
	Semillas potenciales*	Parasitismo de los pistilos	Aborto de los pistilos	Semillas abortadas en cápsulas sanas	Semillas no germinadas	
1 N° sem.	219	96	96	1	22	215
%	100	44	44	1	10	99
2 N° sem.	438	114	99	45	113	371
%	100	26	23	10	26	85
3 N° sem.	1296	114	546	258	237	1155
%	100	9	42	20	18	90
4 N° sem.	603	132	267	18	181	598
%	100	22	44	3	30	99
% Promedio ± D.E.		25 ± 14	38 ± 10	9 ± 9	21 ± 9	93 ± 7

* Número de pistilos x 3.

pecie (Orlando Balboa, comunicación personal). Sin tomar en cuenta la tasa de depredación de semillas una vez que han caído al suelo, ni la tasa de mortalidad de plántulas, sólo un 7% del total potencial de semillas logra germinar. Es decir, la defoliación sobre *C. odorifera* reduciría la producción de semillas a partir de un máximo potencial promedio de un 7%.

DISCUSION

Los resultados indican que durante 1982 los porcentajes de defoliación experimental causaron una disminución, aunque no estadísticamente significativa, de la producción de semillas. El crecimiento vegetativo de *C. odorifera*, es reducido con respecto al control sólo en arbustos defoliados en más de 50%. Sin embargo, la tendencia observada en el crecimiento vegetativo durante 1982 se invierte en 1983, es decir, los arbustos defoliados en un 20% durante 1983 crecieron más que los arbustos control (Fig. 3).

El año 1982 se diferenció de 1983, notoriamente en la cantidad de agua caída, siendo las precipitaciones de 801 y 403 mm, respectivamente. Es posible entonces, que la recuperación vegetativa de *C. odorifera* luego de la defoliación se vea afectada por las fluctuaciones de productividad entre años, debidas a las variaciones en las precipitaciones anuales. Nuestros resultados son congruentes con experiencias previas, en las que se muestra que *C. odorifera*, durante un año de pluviosidad comparable a la de 1983, tiene cierta capacidad de compensar vegetativamente la pérdida de área foliar (Torres *et al.* 1980).

Defoliaciones de un 20% en dos años consecutivos (Figs. 2 y 4), no tienen un efecto apreciable en el crecimiento vegetativo, ni en la producción de semillas. Este resultado puede estar indicando que la persistencia de niveles de defoliación de un 20%, para *C. odorifera*, se ven "amortiguados" por las fluctuaciones de productividad entre años. Es decir, un año con alta productividad puede disminuir los efectos de la defoliación en el año siguiente, puesto que la planta acumularía reservas y tendría una mayor biomasa disponible para recuperar el área foliar perdida.

Por último, los resultados de la Tabla 1, muestran un promedio de viabilidad de un 7% de la producción potencial de semillas

en *C. odorifera*. Este porcentaje es relativamente bajo si tomamos en cuenta que: a) *C. odorifera* invierte el 51% de su biomasa aérea anual en estructuras reproductivas (Aljaro & Montenegro 1981), b) no se ha considerado la mortalidad de las semillas por depredación (Glanz & Meserve 1982) y c) no hemos tomado en cuenta la mortalidad de plántulas por el "stress" hídrico del verano y la depredación por mamíferos pequeños (Fuentes *et al.* 1983, Fuentes *et al.* 1984). Esta baja viabilidad de las semillas en los arbustos control, junto con el efecto de la defoliación sobre la producción de semillas de *C. odorifera*, nos ayudan a entender mejor tanto la aparición de compuestos químicos y estructuras morfológicas considerados como defensa antiherbívoros en esta especie (Montenegro *et al.* 1980, Walkowiak *et al.* 1984), así como el desplazamiento de los mecanismos reproductivos de *C. odorifera* desde los sexuales a los asexuales a través de la producción de raíces adventicias.

En síntesis, según nuestros resultados, la herbivoría sobre *C. odorifera* tendría, en el corto plazo (dos años), efectos muy pequeños sobre la reproducción y el crecimiento de los arbustos, esto no sólo por la capacidad fisiológica de los arbustos de compensar por el daño recibido, sino además por las fluctuaciones interanuales en la productividad. Sin embargo, debido a la baja producción de semillas viables en los arbustos controles, es posible que en tiempos evolutivos esos mismos niveles de defoliación u otros mayores, pudiesen haber representado una presión selectiva significativa.

