

## DEPREDACIÓN PREDISPERSIÓN DE SEMILLAS POR INSECTOS EN ESPECIES DE *Bauhinia* L. (FABACEAE: CAESALPINIOIDEAE) EN VENEZUELA

*Omaira Hokche*<sup>1\*</sup> y *Nelson Ramírez*<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Herbario Nacional de Venezuela, Instituto Experimental Jardín Botánico Dr. Tobias Lasser, Universidad Central de Venezuela. Caracas - Venezuela.

<sup>2</sup>Laboratorio de Biología Reproductiva. Centro de Botánica Tropical. Instituto de Biología Experimental, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas - Venezuela.

\*omaira.hokche@ucv.ve

### RESUMEN

La depredación predispersión por insectos fue estudiada en ocho especies de *Bauhinia* que crecen en diferentes localidades de Venezuela con la finalidad de determinar la especialización de bruchidos como especies depredadoras de semillas en el género, los niveles de depredación y si muestran preferencia por alguna posición de la semilla dentro del fruto. Para ello, se recolectó un máximo de 1000 frutos provenientes de un mínimo de cinco individuos por especie, se colocó cada fruto individualmente en bolsas de papel y posteriormente se guardaron en bolsas de tela metálica fina para evitar el escape de los insectos. Los insectos capturados fueron identificados por especialistas. Las semillas de las especies de *Bauhinia* fueron depredadas por larvas de los géneros *Gibbobruchus* y *Caryedes* (Chrysomelydae: Bruchinae). Las especies de la sección Pauletia (principalmente árboles o arbustos) fueron depredadas por representantes del género *Gibbobruchus*, y las especies de la sección Tylotaea (lianas) fueron depredadas por especies de *Caryedes*. El número de insectos que emerge por semilla infectada varió de uno a cinco. En ambas secciones de *Bauhinia* la depredación predispersión de semillas no es selectiva con relación a la posición que ocupan dentro del fruto.

**Palabras clave:** *Bauhinia*, *Caryedes*, depredación de semillas, Fabaceae, *Gibbobruchus*, leguminosas, ovoposición.

### Predispersal seed predation by insects in species of *Bauhinia* L. (Fabaceae: Caesalpinioideae) in Venezuela

#### Abstract

Predispersal seed predation by insects was studied in eight species of *Bauhinia* growing at different localities of Venezuela in order to determine the specialization of bruchines as seed predatory species in the genus, the levels of predation, and whether there is preference by predators by any position of the seed in the fruit. Therefore, a maximum of 1000 fruits of a minimum of five individuals were collected, each fruit was placed individually in paper bags and then they kept in bags of fine wire mesh to prevent the escape of insects. Species of insect's predators were identified by specialist. *Bauhinia* species seeds were infected by larvae of *Gibbobruchus* and *Caryedes* (Bruchidae) genera. Section Pauletia species (trees and shrubs mainly) were predated by species of the genus *Gibbobruchus*, and species of Tylotaea section (lianas) by species of the genus *Caryedes*. The number of insects that emerges by infected seed varied from one to five. In both sections of *Bauhinia* predispersal seed predation is not selective related to the position that they kept inside the fruit.

**Keywords:** *Bauhinia*, *Caryedes*, Fabaceae, *Gibbobruchus*, legumes, oviposition, seeds predation.

Recibido: junio 2017

Aceptado: marzo 2018

## INTRODUCCIÓN

La depredación de frutos y semillas por insectos es clasificada como depredación pre y postdispersión (Janzen, 1969; Chambers y MacMahon, 1994). La depredación predisposición ocurre cuando las semillas aún se encuentran en la planta madre, por lo tanto, la muerte de la semilla se produce antes de su dispersión, y afecta en forma directa el número de semillas producidas. La depredación postdispersión afecta el establecimiento de las plántulas, debido a que las semillas ya dispersadas son depredadas antes de germinar. La depredación de semillas puede ocurrir por una gran variedad de animales que incluye vertebrados e invertebrados, entre los cuales destaca la depredación predisposición por insectos, la cual puede ser realizada principalmente por coleópteros, dípteros, lepidópteros e himenópteros (Janzen, 1971, 1980; Moles *y col.*, 2003; de Lorea Barocio *y col.*, 2006; Martínez Sánchez *y col.*, 2017).

En el transcurso de la evolución, las especies vegetales han desarrollado diversas estrategias para evadir o reducir el ataque de herbívoros. Las diferentes presiones selectivas pueden conducir a la ausencia total de depredación o a la presencia de depredadores de semillas, y pueden influenciar la intensidad del ataque. Las plantas poseen diferentes medios para salvar las semillas de la destrucción que pueden ocasionar los depredadores como son el tamaño, la dureza y la cantidad de semillas, la toxicidad y la dispersión (Janzen, 1969; Center y Johnson, 1974; Hawthorn y Hayne, 1978; Hare, 1980; Siemens *y col.*, 1992; Szentesi y Jermy, 1995; Novotny y Basset, 2005; Ramírez y Traveset, 2010). Entre las estrategias seleccionadas por las plantas para evadir el ataque de insectos depredadores, el número de semillas producidas desempeña una de las más importantes (Steven, 1983). Janzen (1969) señala que la depredación predisposición es dependiente de la cantidad de semillas producidas; de aquí que mayor número de semillas puede ser producido en especies con semillas pequeñas. El tamaño de las semillas puede influir en el desarrollo larval y en el futuro éxito reproductivo del insecto depredador (Smith, 1975; Aizen, 1991; Miller, 1996; Szentesi y Jermy, 1995; Moles *y col.*, 2003; Ramírez y Traveset, 2010). Las semillas de mayor tamaño pueden ofrecer mayor cantidad de energía (Mack, 1998); frutos más grandes ofrecen mayor cantidad potencial de recursos que garantizarían el desarrollo de las larvas (Morandini y de Viana, 2009; Ramírez y Traveset, 2010).

