

Infeción por agallas y producción de inflorescencias en el arbusto *Schinus patagonicus*

MARÍA L BARRANCOS¹, ROMINA MONCAGLIERI¹ & ALEJANDRO G FARJI-BRENER² ✉

1. Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.

2. Laboratorio Ecotono, Centro Regional Universitario Bariloche, Univ. Nac. del Comahue, Bariloche, Argentina.

RESUMEN. El daño foliar generalmente afecta negativamente la reproducción de las plantas. Sin embargo, se conoce poco sobre cómo la infección por agallas influye en dicho proceso. Analizamos la relación entre la cantidad de agallas foliares causadas por insectos y la producción de inflorescencias en el arbusto *Schinus patagonicus*. En 63 arbustos localizados en bosques del norte de la Patagonia estimamos el promedio de agallas por hoja y de inflorescencias asociadas por rama. Un incremento en el número de agallas por hoja se asoció fuertemente con la producción de inflorescencias por rama. Ramas con hojas que poseían en promedio más de cuatro agallas no presentaron inflorescencias. La presencia de agallas foliares se asoció negativamente con el éxito reproductivo de esta especie, sugiriendo que este tipo de infección debería ser considerada como una fuerte presión selectiva.

[Palabras clave: bosque templado austral, herbivoría, Patagonia]

ABSTRACT. Gall infection and inflorescence production in the shrub *Schinus patagonicus*: Foliar damage often affects negatively the reproduction of plants. However, little is know about how gall infection influences this process. We analyzed the relationship between the abundance of foliar galls caused by insects and the production of inflorescences in the shrub *Schinus patagonicus*. In 63 shrubs located in northern Patagonia forests we estimated mean number of foliar galls per leaf and number of inflorescences associated per branch. The mean number of galls per leaf was strongly and negatively associated with the production of inflorescences per branch. Branches with leaves that showed on average, more than four galls did not have inflorescences. The presence of foliar galls seriously affected the reproductive effort of this shrub species, suggesting that this type of infection should be considered as a strong selective pressure.

[Keywords: herbivory, temperate austral forest, Patagonia]

INTRODUCCIÓN

La pérdida de área foliar generalmente posee efectos negativos para las plantas, afectando directa o indirectamente su reproducción (Marquis 1992a; Lehtila & Strauss 1999). Por ejemplo, es conocido que el consumo de área

fotosintética por herbívoros puede afectar directa o indirectamente la adecuación masculina (i.e., polen) (Snow 1994; Quesada *et al.* 1995; Aizen & Raffaele 1998; Mutikainen & Delph 1996; Strauss *et al.* 1996; Lethila & Strauss 1999), y femenina (i.e., óvulos o semillas) (Marquis 1992a; Strauss 1997; Gramacho *et al.* 2001). Sin embargo, existe otra forma de

✉ Laboratorio Ecotono, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, (8400) Bariloche, Argentina.
alefarji@crub.uncoma.edu.ar

Recibido: 21 de diciembre de 2007; Fin de arbitraje: 5 de enero de 2008; Revisión recibida: 7 de enero de 2008; Aceptado: 16 de enero de 2008

daño capaz de afectar la adecuación de las plantas sin involucrar necesariamente la pérdida de área foliar: la presencia de agallas.

Las agallas son estructuras anormales que se desarrollan en una planta como reacción específica a la presencia o actividad de un organismo inductor (galígeno), el cual generalmente es un insecto. Existen evidencias de que la presencia del galígeno genera una mutación en el ADN de su planta huésped, estimulando el crecimiento y multiplicación anormal de las células en el lugar de oviposición (Williams 1994). Las formas y ubicaciones de las agallas son muy diversas. Estas estructuras pueden ubicarse en tallos, flores, raíces y hojas dependiendo de la especie inductora, y son muy específicas; generalmente una especie de galígeno infecta siempre la misma especie de planta. Si bien existen muchos trabajos sobre la historia natural, diversidad, evolución de agallas y sus posibles funciones para la especie inductora (Williams 1994; Price 1997; Stone & Schonrogge 2003), hay menos información sobre sus efectos sobre las plantas hospederas.

