

Desempeño de vuelo de los frutos de *Triplaris americana* (*Polygonacea*) según su morfología

Flight performance of *Triplaris americana* (*Polygonacea*) fruits according to their morphology

Gunnary León Finalé¹

RESUMEN

La dispersión de semillas y frutos a menudo involucra especializaciones morfológicas de las diásporas. En la dispersión por el viento, las alas de los propágulos frecuentemente son muy variables dentro de una especie, lo que se traduce en diferentes desempeños de vuelo. Se caracterizaron los aquenios alados de *Triplaris americana* (n=185) en cuanto a su simetría y el ángulo de las alas respecto al eje longitudinal. Se evaluó el desempeño de vuelo de cada morfo formado por las combinaciones de las variantes de los dos caracteres en condiciones de sin viento. La simetría fue el carácter que más influyó en el desempeño durante el vuelo, mientras que el ángulo de las alas sólo fue importante para los morfos más y menos simétricos. El morfo con mejor desempeño fue el más simétrico y con ángulo de >45°, sin embargo no fue el mejor representado en las zonas más alejadas de las plantas progenitoras. Esto indica que el desempeño en condiciones naturales podría ser diferente al evaluado en condiciones de sin viento. La gran variación encontrada podría garantizar que la planta madre ubique sus propágulos a diferentes distancias, lo que aumenta las probabilidades de que algunos logren establecerse.

Palabras clave: anemocoría, dispersión por viento, simetría, diásporas

ABSTRACT

Fruits and seed dispersal often involved morphological specializations of these diaspores. In wind-dispersed propagules, frequently their wings are very variable within the species which can be associated with different flight performance. Winged achenes of *Triplaris americana* (n=185) were characterized according to their symmetry and wing angle (related to longitudinal axis); their flight performance was also evaluated according to the combination between symmetry and wing angle. Symmetry was the variable that influenced most in flight performance, while wing angle was important only for the extreme morphs according to this variable. The morph with best flight performance was the most symmetric and >45° wing angle, although it was not found abundantly in the areas away from the mother plant. This indicates that the flight performance under natural conditions may be different to the experiment done in conditions of no wind. The high variation found could guarantee locate the propagules in a wide variety of distances from the mother plant, increasing the probabilities of seedling establishment.

Keywords: anemocory, wind dispersal, symmetry, diaspores

Recibido: junio 2015 **Aceptado:** agosto 2015

INTRODUCCIÓN

La dispersión de las diásporas es una importante etapa el ciclo de vida de las plantas. Entre sus ventajas están que disminuye la probabilidad de cruces consanguíneos, manteniendo la población genéticamente diversa y saludable, disminuye la competencia entre progenitores y descendientes así como el ataque de depredadores y enfermedades, pues se alejan del ambiente potencialmente saturado de patógenos cercano al progenitor, lo que incrementa las posibilidades de establecimiento de los propágulos (Janzen 1971). Las plantas han desarrollado varias estrategias que incrementan el éxito de dispersión, tales como la endozoocoría (Fleming & al. 1993, Howe 1993), ectozoocoría y anemocoría (Weberling 1989). Todas estas estrategias involucran modificaciones estructurales de las semillas y los frutos, como la presencia de arilos, cubiertas duras, ganchos o alas (Howe & Smallwood 1982). Entre ellas, la anemocoría está determinada por la morfología de los frutos y semillas,

debido al componente físico del vuelo (Burrows 1975, Ladera & al. 2000, Ladera & Pineda 2009) y está generalmente asociada a la presencia de semillas y frutos con alas. Ésta es una estrategia muy frecuente en especies de zonas con fuertes vientos y durante la estación seca, donde existe mayor probabilidad de dispersión (Howe & Smallwood 1982, Jongejans & Schippers 1999).