Por otra parte, la mayor especificidad de herbívoros de plantas son los insectos granívoros que existen por la alta especificidad entre géneros de herbívoros y de plantas huéspedes (Novotny y Basset, 2005). Lo anterior coincide con la especificidad entre ciertos grupos de plantas y algunas especies de insectos depredadores de semillas predisposición como los coleópteros de la familia Chrysomelidae, subfamilia Bruchinae, y las

leguminosas (Janzen, 1969; Mitchell, 1977; Lomônaco, 1994; Szentesi y Jermy, 1995; Ribeiro Costa y Costa, 2002; Morandini y de Viana, 2009; Ramírez y Traveset, 2010; Manfio *y col.*, 2013; Ribeiro Costa *y col.*, 2014; Romero Gómez *y col.*, 2014). Las relaciones de especificidad entre grupos relacionados de plantas y grupos taxonómicos de herbívoros depredadores de semillas han sido documentadas, como en el caso de la relación entre los curculiónidos *Rhinochenus* y sus plantas huéspedes (Whitehead, 1976), y como los coleópteros de la familia Bruchidae que se han especializado en la depredación de semillas de Fabaceae (Romero Nápoles, 2002; de Lorea Barocio *y col.*, 2006; Morandini y de Viana, 2009; Ribeiro Costa *y col.*, 2014); no obstante, la relación entre categorías infragenéricas y supragenéricas de plantas y herbívoros depredadores de semillas necesita mayor atención. Estas asociaciones pueden reflejar patrones filogenéticos de grupos que han evolucionado paralelamente. *Bauhinia* es el tercer género más diverso de la subfamilia Caesalpinioideae (Leguminosae, ahora Fabaceae) en Venezuela (Stergios *y col.*, 2008) y muestra variaciones infragenéricas relacionadas con la forma de vida, la morfología floral (Vaz, 1979; Wunderlin *y col.*, 1981, 1987) y el modo de polinización (Hokche y Ramírez, 1990). Por otra parte, se ha señalado que en el Nuevo Mundo los géneros *Gibbobruchus* y *Caryedes* (Chrysomelidae, Bruchinae) se alimentan casi exclusivamente de semillas de las especies de este género de plantas (Johnson, 1981; Ribeiro-Costa *y col.*, 2014). Al respecto, se ha reportado que las semillas de *B. unguolata* son consumidas por especies del género *Gibbobruchus* (Heithaus *y col.*, 1982; Manfio *y col.*, 2013).

De acuerdo a las características del género *Bauhinia* y la relación de los géneros *Gibbobruchus* y *Caryedes* con las semillas de este género, se plantearon los siguientes objetivos: (1) establecer la condición de especificidad de representantes de Bruchinae como especies depredadoras de semillas predisposición y su relación con la condición infragenérica de las especies de *Bauhinia*, (2) determinar la intensidad de la depredación predisposición de semillas por insectos y su relación con la producción de semillas por fruto, y (3) determinar si existe una depredación predisposición selectiva de las semillas por parte de los depredadores relacionado con la posición de la semilla dentro del fruto.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Área de estudio.** Se recolectaron frutos maduros de ocho especies de *Bauhinia* en varias localidades (Tabla 1) dado que el género está ampliamente distribuido en el territorio nacional.

El número de especies estudiadas correspondió con la disponibilidad de las mismas. Las especies analizadas se ubican en dos secciones (Vaz, 1979; Wunderlin *y col.*, 1981, 1987): Pauletia, en la que se ubican las especies arbóreas o arborescentes *B. aculeata*, *B. multinervia*, *B. pauletia*

y *B. unguolata*, y la sección *Tylostea* en la que se ubican las lianas *B. glabra*, *B. guianensis*, *B. rutilans* y *B. siqueiraei*.

**Tabla 1.** Localidades y características ecológicas y climáticas de las áreas donde fueron estudiadas las especies de *Bauhinia*.

Sección Especie	Localidad de estudio	Estado	Ubicación geográfica	Altitud (msnm)	Tipo de Ambiente	Precipitación (mm)	Temperatura (°C)
<i>Pauletia</i> <i>B. aculeata</i> L.	Arboretum de la Escuela de Biología UCV, Colinas de Bello Monte	Miranda	10°30' N, 66°53' O	1100	Bosque seco premontano	550-1100	18-24
	Cercanías de la población El Palmar	Bolívar	7°39' N, 66°07' O	100	Bosque seco tropical	1000-1800	22-29
<i>B. multinervis</i> (Kunth) DC.	A lo largo del río Los Caracas, Los Caracas	Vargas	10°37' N, 66°34' O	8	Bosque seco premontano	550-1100	18-24
<i>B. pauletia</i> Pers.	Cercanías de San Sebastián de Los Reyes	Aragua	9°56' N, 67°10' O	200	Bosque seco premontano	550-1100	18-24
<i>B. unguolata</i> L.	Estación Biológica de Los Llanos de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales	Guárico	8°56' N, 67°25' O	75	Bosque seco tropical	1000-1800	22-29
<i>Tylostea</i> <i>B. glabra</i> Jacq.	Arboretum de la Escuela de Biología UCV, Colinas de Bello Monte	Miranda	10°30' N, 66°53' O	1100	Bosque seco premontano	550-1100	18-24
	Reserva Forestal de Imataca, Estación Experimental de Río Grande	Bolívar/ Delta Amacuro	6°43' N, 61°37' O	300	Bosque húmedo tropical	1800	> 24
	Parque Nacional Henri Pittier, Estación Biológica Rancho Grande	Aragua	10°21' N, 67°41' O	1100	Bosque muy húmedo premontano	200-400	18-24
	12 km de la población El Dorado	Bolívar	6°43' N, 61°37' O	300	Bosque húmedo tropical	1800	> 24

**Clases de frutos, producción de frutos y semillas.** Los frutos fueron clasificados en varias clases de acuerdo al número de semillas producidas por fruto, por ejemplo, la clase 1 correspondió a los frutos con una semilla, la clase 2 con dos semillas, y así sucesivamente hasta el máximo de semillas por fruto para cada especie de *Bauhinia*, lo cual fue considerado independientemente de la posición de la semilla en el fruto. El número de frutos recolectados varió de acuerdo a la disponibilidad en el campo. Se recolectaron desde 59 (*B. siqueiraei*) hasta un máximo de 1017 (*B. pauletia*) frutos maduros provenientes de un mínimo de cinco individuos por especie. En total se examinaron 4500 frutos de las ocho especies examinadas. Un fruto se consideró maduro por la consistencia leñosa del pericarpo, el cambio de coloración de verde a marrón, la facilidad que tiene para abrirse, y poseer semillas completamente desarrolladas. Para las ocho especies estudiadas se determinó la producción de semillas por fruto mediante el conteo de semillas (sanas, depredadas y abortadas) en más de 50 frutos maduros.