Los trabajos sobre este tópico sugieren que las agallas afectan negativamente la adecuación de las plantas hospederas al menos por dos mecanismos no excluyentes: directamente al disminuir el área fotosintética de la hoja (Larson 1998), o indirectamente, al competir por recursos de la planta que podrían ser derivados hacia la reproducción (Dorchin et al. 2006). En consecuencia, plantas infectadas con agallas presentan generalmente un menor desarrollo y una menor producción de flores y frutos (Sacchi et al. 1988; Fay & Hartnett 1991; Fernández et al. 1993; Fay et al. 1996; Wolf & Rissler 1999; González et al. 2005). Este impacto puede ser aun más drástico si la infección ocurre tempranamente durante la época de reproducción y su ubicación es cercana a los órganos reproductivos, en cuyo caso las consecuencias sobre la adecuación de la planta hospedera es casi inmediata (Marquis 1992b; Wolfe & Rissler 1999).

Pese a que las agallas son un tipo de daño frecuente en muchas especies de plantas y en muchos ambientes, las evidencias de sus efectos negativos provienen principalmente de

estudios realizados en el hemisferio norte o en ambientes subtropicales y tropicales (Sacchi et al. 1988; Fay & Hartnett 1991; Fernández et al. 1993; Fay et al. 1996; Wolf & Rissler 1999; Cuevas-Reyes et al. 2006). Sin embargo, la infección por agallas parece ser un evento habitual en ambientes templados de Sudamérica (González et al. 2005). Por ejemplo, las principales especies de plantas del bosque templado del norte de la Patagonia (e.g., *Nothofagus* spp, *Austrocedrus chilensis*, *Berberis* spp, *Aristotelia chilensis*, *Schinus patagonicus*) presentan infecciones por agallas (Mazia et al. 2004; AG Farji-Brener, observación personal). No obstante, y hasta donde sabemos, en este tipo de ambiente no existen evidencias del efecto de las agallas sobre la reproducción de sus plantas hospederas.

En este trabajo analizaremos la relación entre la presencia de agallas y el éxito reproductivo del arbusto *Schinus patagonicus*, una de las especies leñosas más común del bosque templado austral. En particular, evaluaremos la consecuencia de la infección por galígenos sobre la reproducción potencial de este arbusto, determinando la relación entre la abundancia de agallas y el número de inflorescencias en poblaciones naturales.

ÁREA DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA

Realizamos este trabajo en el Parque Nacional Nahuel Huapi, cerca de la ciudad de San Carlos de Bariloche, Argentina (41°8' S, 71°19' W). La vegetación dominante del área de estudio es un bosque mixto dominado por los árboles *Nothofagus dombeyi* y *Austrocedrus chilensis*, en donde son también abundantes las leñosas *Schinus patagonicus*, *Maytenus boaria*, *Aristotelia chilensis*, *Lomatia hirsuta*, y *Maytenus boaria*. La precipitación anual es de aproximadamente 1800 mm y la temperatura promedio varía entre 2°C en invierno hasta 13°C en verano. La mayoría de las precipitaciones (90%) ocurre entre marzo y noviembre. El período de floración y de mayor actividad de los herbívoros (mayoritariamente insectos) ocurre durante la primavera y el verano, coincidiendo con la época de menor precipitación y mayor temperatura.

Schinus patagonicus ("laura") es un arbusto siempreverde, muy frecuente en el área de estudio en particular y en la ecoregión del bosque valdiviano en general (Carabelli et al. 2004), el cual sufre el ataque de un galígeno de la familia Psyllidae (Hemiptera). Este galígeno deposita sus huevos en sus hojas durante el inicio de la primavera, previamente y/o durante la formación de flores. Las agallas foliares presentan una forma cuneiforme, y una hoja puede tener hasta 20 agallas. Las inflorescencias nacen generalmente de la base de cada hoja.