AGRADECIMIENTOS

Nuestros mayores agradecimientos a los Dres. Juan Armesto, Mary Kalin, Bernabé Santelices y a un revisor anónimo por sus sugerencias y críticas al manuscrito. Al Dr. Eduardo R. Fuentes por su constante estímulo y apoyo. Agradecemos también a Mónica Valdés por su ayuda en la defoliación de arbustos.

BIBLIOGRAFIA

- ALJARO ME & G MONTENEGRO (1981) Growth of dominant Chilean shrubs in the andean cordillera. Mountain Research and Development 1: 287-291.
- CHURCHILL GB, HH JOHN, DP DUNCAN & AC HODSON (1964) Long-term effects of defoliation of aspen by the forest tent caterpillar. Ecology 45: 630-633.

- DI CASTRI F & E HAJEK (1976) Bioclimatología de Chile. Editorial Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- EHRLICH PR & PH RAVEN (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- FEENY P (1970) Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillar. *Ecology* 51: 565-581.
- FUENTES ER, JM ETCHEGARAY, ME ALJARO & G MONTENEGRO (1981) Shrub defoliation by matorral insects. IN: Di Castri F, Goodall DW, Specht R (eds). *Ecosystems of the world*, vol. 11. Mediterranean-type shrublands: 345-359. Elsevier, Amsterdam.
- FUENTES ER & JM ETCHEGARAY (1983) Defoliation patterns in matorral ecosystems. IN: Kruger FJ, Mitchell DT, Jarvis JUM (eds). *Mediterranean-type ecosystems: the role of nutrients*: 525-542. Springer Verlag, Berlin.
- FUENTES ER, FM JAKSIC & JA SIMONETTI (1983) European rabbits versus native rodents in Central Chile: effects on shrub seedlings. *Oecologia* 58: 411-414.
- FUENTES ER, RD OTAIZA, MC ALLIENDE, AJ HOFFMANN & A POIANI (1984) Shrub clumps of the Chilean matorral vegetation: structure and possible maintenance mechanism. *Oecologia* 62: 405-411.
- GLANZ WE & PL MESERVE (1982) An ecological comparison of small mammal communities in California and Chile. General Technical Report PSW-58: 220-226. Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Berkeley, California.
- INOUE DW (1982) The consequences of herbivory: a mixed blessing for *Jurinea mollis* (Asteraceae). *Oikos* 39: 269-272.
- KIRK RE (1968) Experimental design procedures for the behavioral sciences. Wodsworths Publishing Company Inc., Belmont, California.
- LEVIN DA (1971) Plant phenolics: an ecological perspective. *American Naturalist* 105: 157-181.
- LEWONTIN RC (1982). La adaptación. En: *Evolución*, lecturas seleccionadas Scientific American. Ed. Labor, S.A., Barcelona.
- MC NAUGHTON SJ (1983) Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40: 329-336.
- MONTENEGRO G, M JORDAN & ME ALJARO (1980) Interactions between Chilean matorral shrubs and phytophagous insects. *Oecologia* 45: 346-349.
- OWEN DF & RG WIEGERT (1981) Mutualism between grasses and grazers: and evolutionary hypothesis. *Oikos* 36: 376-378.
- POIANI A & ER FUENTES (1985) Efecto de los insectos defoliadores sobre manchones de matorral: casos mono y multiespecíficos. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 47-56.
- ROCKWOOD LL (1973) The effect of defoliation on seed production of six Costa Rica tree species. *Ecology* 54: 1363-1369.
- SIMBERLOFF D, BJ BROWN & S LOWRIE (1978) Isopod and insect root borers may benefit Florida mangroves. *Science* 201: 630-632.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1981) Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 2nd Ed. WH, Freeman, San Francisco.
- THROWER NJW & DE BRADBURY (1977) Chile-California Mediterranean scrub atlas. A comparative analysis. Dowden Hutchinson and Ross, Inc. Stroudsburg, PA, USA.
- TORRES JC, JG GUTIERREZ & ER FUENTES (1980) Vegetative responses to defoliation of two Chilean matorral shrubs. *Oecologia* 46: 161-163.
- WALKOWIAK AM, JA SIMONETTI, I SEREY, M. JORDAN, R. ARRANZ & G. MONTENEGRO (1984) Defensive patterns in shrubs of Central Chile; a common strategy? *Oecologia Plantarum* 15: 191-199.