**Depredación predispersión de semillas e intensidad de depredación.** Cada fruto fue colocado individualmente en bolsas de papel las cuales fueron posteriormente guardadas en bolsas de tela

metálica fina para evitar el escape de los insectos. Los frutos fueron revisados una vez a la semana durante seis meses. Las semillas se inspeccionaron con ayuda de un microscopio estereoscopio y para cada semilla se registró la presencia y el tipo de daño producido por los insectos, esto es, si el daño era leve o superficial (daño parcial) o llevó a la destrucción total de la semilla (pérdida total), en la cual más del 50% de la semilla estaba destruida. Una semilla se consideró como depredada cuando presentaba orificios. Los insectos adultos depredadores predispersión fueron recolectados y preparados para su identificación por los especialistas. Se determinó el número de semillas depredadas por fruto y el número de insectos que emergen por cada semilla y/o fruto.

**Depredación predispersión de semillas y posición de las semillas en el fruto.** Para detectar si existe alguna preferencia por parte de los agentes depredadores en el ataque a una determinada posición de la semilla en el fruto, se examinó en cada fruto la posición de las semillas depredadas en cuatro de las ocho especies examinadas. Dado el arreglo lineal de los óvulos en el ovario, fue posible numerar las semillas desde el extremo peduncular (posición basal o proximal) al extremo estilar (posición más distal). La posición era independiente del número de semillas. Posteriormente, el porcentaje de semillas depredadas en cada posición fue correlacionado estadísticamente con la posición de las semillas en el fruto, usando el método de correlación lineal.

## RESULTADOS

**Clases de frutos, producción de frutos y semillas.** En cada especie se determinó la clase de fruto más frecuente y se encontró que en las especies arbóreas *Bauhinia aculeata* (población El Palmar), *B. multinervia*, *B. pauletia* (Figura 1) y *B. unguolata*, así como en las especies de lianas *B. guianensis* y *B. siqueiraei* (Figura 2) el porcentaje de frutos presenta una distribución unimodal, encontrando mayor número de frutos en las clases con gran cantidad de semillas (por ejemplo, *B. pauletia* entre 19 y 21 semillas por fruto). En *B. aculeata* (población Colinas de Bello Monte) (Figura 1) y *B. rutilans* al aumentar el número de semillas por fruto la frecuencia es menor, encontrando entonces la mayor cantidad de frutos con una o pocas semillas, mientras que en *B. glabra* los frutos más frecuentes son los que presentaron un número intermedio de semillas (2-4 semillas por fruto) (Figura 2).

El mayor número de clases de fruto relativo al número de semillas por fruto en las especies de *Bauhinia* examinadas se observó en la sección Pauletia, específicamente, *B. pauletia* con 23 clases de fruto, *B. multinervia* con 21 (Tabla 2), y *B. unguolata* con 20 (5-24 semillas totales/fruto,  $X = 16,27$ ,  $DE = 4,09$ ). En las especies de la sección *Tylostea* las clases de fruto fueron menos variables, encontrando cinco

clases de fruto (Tabla 2). En las especies analizadas el número de semillas producidas por fruto varió de 1 a 27 y, en general, fue aproximadamente tres veces mayor en las especies arbóreas comparadas con las especies trepadoras, a excepción de *B. aculeata* con un número de semillas y clases de fruto similares a estas últimas (Tabla 2).

**Tabla 2.** Tamaño muestral y número de insectos depredadores por semilla, y porcentaje de depredación de semillas por fruto en especies de *Bauhinia*.

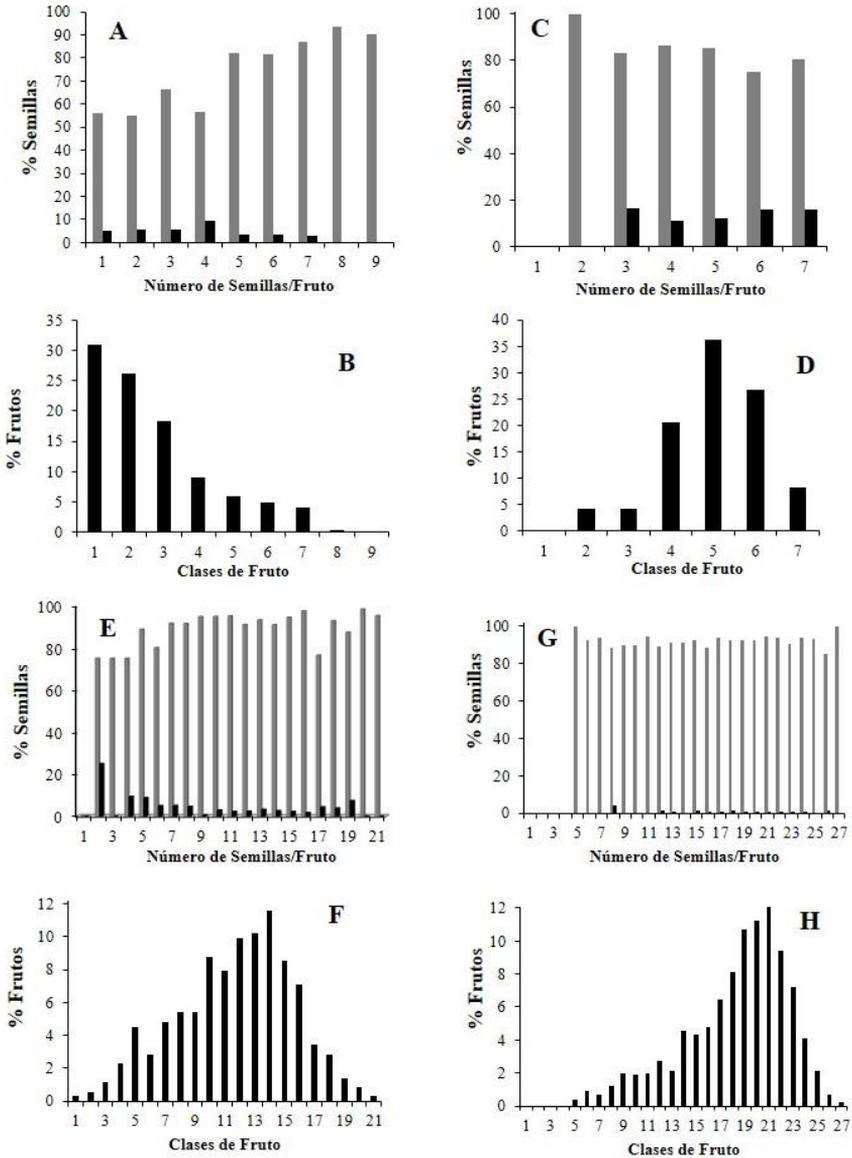
Sección	N° Frutos examinados	N° insectos que emergen por semilla			N° Semillas totales/fruto			N° Semillas depredadas/fruto			% Semillas depredadas/fruto
		Rango	X	DE	Rango	X	DE	Rango	X	DE	
<b>Pauletia</b>											
<i>B. aculeata</i>	995*	1-5	1,73	1,21	1-6	2,03	1,29	1-3	0,23	0,56	11,33
	97+	1-2	1,12	0,33	2-7	5,02	1,16	1-7	0,69	1,58	13,75
<i>B. multinervia</i>	353	1-2	1,05	0,23	1-21	11,28	4,27	1-7	0,16	0,82	1,43
<i>B. pauletia</i>	1017	1-3	1,12	0,36	5-27	18,31	4,34	1-6	0,11	0,57	0,60
<b>Tylostea</b>											
<i>B. glabra</i>	839	1-2	1,01	0,11	1-5	2,54	1,72	1-3	0,11	0,36	4,33
<i>B. guianensis</i>	876	1-2	1,02	0,14	2-6	4,06	2,64	1-3	0,10	0,36	2,46
<i>B. nitida</i>	71	1-2			1-5	2,45	1,17				
<i>B. siqueiraei</i>	59	1-2	1,09	0,29	4-8	8,14	9,16	1-6	0,98	1,49	12,04