Durante el mes de noviembre de 2005, en tres sitios distanciados entre sí alrededor de 20 km (Cerro Otto, Cascada de Los Duendes y Pampa de Huenuleo) elegimos al azar un total de 63 individuos adultos (entre 1.5 - 3 m de altura) de *Schinus patagonicus* (alrededor de 20 por sitio). Estos sitios fueron seleccionados por poseer una alta abundancia de *S. patagonicus* y representar apropiadamente el rango de su distribución dentro del parque nacional Nahuel Huapi. Las condiciones macro y microambientales de los sitios donde crecían los 63 individuos elegidos fueron similares; se encontraban bajo el dosel característico de los bosques mixtos de *Nothofagus dombeyi* y *Austrocedrus chilensis*. Elegimos al azar tres ramas por individuo en las cuales, en 20 hojas elegidas al azar, contamos el número de agallas por hoja y de inflorescencias asociadas. Estos datos fueron promediados para obtener un valor representativo del número de agallas/hoja e inflorescencias/rama para cada árbol, el cual consideramos nuestra unidad experimental. La posible dependencia entre la presencia de agallas y de inflorescencias fue analizada mediante una prueba de Chi-cuadrado aplicando la corrección de Yates. El efecto de la abundancia de agallas sobre el número de inflorescencias se analizó mediante una regresión simple ajustando a un modelo exponencial.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Mientras que 40% de los arbustos que tenían agallas no presentaron inflorescencias, todos los arbustos sin agallas ($n=8$) exhibieron inflorescencias (X^2 corregido=3.7; $P=0.05$). Por otra

parte, el incremento en el número de agallas/hoja se asoció a una disminución exponencial en el número promedio de inflorescencias por rama ($F_{1,61}=21.4$; $P<0.001$; $r^2=0.26$; Fig. 1). Un promedio de solo dos agallas por hoja determinó una reducción promedio de 33.3% (de 150 a 50) de inflorescencias por rama y las ramas cuyas hojas presentaron un promedio menor a cuatro agallas no presentaron inflorescencias. Esta relación negativa entre la producción de inflorescencias y la presencia de agallas, sumado a la gran reducción en el número de inflorescencias con pequeños incrementos en la cantidad de agallas, sugiere que la infección por galígenos afecta negativamente la reproducción de *S. patagonicus*.

La producción de inflorescencias parece depender más de un valor umbral de infección que responder en forma proporcional a la abundancia de agallas. El número de agallas/hoja explicó solo el 26% de la variación en el número de inflorescencias. Este bajo nivel de varianza explicada puede deberse a que la importancia relativa de los galígenos sobre la reproducción potencial de su hospedero depende del nivel de infección. Hojas con pocas agallas presentaron una gran variación en el número de inflorescencias (Fig. 1), sug-

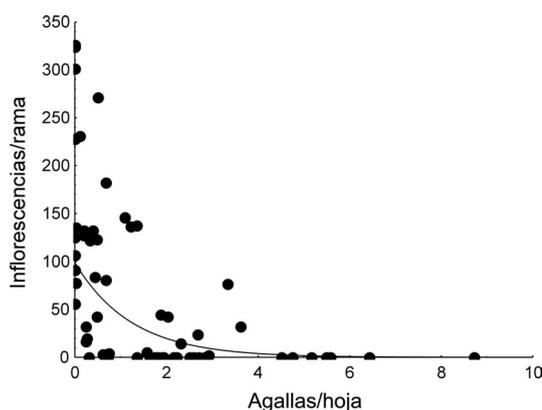


Figura 1. Relación entre el número de agallas/hoja promedio y la producción de inflorescencias/rama en el arbusto *Schinus patagonicus*.