Triplaris americana L. (*Polygonaceae*) es un árbol utilizado frecuentemente como ornamental, eficiente dispersor de sus frutos por aire y que ha sido categorizado como invasor en algunos países como Sudáfrica (Lalla & Ivey 2011). En esta especie, los frutos conservan los tépalos, los que se secan y endurecen, permitiéndoles funcionar como alas (Weberling 1989). Tal como ocurre en *T. caracasana* Cham., las alas de sus frutos son tres o cuatro estructuras dispuestas radialmente que permiten la rotación del fruto mientras cae, lo que incrementa su tiempo en el aire (Ladera & al. 2000) y permite que el viento lo aleje de la planta madre.

¹Sociedad Cubana de Botánica. e-mail: gleonfinale@gmail.com.

En *T. americana* existe gran variabilidad en algunas de las características morfológicas del fruto que podrían afectar su vuelo. El número de alas, la simetría en la posición relativa entre ellas, el ángulo respecto al eje longitudinal del aquenio y las malformaciones alares son algunos de los factores potencialmente importantes para el desempeño de vuelo, porque pueden afectar el balance, la sustentación y la rotación producto de turbulencias, respectivamente. Pero estas características no actúan independientemente, sino que sus efectos se combinan y dan como resultado un desempeño particular de vuelo para cada aquenio. En este trabajo se evaluó, por primera vez para esta especie, la variación del tiempo de vuelo de frutos de *T. americana* entre morfos con diferentes combinaciones de simetría y ángulo de las alas respecto al eje longitudinal y se relacionaron estos resultados con la distribución espacial de los morfos encontrada en el Parque Nacional Palo Verde, Costa Rica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los frutos usados para este estudio se recolectaron en un parche formado por nueve individuos adultos de *T. americana*, a 200 m del edificio de administración del Parque Nacional Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica, el 9 de febrero de 2013. Se recolectaron 979 aquenios en el área bajo la copa de los árboles, que fue considerada como centro, 233 a 5 m de distancia del parche y 199 a 10 m. Se calculó la proporción de frutos con tres y cuatro alas. Fueron seleccionados al azar 104 frutos con tres alas del centro, 42 ubicados en 5 m y 39 en 10 m, fueron marcados individualmente y clasificados según su simetría en categorías A, B, C y D, donde A era totalmente simétrico y D con todas las alas hacia un lado (Figura 1). Se categorizaron los frutos según el ángulo que formaban las alas respecto al eje de la semilla en I, II, III, IV y V, donde I era paralelo al eje y V formando un ángulo de 90° respecto al eje (Figura 2). En todos los casos se usaron frutos sin deformaciones alares. Cualquier torcedura u ondulación del ala fue considerada una deformación.

Para medir el tiempo de vuelo de cada aquenio, se dejaron caer desde una altura de 230 cm en el laboratorio en condiciones de sin viento. El tiempo fue registrado con un cronómetro con 0,01s de precisión. Para el análisis de los datos se realizó una Regresión Múltiple en el programa *Statistica* 8.0. Se realizaron pruebas de Montecarlo, para hacer las comparaciones en tiempo de vuelo entre cada uno de los morfos formados por las combinaciones de las variantes de los dos caracteres analizados. Se compararon las diferencias promedio en el vuelo, para lo que se usó el complemento *PopTools* de Microsoft Excel. Se realizaron 5000 iteraciones. Se consideraron valores estadísticamente significativos aquellos que presentaran una probabilidad de ocurrencia menor que el 5% ($p > 0,05$).