X promedio, DE desviación estándar

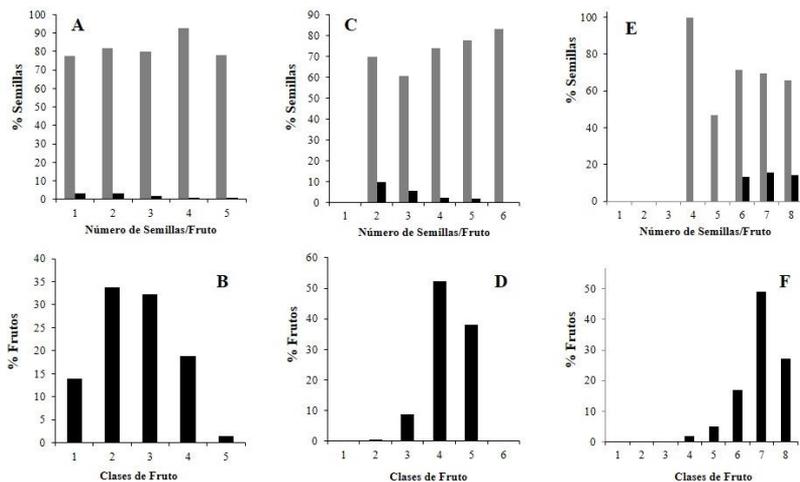
\* Población Colinas de Bello Monte

+ Población El Palmar

**Depredación predispersión de semillas e intensidad de depredación.** En la sección Pauletia el rango y el número de insectos que emergen por semilla fue similar entre las especies, a excepción de *B. aculeata* (población Colinas de Bello Monte) donde fue encontrado que emergieron cinco insectos por semilla. En todas las especies hubo, en promedio, pocas semillas depredadas por fruto (de 1 a 7 semillas depredadas) y, por tanto, bajo porcentaje de semillas depredadas por fruto (Tabla 2). Las especies arbóreas *B. multinervia* y *B. pauletia* produjeron frutos con el mayor número de semillas por fruto (11,28 y 18,31, respectivamente) y el menor porcentaje de depredación (1,43 y 0,60, respectivamente) (Tabla 2); es decir, en las especies arbóreas la depredación tiende a disminuir con un incremento en el número de semillas por fruto. En las lianas *B. glabra* y *B. guianensis* el número de semillas depredadas por fruto fue similar y bajo (0,11 y 0,10, respectivamente), mientras que *B. siqueiraei* produjo mayor número de semillas por fruto (0,98), y el porcentaje de depredación fue mayor (12,04). Este comportamiento es inverso en las especies arbóreas, pero similar a los valores de depredación de *B. aculeata* en las poblaciones analizadas (Tabla 2).



**Figura 1.** Porcentaje de depredación de semillas por fruto de acuerdo a las clases de fruto y frecuencia de distribución de clases de frutos para las especies *Bauhinia aculeata* (A, B, población Colinas de Bello Monte; C, D, población El Palmar), *B. multinervia* (E, F), *B. pauletia* (G, H).  
 ■ Semillas sanas. ■ Semillas depredadas.



**Figura 2.** Porcentaje de depredación de semillas por fruto de acuerdo a las clases de fruto y frecuencia de distribución de clases de frutos para las especies *Bauhinia glabra* (A, B), *B. guianensis* (C, D), *B. siqueiraei* (E, F). ■ Semillas sanas. ■ Semillas depredadas.

En las especies de *Bauhinia* el porcentaje de semillas depredadas por fruto fue variable entre las clases de frutos (Figuras 1 y 2). En *B. multinervia* el mayor porcentaje de semillas depredadas se encontró en las clases de fruto con menor número de semillas; en *B. pauletia* también se observó este patrón. El porcentaje de semillas depredadas para las dos poblaciones de *B. aculeata* fue menor en los frutos más frecuentes (Figura 1). En las especies de la sección *Tylotaea* *B. glabra* y *B. guianensis* la depredación predispersión decrece a medida que aumenta el número de semillas por fruto. En *B. siqueiraei* la depredación fue similar entre los frutos con mayor número de semillas que fueron los que se presentaron en mayor proporción (Figura 2).

Asociados a las semillas de *Bauhinia* se encontraron diferentes insectos que actúan como depredadores antes de la dispersión (Tabla 3). Se observó que la ovoposición inicial de frutos y semillas por brúchidos adultos produce el ataque y más tarde la destrucción de las semillas debido al desarrollo de las larvas a expensas del consumo de los cotiledones. El tipo de daño producido en la semilla fue similar en las especies de ambas secciones. En las especies arbóreas de *Bauhinia*, especies del género *Gibbobruchus* depredaron las semillas predispersión; se observó que *G. cavillator* depreda las semillas de *B. aculeata*, *B. multinervia*, *B. pauletia* y *B. ungulata*; además, las dos primeras especies también fueron depredadas por *G. guanacaste* (Tabla 3). En las especies arbóreas también se observó la presencia de representantes de los géneros *Hypothenemus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) y *Lasioderma* (Coleoptera: Ptinidae), así como hormigas obreras (*Tapinoma* sp., *Myrmelachista* sp.), los cuales se encontraron fuera de las semillas; sin embargo, el daño producido por estos fue leve y por lo tanto considerado parcial (Tabla 3).