Figure 1. Relationship between mean number of galls/leaf and production of inflorescences/branch in the shrub *Schinus patagonicus*.

iriendo que a bajas cantidades de agallas (e.g., < 2 /hoja) otros procesos, como por ejemplo el estado fisiológico de la planta o la disponibilidad de recursos, son más importantes en determinar la producción de inflorescencias. Sin embargo, cuando la cantidad de agallas/hoja es alta (e.g., > 3), la infección por galígenos parece ser uno de los principales factores que reducen la reproducción potencial de su hospedero (Fig. 1). Dado que este nivel de infección es bastante frecuente, los galígenos podrían tener un impacto negativo considerable sobre la abundancia de este arbusto en el área de estudio.

Los resultados de este estudio muestran que un incremento en el número de agallas se asocia con una reducción drástica en el éxito reproductivo del arbusto *S. patagonicus*. Sin embargo, este estudio presenta ciertas debilidades que podrían afectar esta interpretación. Primero, utilizamos al número de inflorescencias como un estimador indirecto del éxito reproductivo de la planta. Es verdad que, en general, la producción de semillas viables es considerada una medida más adecuada del éxito reproductivo que la producción de flores. Sin embargo, una reducción en el número de semillas puede deberse tanto a factores intrínsecos de la planta (e.g., su nivel de herbivoría), como a factores externos (e.g., la actividad de los polinizadores). En consecuencia, consideramos que variaciones en la producción de flores o inflorescencias es un mejor estimador que la cantidad de frutos o semillas para evaluar la capacidad intrínseca de la planta de invertir en reproducción ante la infección por agallas. Adicionalmente, tanto las funciones masculinas como femeninas deben considerarse para evaluar los efectos de los enemigos naturales sobre la adecuación de las plantas (Strauss 1997; Aizen & Raffaele 1998). Al considerar variaciones en el número de inflorescencias como estimador del éxito reproductivo, estamos indirectamente analizando el efecto de los galígenos sobre ambas funciones (i.e., la exportación potencial de polen y la producción potencial de semillas). Por lo tanto, creemos que el número de inflorescencias es un buen estimador del efecto de las agallas sobre la capacidad de inversión de la planta y su eventual éxito reproductivo. Segundo,

nosotros muestreamos el número de inflorescencias durante solo un período reproductivo de la planta, y por lo tanto ignoramos el efecto de las agallas a largo plazo. Sin embargo, dado que esta especie es siempreverde, no presenta antecedentes de respuestas compensatorias y el efecto de las agallas es acumulativo (Wolfe & Rissler 1999; González et al. 2005), las consecuencias negativas que encontramos posiblemente se verán más acentuadas con el tiempo. Por último, dadas las características asociativas de nuestros resultados y la ausencia de experimentos controlados, no podemos afirmar que el incremento en el número de agallas por hoja sea la causa de la disminución del número de inflorescencias. Sin embargo, este estudio presenta ciertas cualidades que no necesariamente ofrece un enfoque puramente experimental. Por un lado, estudiamos la infección por agallas sin realizar daños foliares experimentales, los cuales han sido cuestionados por no representar adecuadamente lo que ocurre en la naturaleza (Baldwin 1990). Y por otra parte, al examinar poblaciones naturales sin realizar manipulaciones, revelamos la existencia efectiva en la naturaleza de asociaciones negativas entre el nivel de infección por galígenos y el número de inflorescencias en esta especie. En consecuencia, nuestros resultados asociativos, conjuntamente con los resultados experimentales de González et al. (2005) en donde ramas con exclusión de galígenos presentaron menos frutos que ramas control, sugieren que las agallas afectan negativamente el éxito reproductivo de sus plantas hospederas.

Este es uno de los pocos estudios que revela una asociación negativa entre la infección por agallas y el éxito reproductivo potencial en una especie arbustiva muy común del bosque templado austral. Si este efecto se repite en otras especies leñosas del área (ver González et al. 2005) y -tal como sugieren nuestros resultados- un pequeño incremento en el número de agallas por hoja reduce drásticamente la producción de flores de la planta infectada, la infección por agallas debería ser considerada como una fuerte presión selectiva sobre las leñosas en este tipo de ambiente.