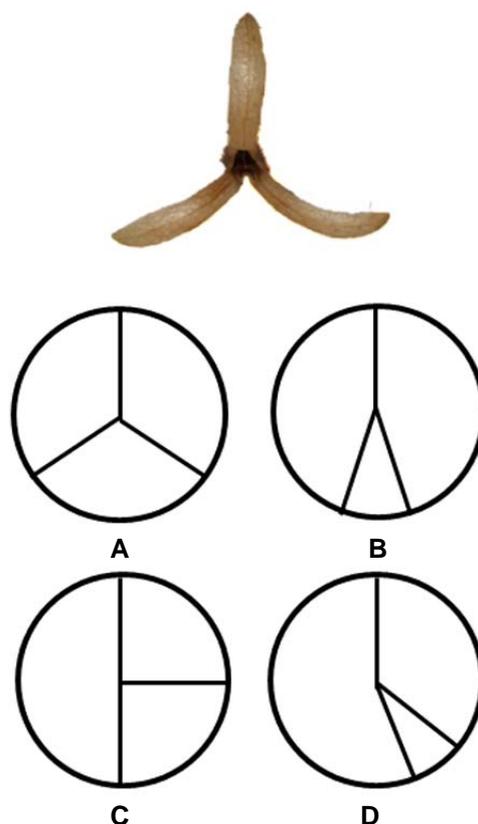


Fig. 1. Clasificación de las alas del fruto de *Triplaris americana* en orden creciente de asimetría. Cada línea representa un ala en vista frontal.

Fig. 1. Classification of *Triplaris americana* fruit wings in order of increasing asymmetry. Each line represents a wing in frontal view.

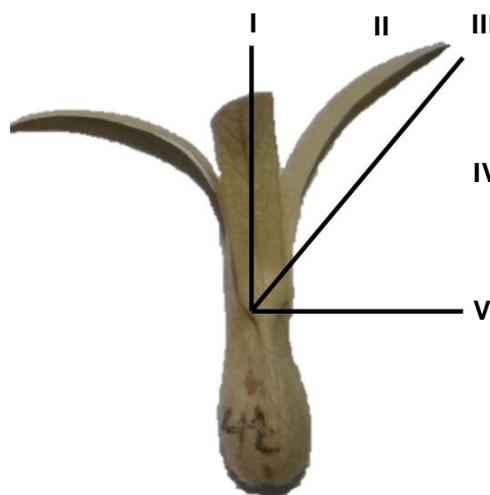


Fig. 2. Categorías de ángulos de inserción de las alas respecto al eje longitudinal del fruto de *Triplaris americana*. I: ángulo de 0°, II: ángulo $>0^\circ$ y $<45^\circ$, III: ángulo de 45° , IV: ángulo $>45^\circ$ y $<90^\circ$, V: ángulo de 90° .

Fig. 2. Wing insertion angle categories in *Triplaris americana* fruits. I: 0° angle, II: $>0^\circ$ and $<45^\circ$ angle, III: 45° angle, IV: $>45^\circ$ and $<90^\circ$ angle, V: 90° angle.

RESULTADOS

Se encontró que los registros de aquenios con cuatro alas fueron poco frecuentes. Solo el 6% de los aquenios del centro, el 4% de los que se encontraron a 5 m y el 7% de las que se encontraron a 10 m tuvieron cuatro alas. De los 185 aquenios de tres alas seleccionados provenientes de todas las distancias, solo 2 y 6 de ellos presentaron ángulo I y V respectivamente y 13 tuvieron simetría D. Por esta razón ninguna de estas variantes fue incluida en los análisis estadísticos siguientes. De los 164 aquenios incluidos en el estudio, 82 presentaron simetría A y 70 presentaron ángulo alar de 45° (III) (Tabla I).

El análisis reveló que la simetría influye en el desempeño de los frutos durante el vuelo ($p=0,023$), no así el ángulo de las alas respecto al eje longitudinal del fruto ($p=0,144$) ($R= 0,22181938$; $R^2= 0,04920384$; $F(2,173)=4,4764$ $p<0,012$). Sin embargo, la comparación del desempeño de cada uno de los morfos, reveló que el ángulo parece ser importante en los casos donde la distribución de las alas está balanceada (simetría A) o con la distribución más desbalanceada (simetría C) y se comporta de forma contraria en ambos casos. Se obtuvieron diferencias en el tiempo de vuelo entre los morfos IIA y IVA, así como en IIIC y IVC ($p<0,02$), adjudicables al ángulo de inserción de las alas, ya que cada par comparte la simetría. En el

TABLA I

Número de frutos por cada uno de los morfos de *Triplaris americana* incluidos en el estudio. Parque Nacional Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica. 9 de febrero de 2013.