**Tabla 3.** Insectos asociados a frutos y semillas de *Bauhinia* y tipo de daño producido.

Sección Especie	N° Frutos examinados	Insectos asociados	Daño producido en la semilla
Pauletia			
<i>B. aculeata</i>	995*	Coleoptera Chrysomelidae (Bruchinae) <i>Gibbobruchus guanacaste</i> Kingsolver & Whitehead Curculionidae (Scolytinae) <i>Hypothenemus</i> sp.	Total  Parcial
	97+	Hymenoptera Formicidae <i>Tapinoma</i> sp.	Parcial
		Coleoptera Chrysomelidae (Bruchinae) <i>Gibbobruchus cavillator</i> Fahraeus Curculionidae (Scolytinae) <i>Hypothenemus</i> sp.	Total  Parcial
<i>B. multinervia</i>	353	Coleoptera Chrysomelidae (Bruchinae) <i>Gibbobruchus cavillator</i> Fahraeus <i>Gibbobruchus guanacaste</i> Kingsolver & Whitehead Anobiidae <i>Lasioderma serricone</i> (Fabricius) Curculionidae (Scolytinae) <i>Hypothenemus</i> sp.	Total Total  Parcial  Parcial
		Hymenoptera Formicidae <i>Myrmelachista</i> sp.	Parcial
<i>B. pauletia</i>	1017	Coleoptera Chrysomelidae (Bruchinae) <i>Gibbobruchus cavillator</i> Fahraeus	Total
<i>B. unguolata</i>	193	Coleoptera Chrysomelidae (Bruchinae) <i>Gibbobruchus cavillator</i> Fahraeus Anobiidae <i>Lasioderma serricone</i> (Fabricius)	Total  Parcial
Tylotaea			
<i>B. glabra</i>	839	Coleoptera Chrysomelidae (Bruchinae) <i>Caryedes x-liturus</i> <i>Caryedes spyripigus</i> Kingsolver **	Total Total
<i>B. rutilans</i>	71	Coleoptera Chrysomelidae (Bruchinae) <i>Caryedes viridipennis</i> Kingsolver **	Total
<i>B. siqueiraei</i>	59	Coleoptera Chrysomelidae (Bruchinae) <i>Caryedes canthylogaster</i> Kingsolver ** <i>Caryedes stenocephalus</i> Gyllenhal Hymenoptera Formicidae <i>Crematogaster</i> sp.	Total Total  Parcial

\* Población Colinas de Bello Monte

+ Población El Palmar

\*\* Especie nueva

En las especies de la sección Tylotaea, representantes del género *Caryedes* fueron los agentes depredadores de las semillas (Tabla 3). En *B. glabra* se encontraron dos especies de *Caryedes* al igual que en *B. siqueiraei* y, en adición, en esta última, el daño producido por la hormiga obrera *Crematogaster* sp. fue parcial destruyendo solo el borde de la semilla. Las semillas de *B. rutilans* fueron consumidas por una sola especie de depredador (Tabla 3). En *B. guianensis* no fue posible determinar el agente depredador debido a que no fue capturado.

**Depredación predisersión de semillas y posición de las semillas en el fruto.** El análisis de correlación entre la posición de la semilla en el fruto y el porcentaje de semillas depredadas muestra que no hubo preferencia de los depredadores en la destrucción de semillas en una posición dada dentro del fruto, excepto en *B. pauletia* (Tabla 4). En tres de las cuatro especies analizadas la pendiente es negativa (aun cuando no fue estadísticamente significativa) y sugiere que la pauta de depredación tiende a ocurrir hacia la base del fruto, tal como ocurre en *B. pauletia*, en la cual la correlación fue significativa. En *B. multinervia* esta tendencia es inversa, es decir, la depredación ocurrió mayormente en las semillas del ápice. En *B. glabra* el coeficiente de correlación también es negativo y, aunque no fue significativo, explica un porcentaje de varianza importante, lo cual indica que las semillas de la base del fruto parecieran ser más depredadas.

**Tabla 4.** Correlación entre la posición y el porcentaje de semillas depredadas en cuatro especies de *Bauhinia*.

Sección	Especie	N	Relación entre la posición* y el porcentaje de semillas depredadas			
			Pendiente	Coefficiente de correlación (r)	Probabilidad P =	Significancia
Pauletia						
	<i>B. aculeata</i>	6	-0,016	-0,050	0.898353	No significativo
	<i>B. multinervia</i>	21	0,390	0,390	0.098803	No significativo
	<i>B. pauletia</i>	23	-0,856	-0,856	0.000001	Significativo
Tylotaea						
	<i>B. glabra</i>	5	-18,750	-0,655	0.158006	No significativo

\* La posición fue graficada partiendo del ápice hacia la base del fruto  
 N número de posiciones posibles de las semillas en el fruto para cada especie

## DISCUSIÓN

**Depredación predisersión de semillas y clases de frutos.** La depredación de semillas en las distintas especies de *Bauhinia* relacionada con las clases de fruto puede ser caracterizada de la siguiente manera: a) dependiente de la frecuencia, donde el porcentaje de semillas depredadas decrece cuando disminuye la frecuencia del

fruto, es decir, a medida que una determinada clase de fruto se hace más frecuente el chance de depredación incrementa, como en *B. siqueiraei* y *B. aculeata* (población El Palmar); b) independiente de la frecuencia, es decir, la cantidad de semillas depredadas no muestra ninguna tendencia con relación a la frecuencia de los frutos, como en *B. pauletia*, *B. multinervia*, *B. glabra* y *B. guianensis*. Sin embargo, es importante señalar que en algunas especies el porcentaje de semillas depredadas fue mayor en frutos con menor número de semillas.

**Relación entre especies de plantas e insectos.** Existe un patrón de coevolución entre los depredadores de semillas y las plantas. Los coleópteros de la familia Chrysomelidae (Bruchinae) son depredadores importantes de las semillas de varios géneros de leguminosas debido al largo periodo de coevolución (Janzen, 1969; Mitchell, 1977; Ribeiro-Costa y Costa, 2002; Pinto da Silva *y col.*, 2003; Linzmeier *y col.*, 2004; Sari y Ribeiro-Costa, 2005; Viana y Ribeiro-Costa, 2014); en la tribu Cercidae, a la cual pertenece el género *Bauhinia*, se ha reportado su presencia (Lomônaco, 1994; Manfio *y col.*, 2013; Ribeiro-Costa *y col.*, 2014). Los géneros de brúchidos *Caryedes* y *Gibbobruchus* del Nuevo Mundo se alimentan de semillas de *Bauhinia* casi exclusivamente (Whitehead y Kingsolver, 1975; Johnson, 1981).