AGRADECIMIENTOS

A dos revisores anónimos cuyos comentarios mejoraron versiones previas de este manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- AIZEN, MA & 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.
- CARABELLI, F; S ANTEQUERA & H CLAVERIE. 2004. Cambios Negativos en la Heterogeneidad de Bosques de Ciprés de la Cordillera a Escala de Paisaje. *Patagonia Forestal* **10**(2):9-12.
- CUEVAS-REYES, P; M QUESADA & KOYAMA. 2006. Abundante and leaf-damage caused by gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica* **38**:107-115.
- DORCHIN, N; M CRAMER & J HOFFMANN. 2006. Photosynthesis and sink activity of wasp-induced galls in *Acacia pycnantha*. *Ecology* **87**:1781-1791.
- FAY, P & D HARTNETT. 1991. Constraints on growth and allocation patterns of *Silphium integrifolium* (Asteraceae) caused by a cynipid gall wasp. *Oecologia* **88**:243-250.
- FAY, P; D HARTNETT & A KNAPP. 1996. Plant tolerance of gall-induced attack and gall-insect performance. *Ecology* **77**:521-534.
- FERNÁNDES, GW; A SOUZA & C SACCHI. 1993. Impact of a *Neolasioptera* (Diptera: Cecidiomyiidae) stem galler on its host plant, *Mirabilis linearis* (Nyctaginaceae). *Phytophaga* **5**:1-6.
- GRAMACHO, M; T SANTANDER & AG FARJI-BRENER. 2001. Efectos de la herbivoría sobre la cantidad de óvulos en *Loasa speciosa* (Loasaceae). *Revista de Biología Tropical* **49**:513-516.
- GONZÁLES, W; P CABALLERO & R MEDEL. 2005. Galler-induced reduction of shoot growth and fruit production in the shrub *Colliguaja integerrima* (Euphorbaceae). *Revista Chilena de Historia Natural* **78**:393-399.
- LARSON, KC. 1998. The impact of two gall-forming arthropods on the photosynthetic rates of their hosts. *Oecologia* **115**:161-166.
- 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. Pp. 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? Constrains on response to folivory in *Piper arieianum* (Piperaceae). *Ecology* **73**:143-152.
- MAZIA CN; T KITEZBERGER & E CHANETON. 2004. Interannual changes in folivory and bird insectivory along a natural productivity gradient in northern Patagonian forests. *Ecography* **27**:29-40.
- MUTIKANIEN, P & L DELPH. 1996. Effects of herbivory on male reproductive success in plants. *Oikos* **75**:353-358.
- PRICE, P. 1997. *Insect Ecology*. John Wiley & Sons, Inc.
- QUESADA, M; K BOLLMAN & A STEPHENSON. 1995. Leaf damage decreases pollen production and hinders pollen performance in *Cucurbita texana*. *Ecology* **76**:437-443.
- SACCHI, C; P PRICE; T CRAIG & J ITAMI. 1988. Impact of shoot galler attack on sexual reproduction in the arroyo willow. *Ecology* **69**:2021-2030.
- SNOW, A. 1994. Post-pollination selection and male fitness in plants. *Am. Nat.* **144**:S69-S83.
- STONE, G & K SCHONROGGE. 2003. The adaptive significance of insect gall morphology. *TREE* **18**:512-522.
- STRAUSS, SY. 1997. Floral character link herbivores, pollinators, and plant fitness. *Ecology* **78**:1640-1645.
- STRAUSS, SY; 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.
- WILLIAMS, M. 1994. *Plant galls: organisms, interactions, populations*. Oxford University Press.
- WOLFE, L & L RISSLER. 1999. Reproductive consequences of a gall-inducing fungal pathogen (*Exobasidium vacciniae*) on *Rhododendron calendulaceum* (Ericaceae). *Canadian Journal of Botany* **77**:1454-1459.