TABLE I

Number of each fruit morph of *Triplaris americana* included in this study. Palo Verde National Park, Guanacaste, Costa Rica. February 9, 2013.

Ángulo alar	Simetría			Total
	A	B	C	
II 	20	9	16	45
III 	37	18	15	70
IV 	25	17	7	49
Total	82	44	38	164

primer caso, cuando aumenta el ángulo de las alas, los frutos se mantienen en el aire durante más tiempo, mientras que en el segundo un mayor ángulo disminuye el tiempo de vuelo. Por otra parte, el morfo IVA presentó diferencias estadísticamente significativas con el resto de los morfos analizados ($p<0,02$), excepto con IIIA, y fue el más exitoso en mantenerse en el aire en condiciones sin viento (Figura 3). También sobresale en la Figura 3 el amplio rango que abarca el límite de confianza de IVC.

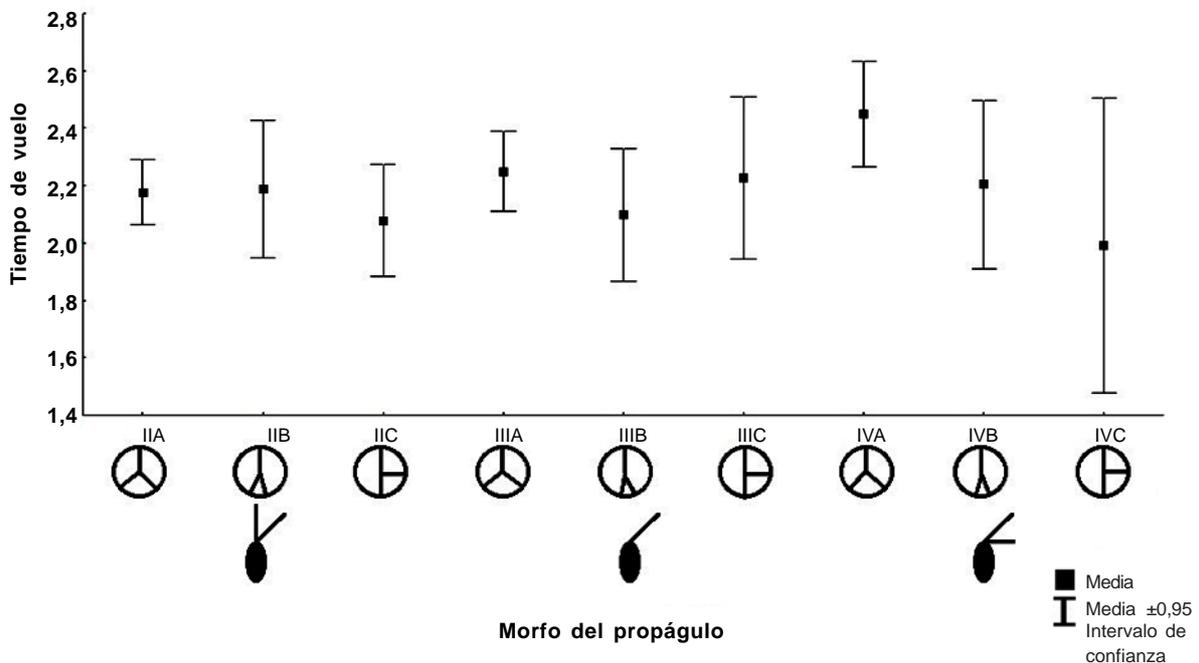


Fig. 3. Tiempo de vuelo de los morfos de los frutos de *Triplaris americana* en condiciones sin viento desde una altura de 230 cm. Los morfos fueron conformados como la combinación de la simetría (A, B y C) y del ángulo de inserción de las alas respecto al eje longitudinal del fruto (II:  ángulo $>0^\circ$ y $<45^\circ$, III:  ángulo de 45° , IV:  ángulo $>45^\circ$ y $<90^\circ$). Las líneas dentro de los círculos representan las alas en vista frontal.