Los resultados del presente estudio apoyan la especificidad en la depredación de semillas de las especies de *Bauhinia* por los Bruchinae. En las especies de la sección *Pauletia*, *Gibbobruchus* fue el coleóptero depredador, específicamente *G. cavillator*; en *B. aculeata* y *B. multinervia* se encontró además a *G. guanacaste*. Esto concuerda con lo reseñado por otros autores, por ejemplo, Janzen (1980) reportó que en el bosque caducifolio de Guanacaste (Costa Rica) las semillas de *B. unguolata* son depredadas por *G. guanacaste*, y las de *B. pauletia* por *G. cristicollis* y *G. guanacaste*; Manfio *y col.* (2013) señalan que *G. cavillator* depreda las semillas de *B. multinervia* y *B. unguolata*; De La Cruz *y col.* (2013) encontraron que *B. aculeata*, *B. pauletia* y *B. unguolata* son depredadas por *G. guanacaste*, y que *B. unguolata* además es depredada por *G. divaricatae*. Por otra parte, tres especies de *Caryedes* son indicadas como depredadores de semillas de *B. unguolata* (Ramírez y Traveset, 2010); sin embargo, esto parece responder a una confusión de especies (N. Ramírez, comunicación personal). En este trabajo se encontró que para la misma localidad estudiada por Ramírez y Traveset (2010), *B. unguolata* solo es depredada por *G. cavillator*. Las especies analizadas de la sección *Tylotaea* (lianas) fueron depredadas por varias especies del género *Caryedes*; esto concuerda con lo señalado por Janzen (1980), quien encontró que las semillas de *B. glabra* son depredadas por *C. cavatus*; no obstante, estudios más recientes reportan que pueden ser depredadas por *Gibbobruchus cavillator* (De La Cruz *y col.*, 2013). Puede señalarse entonces que, en general, géneros diferentes de depredadores están asociados a formas de vida diferentes.

Tres de las especies del género *Caryedes*, que se alimentan de las semillas de *B. glabra*, *B. rutilans* y *B. siqueiraei*, resultaron ser nuevas para la ciencia (Kingsolver, 1987). Este trabajo refuerza la especificidad observada de brúchidos como agentes depredadores de semillas predisposición en el género *Bauhinia*. Aunque el presente estudio solo evaluó la depredación predisposición de semillas en pocas especies, la relación entre las secciones Pauletia y Tylotaea con los géneros *Gibbobruchus* y *Caryedes* respectivamente, sugiere posibles patrones de especiación paralelos entre las especies de insectos y plantas.

**Depredación predisposición de semillas e intensidad de depredación.** En general, los coleópteros hembra colocan sus huevos sobre el fruto o directamente sobre las semillas. En este estudio no se detectó con exactitud si la ovoposición ocurría directamente sobre la semilla; sin embargo, este evento debe ocurrir en etapas muy tempranas ya que de semillas sin daño aparente emergieron insectos adultos. En frutos jóvenes la larva puede alimentarse de un número indeterminado de embriones antes de establecerse en una semilla, o puede penetrar una semilla consumiendo los cotiledones y otras partes. En muchas especies puede encontrarse un coleóptero (Bruchidae) por semilla, pero se ha reportado que algunas leguminosas con semillas grandes pueden tener de dos hasta 25 coleópteros por semilla, y en otras una simple larva se alimenta de algunas semillas maduras (Janzen, 1980). Los frutos de las distintas especies de *Bauhinia* estudiadas son dehiscentes y los insectos adultos emergieron a través de orificios originados por ellos en las semillas; el número de insectos que emergió por semilla fue bajo (de 1 a 3) y poco variable; solo en el caso de *B. aculeata* (población Colinas de Bello Monte) se observó que emergieron cinco insectos por semilla. Un bajo número de insectos emergiendo por semilla parece estar relacionado con los niveles de especificidad y grupos taxonómicos de insectos, específicamente brúchidos (Center y Johnson, 1974; Ramírez y Traveset, 2010). De acuerdo a lo anterior, un bajo número de insectos que emerge por semilla también parece ser más evolucionado porque tales interacciones están acopladas por adaptaciones morfológicas entre insectos y semillas, es decir, brúchidos asociados con frutos tipo legumbre, dehiscentes, y que se alimentan de una semilla entera en lugar de solo una pequeña porción o de varias semillas (Ramírez y Traveset, 2010). En conclusión, el bajo número de insectos emergiendo por semilla en las especies de *Bauhinia* podría ser relacionado con altos niveles de especificidad.

La depredación predisposición opera como una fuerza selectiva en la evolución de estrategias exhibidas por las plantas (Hawthorn y Hayne, 1978), p.e., producción de mayor número de semillas/fruto, mayor tamaño de fruto, mayor tamaño de semillas, presencia de alcaloides, etc. En general, en las especies de *Bauhinia* analizadas el nivel de depredación fue relativamente bajo (menor de 14%) comparado con las

tasas de depredación de semillas (desde 17 hasta 53%) reportadas por diversos autores en diferentes plantas (Heithaus *y col.*, 1982; Traveset, 1991; Gittins *y col.*, 2003; Steeves *y col.*, 2008; Morandini y de Viana, 2009), y menor en las especies arbóreas. No obstante, el tamaño de los frutos en las especies arbóreas fue mayor por lo general, que el de las especies de lianas. Se ha señalado que el tamaño de los frutos y de las semillas son factores que pueden influir en la preferencia de semillas por parte de los depredadores (Baker, 1972; Szentesi y Jermy, 1995; Bonilla *y col.*, 2007), y pueden constituir mayor oferta de alimento para el desarrollo de las larvas (Morandini y de Viana, 2009). Hare (1980) sostiene que el tamaño del fruto es el factor principal que afecta la variación en la intensidad de depredación de las semillas de *Xanthium strumarium* L. (Asteraceae). Este autor encontró que la depredación de las semillas fue más intensa en poblaciones con frutos de menor longitud y disminuyó linealmente a medida que aumentaba la longitud del fruto ya que frutos más pequeños son más fácilmente atacados puesto que son más fáciles de penetrar, y la probabilidad de ataque a todas las semillas es mayor. Janzen (1969) sugiere que las plantas han desarrollado estrategias para evitar la depredación que llamó Efecto de Sacidad del Depredador, donde la producción de semillas es superior a la capacidad de consumo de los depredadores. La planta produce mayor número de semillas acompañado de una reducción en el tamaño de las semillas, lo que permite una rápida dispersión antes de que ocurra la depredación; de aquí, el tamaño y el número de semillas son fenómenos complementarios. En este sentido, *B. pauletia* y *B. multinervia* presentaron frutos de mayor tamaño, gran número de semillas y el menor porcentaje de depredación. Así, la depredación de semillas es un factor selectivo que parece influenciar la evolución del tamaño del fruto y el número de semillas por fruto. De acuerdo a lo anterior, se podría sugerir que puede ocurrir una relación entre los niveles de depredación de semilla y el compromiso entre número y tamaño de las semillas por fruto.

**Depredación predisposición de semillas y posición de las semillas en el fruto.** En ambas secciones de *Bauhinia* la ubicación de las semillas depredadas dentro del fruto, en general, no presentó un patrón definido. Esto sugiere que la depredación de semillas en estas especies es independiente de la posición, por lo que parece obedecer más a fenómenos aleatorios. No obstante, los resultados obtenidos para *B. pauletia* y *B. glabra* podrían indicar que las pautas de depredación de semillas de acuerdo a la posición en el fruto de algunas especies pudieran estar relacionadas con la cantidad de recursos disponibles en la semilla, es decir, semillas más pesadas. Al respecto, Aizen (1991) encontró que las semillas ubicadas hacia la zona basal del fruto de *Acacia aroma*, ligeramente más pesadas, tienden a ser más depredadas por el bruchido *Pseudopachymerina grata* Terán, que las semillas de la zona estilar del fruto. Este autor señala que la depredación dependiente de la posición de la semilla dentro del fruto podría ser debida a que la

hembra comienza a ovopositar las semillas ubicadas hacia el extremo proximal (basal) del fruto. La relación entre la posición de las semillas en las especies de *Bauhinia* analizadas y la preferencia de depredación no es selectiva, por lo que se requiere analizar mayor número de especies con la finalidad de establecer las causas y consecuencias asociadas a la preferencia en depredar una determinada semilla en una posición específica del fruto.

En conclusión, las especies estudiadas en la sección Pauletia y Tylotaea están asociadas con distintos géneros de brúchidos. La depredación de las semillas en las especies arbóreas es producida por el género *Gibbobruchus* y en las lianas por *Caryedes*. Esto sugiere géneros depredadores diferentes asociados a formas de vida diferentes. El número de insectos que emerge por semilla es poco variable y podría estar relacionado con altos niveles de especificidad entre grupo de plantas e insectos. En ambas secciones de *Bauhinia* la depredación predispersión de semillas no es selectiva con relación a la posición que ocupan dentro del fruto y probablemente obedece a fenómenos aleatorios, aunque en algunas especies con muchas semillas por fruto puede ser dependiente, y estar relacionada con la cantidad de recursos disponibles en semillas ubicadas hacia la zona basal del fruto, es decir, la depredación decrece desde la base hasta el ápice del fruto.

La depredación de semillas es considerada como un proceso selectivo que puede disminuir el éxito reproductivo de las plantas. Los resultados obtenidos muestran que el impacto de la depredación predispersión de semillas en las especies de *Bauhinia* analizadas puede considerarse bajo en comparación con otros estudios y no tiene, por tanto, un efecto importante sobre la producción de semillas dado que el número de semillas depredadas por fruto no supera el 15% de las semillas producidas por fruto.

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradecemos a los especialistas Dr. John M. Kingsolver del Departamento de Agricultura, Washington, D.C., EEUU, por la identificación de los insectos depredadores, y al Dr. G.C. Eickwort de la Universidad de Cornell, EEUU, por la identificación de los himenópteros. A Y. Brito, L. Camero, A. Di Guida, C. Gil, N.G. Leal, M. López, E. Rodríguez y A. Seres (†) por la asistencia en el trabajo de campo. A los árbitros por sus comentarios y sugerencias.

## **LITERATURA CITADA**

Aizen, M.A. 1991. Predación de semillas de *Acacia aroma* por el brúchido *Pseudopachymerina grata* en función de la posición de las semillas y el número de semillas por vaina. *Ecol. Austral* 1: 17-23.

- Baker, H.G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53(6): 997-1010.
- Bonilla, C., C.R., L. Kadaffi, M.S. Sánchez O. y R. Escobar. 2007. Morfoanatomía y respuesta fisiológica de las semillas de chambimbe a condiciones de crioconservación. *Acta Agronom.* 56(3): 135-140.
- Center, T.D. y C.D. Johnson. 1974. Coevolution of some seeds beetles (Coleoptera: Bruchidae) and their host. *Ecology* 55(5): 1096-1103.
- Chambers, J.C. y J.A. MacMahon. 1994. A day in the life of a seed: Movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 25: 263-292.
- De la Cruz Pérez, A., J. Romero Nápoles, J.L. Carrillo Sánchez, E. García López, R.G. Grether González, S. Sánchez Soto y M. Pérez de la Cruz. 2013. Brúquidos (Coleoptera: Bruchidae) del estado de Tabasco, México. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) 29(1): 1-95.
- De Lorea Barocio, J.C., J. Romero Nápoles, J. Valdez Carrasco y J.L. Carrillo Sánchez. 2006. Especies y hospederas de los Bruchidae (Insecta: Coleoptera) del estado de Jalisco, México. *Agrociencia* 40(4): 511-520.
- Gittins, C., M. Chartier, L. Ghermandi y N. Guthmann. 2003. Predación predispersiva de semillas de *Fabiana imbricata* (Solanaceae), un arbusto del noroeste de la Patagonia. *Ecol. Austral* 13: 121-126.
- Hare, J.D. 1980. Variation in fruit size and susceptibility to seed predation among and within populations of the Coelkbur, *Xanthium strumarium* L. *Oecologia* (Berl.) 46(2): 217-222.
- Hawthorn, W.R. y P.D. Hayne. 1978. Seed production and predispersal seed predation in the biennial composite species, *Arctium minus* (Hill) Bernh. and *A. lappa* L. *Oecologia* (Berl) 34(3): 283-295.
- Heithaus, E.R., E. Staskho y P.K. Anderson. 1982. Cumulative effects of plant-animal interaction on seed production by *Bauhinia unguolata*, a Neotropical legume. *Ecology* 63(5): 1294-1302.
- Hokche, O. y N. Ramirez. 1990. Pollination ecology of seven species of *Bauhinia* L. (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77(3): 559-572.
- Janzen, D.H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23(1): 1-27.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- Janzen, D.H. 1980. Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. *J. Ecol.* 68(3): 929-952.
- Johnson, C.D. 1981. Seed beetle host specificity and the systematics of the Leguminosae. En: *Advances in Legume Systematics* (R.M. Polhill y P.H. Raven, Eds.), The Royal Botanic Gardens. Kew, England. Pp. 995-1027.
- Kingsolver, J.M. 1987. Six new species of Bruchidae (Coleoptera) from Venezuela and Brazil with notes on a Brazilian pest of stored pigeon peas. *Experientiae* 30(5): 57-79.
- Linzmeier, A.M., C.S. Ribeiro-Costa y E. Caron. 2004. Comportamento e ciclo de vida de *Senniuis bondari* (Pic) (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) em *Senna macranthera* (Collad.) Irwin & Barn. (Caesalpinaceae). *Revista Brasil. Zool.* 21(2): 351-356.
- Lomônaco, C. 1994. Predação de sementes de leguminosas por bruquídeos (Insecta: Coleoptera) na Serra dos Carajás, Pará, Brasil). *Acta Bot. Brasil.* 8(2): 121-127.
- Mack, A. 1998. An advantage of large seed size: tolerating rather than succumbing to seed predators. *Biotropica* 30(4): 604-608.
- Manfio, D., C.S. Ribeiro-Costa y E. Caron. 2013. Phylogeny and revision of the New