Fig. 3. Flight time of each fruit morph of *Triplaris americana* in no wind condition and 230 cm altitude. Each morph is a combination of a symmetry (A, B y C) and a wing angle (II:  $>0^\circ$ and $<45^\circ$ angle, III:  45° angle, IV:  $>45^\circ$ and $<90^\circ$ angle). Lines in circles represents the wings in frontal view.

Los morfos con simetría A representaron el 50% de todos los frutos analizados (Tabla I), pero esta proporción se comportó de manera diferente en las diferentes distancias. En el centro representaron menos del 50%, mientras que a 5 m y 10 m fueron más de la mitad de los aquenios recolectados, siendo mayor la proporción en la mayor distancia (Tabla II). El morfo mejor representado fue IIIA (Tabla I), a pesar que IVA fue el morfo con mejor desempeño en las pruebas de vuelo en condiciones sin viento (Figura 3). En la distancia 10 m, IVA se encontró en menor proporción y IIIA resultó el mejor representado, respecto al resto de los morfos con simetría A (Tabla II).

DISCUSIÓN

La baja frecuencia con la que aparecen los frutos con cuatro alas indica que no se trata de un polimorfismo de la especie sino que es un evento raro provocado posiblemente por azar. Lo mismo podría ocurrir con los frutos que presentaban ángulo I y V en los que las alas están tan cerradas o abiertas que podría no permitirles volar eficientemente, lo que explicaría su rara aparición.

La simetría probablemente influye en la estabilidad del aquenio mientras vuela. Si todas las alas se encontraran hacia un lado, tal como en D, la rotación podría no resultar efectiva, pues se encuentran muy desbalanceadas. Por tanto, el tiempo de duración del régimen inicial no lineal de vuelo podría ser demasiado largo, el cual es menos estable. De este modo, el fruto no alcanza el régimen lineal de vuelo, el cual es más estable (Ladera & al. 2000), o lo alcanza muy tarde para la poca altura desde la que fueron lanzados los frutos en este experimento. Que el 50% de los frutos analizados tuviera simetría A, unido a que fueron los que tuvieron un mayor tiempo de vuelo sostienen la idea de que esta es la simetría óptima para el vuelo, por el mayor balance que supone (Ladera & al.

2000), lo que explica además que se encuentren en mayor proporción que lo esperado solo por azar en zonas alejadas de las plantas progenitoras.

La aparente importancia del ángulo en los casos donde la distribución de las alas está balanceada (simetría A) o con una distribución muy desbalanceada como la simetría C, podría deberse a que en el primer caso un ángulo mayor aumenta la resistencia de las alas al aire, lo que genera una mayor sustentación (fuerza ascendente que permite a un cuerpo mantenerse en el aire). Un fruto con sus alas separadas del eje longitudinal funciona como un paracaídas abierto (ángulo IV), mientras que uno con las alas cerradas (ángulo II) funciona como una flecha que cae. Por otra parte, cuando están desbalanceadas como las que presentan simetría C, un ángulo muy abierto (IV) podría funcionar como un paracaídas con las cuerdas cortas, el peso desplazado a un lado y con poca estabilidad, que se voltearía rápidamente y dejaría de girar, mientras un ángulo un poco menor (III) funcionaría como uno con cuerdas más largas y estables, comportamiento similar al descrito por Burrows (1975) para algunas semillas y frutos con vilano.

Que no se encontraran diferencias en el tiempo de vuelo entre IIIA y IVA podría deberse a que en este caso las diferencias morfológicas encontradas no trascienden hasta tener una importancia biológica, ya que funcionan de forma parecida. De cualquier forma IVA aparentemente es el morfo óptimo entre los que produce *T. americana*, ya que tuvo el mejor desempeño en el vuelo en condiciones sin viento. Sin embargo, al analizar la distribución de los frutos en el campo sobresalió que no fuera el morfo mejor representado en general, ni en la mayor distancia analizada. Aparentemente en condiciones naturales con viento, el desempeño de IVA es peor que el del morfo IIIA.

TABLA II

Número de frutos de los morfos de *Triplaris americana* con mayor grado de simetría (A) y diferente ángulo alar (II: ángulo $>0^\circ$ y $<45^\circ$, III: ángulo de 45° , IV: ángulo $>45^\circ$ y $<90^\circ$), ubicados a diferentes distancias de las plantas progenitoras (Centro: área bajo la planta madre, 5 m y 10 m). Parque Nacional Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica. 9 de febrero de 2013. En las columnas el % se calculó a partir del total analizado para esa área.

TABLE II

Number of each morph of *Triplaris americana* fruits with highest symmetry (A) and different wings angle (II: $>0^\circ$ and $<45^\circ$ angle, III: 45° angle, IV: $>45^\circ$ and $<90^\circ$ angle) collected at different distances from mother plants (Centro: under mother plants, 5 m and 10 m). Palo Verde National Park, Guanacaste, Costa Rica. February 9, 2013. Columns % was calculated for the total fruit analyzed for that area.

Morfo	Centro (n= 94)	5 m (n= 31)	10 m (n= 39)	Total(n= 164)
IIA	10 (11%)	4 (13%)	6 (15%)	20 (12%)
IIIA	20 (21%)	6 (19%)	11 (28%)	37 (22%)
IIVA	14 (14%)	6 (19%)	5 (13%)	25 (15%)
Total	44 (47%)	16 (52%)	22 (56%)	82 (50%)

Ladera & al. (2000) sugieren que las pequeñas variaciones en la morfología del fruto de *T. caracasana* podrían influir significativamente en su distancia de dispersión, lo cual podría estar ocurriendo en este caso con *T. americana*. Ello podría deberse a que IVA tiene menor estabilidad por ser como un paracaídas con cuerdas cortas que una ráfaga de viento voltearía más fácilmente, lo que explicaría por qué su proporción sólo es mayor que lo esperado a la distancia de 5 m. Entonces, en condiciones naturales, podría ser que el morfo óptimo fuera IIIA, el cual también apareció más frecuentemente entre los frutos analizados.

CONCLUSIONES

Existe relación entre la forma de los frutos de *T. americana* y su capacidad de mantenerse en el aire durante más tiempo, lo que influye en su distancia de dispersión. Además, los morfos IIIA y IVA con mejores desempeños de vuelo coincidieron en ser los más abundantes y mejor representados en las distancias alejadas de las plantas madres, lo que corrobora la premisa de que la forma (simetría y ángulo de las alas) tiene un efecto sobre el desempeño en el aire de los aquenios de esta especie.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Burrows, F. M. 1975. Wind-borne seed and fruit movement. *New Phytol.* 75: 405-418.
- Fleming T.H., Venable, D.L. & Herrera, L.G.M. 1993. Opportunism vs. specialization: the evolution of dispersal strategies in fleshy-fruited plants. *Vegetatio* 107-108 (1): 107-120.
- Howe, H. 1993. Specialized and generalized dispersal systems: where does 'the paradigm' stand? *Vegetatio* 107-108: 3-13.
- Howe, H. & Smallwood, J. 1982. Ecology of seed Dispersal. *Ann Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-28.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Ann Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- Jongejans, E., Schippers, P. 1999. Modeling Seed Dispersal by Wind in Herbaceous Species. *Oikos* 87(2): 362-372.
- Ladera, C. L., Pineda, P. A. Jr. & Alcalá, G. 2000. Modelo analítico del vuelo de dispersión del aquenio de *Triplaris caracasana* Cham. *Ciencia* 8(3): 285-303.
- Ladera, C. L. & Pineda, P. A. Jr. 2009. The physics of the spectacular flight of the *Triplaris* samaras. *Lat. Am. J. Phys. Educ.* 3(3): 557-565.
- Lalla, R. & Ivey, P. 2011. Early detection of emerging invasive alien, *Triplaris americana* in Kwazulu-Natal, South Africa. pp: 71-77. En: 223rd Asian-Pacific Weed Science Society Conference, Queensland (26-29 septiembre). Volumen 2.
- Weberling, F. 1989. Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge University. New York, Estados Unidos.