- World seed-feeding bruchine genus *Gibbobruchus* Pic (Coleoptera: Chrysomelidae) *Invertebrate Systematics* 27(1):1-37. <https://doi.org/10.1071/IS11047>.
- Martínez Sánchez, I., J. Romero Nápoles, S. Niño Maldonado, U.J. Sánchez Reyes, F.M. Sandoval Becerra y A. Ventura Maza. 2017. Brúquidos (Bruchidae) colectados em El Cañón El Novillo y La Libertad en el noreste de México. *Entomología Mexicana* 4: 513-517.
- Miller, M.F. 1996. *Acacia* seed predation by bruchids in an African savanna ecosystem. *J. App. Ecol.* 33(5): 1137-1144.
- Mitchell, R. 1977. Bruchid beetles and seed packaging by Palo Verde. *Ecology* 58(3): 644-651.
- Moles, A.T., D.I. Warton y M. Westoby. 2003. Do small seeded species have higher survival through seed predation than large seeded species? *Ecology* 84(12): 3148-3161.
- Morandini, M.N. y M.L. de Viana. 2009. Depredación pre-dispersiva de semillas en tres poblaciones del árbol *Enterolobium contortisiliquum* (Fabaceae). *Revista Biol. Trop.* 57(3): 781-788.
- Novotny, V. y Y. Basset. 2005. Host specificity of insect herbivores in tropical forests. *Proc. Roy. Soc. Biol. Sci. Ser. B* 272: 1083-1090.
- Pinto da Silva, J.A., C.S. Ribeiro-Costa y C.D. Johnson. 2003. *Sennius* Bridwell (Coleoptera, Bruchidae): novas espécies predadoras de sementes de *Chamaecrista* Moench (Caesalpinaceae) da Serra do Cipó, Santana do Riacho, Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasil. Zool.* 20(2): 269-277.
- Ramírez, N. y A. Traveset. 2010. Predisersal seed-predation by insects in the Venezuelan Central Plain: Overall patterns and traits that determine its biology and taxonomic groups. *Perspect. Pl. Ecol. Evol. Syst.* 12: 193-209.
- Ribeiro-Costa, C.S. y A.S. Costa. 2002. Comportamento de oviposição de Bruchidae (Coleoptera) predadores de sementes de *Cassia leptophylla* Vogel (Caesalpinaceae). *Revista Brasil. Zool.* 19 (Supl. 1): 305-316.
- Ribeiro-Costa, C.S., D. Manfio y L.L. Bergamini. 2014. A new species of *Gibbobruchus* from Brazil, with new host plant and distribution records for the Genus (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae). *Florida Entomol.* 97(3): 1085-1092.
- Romero N., J. 2002. Bruchidae. En: *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento* (J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone, Eds.). UNAM, Vol. 3: 513-534.
- Romero Gómez, G., J. Romero Nápoles, A. Burgos Solorio, J.L. Carrillo Sánchez, H. Bravo Mojica y S. Ramírez Alarcón. 2014. Brúquidos (Coleoptera: Bruchidae) del estado de Morelos, México. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) 30(1): 1-17.
- Sari, L.T. y C.S. Ribeiro-Costa. 2005. Predação de sementes de *Senna multijuga* (Rich.) H.S. Irwin & Barneby (Caesalpinaceae) por bruquíneos (Coleoptera: Chrysomelidae). *Neotropical Entomology* 34(3): 521-525.
- Siemens, D.H., C.D. Johnson y K.J. Ribardo. 1992. Alternative seed defense mechanisms in congeneric plants. *Ecology* 73(6): 2152-2166.
- Smith, C.C. 1975. The coevolution of plants and seeds predators. En: *Coevolution of animal and plants* (L.E. Gilbert y P.H. Raven, Eds.), Austin, Texas University Press. Pp. 53-77.
- Stergios, B., B.B. Klitgaard y K.M. Redden. 2008. Caesalpinaceae. En: *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela* (O. Hokche, P.E. Berry y O. Huber, Eds.), Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobias Lasser. Caracas, Venezuela. Pp. 295-309.
- Steeves, R., V. Nazari, J. Landry y C. Lacroix. 2008. Predisersal seed predation by a coleophorid on the threatened Gulf of St. Lawrence aster. *Canad. Entomol.* 140(3): 297-305.

- Steven, D.D. 1983. Reproductive consequences of insect seed predation in *Hamamelis virginiana*. *Ecology* 64(1): 89-98.
- Szentesi, A. y T. Jermy. 1995. Predispersal seed predation in leguminous species: seed morphology and bruchid distribution. *Oikos* 73(1): 23-32.
- Traveset, A. 1991. Pre-dispersal seed predation in Central American *Acacia farnesiana*: factors affecting the abundance of occurring bruchid beetles. *Oecologia* 87(4): 570-576.
- Vaz, A.M.S.F. 1979. Considerações sobre a taxonomia do gênero *Bauhinia* L., sect. *Tylotaea* Vogel (Leguminosae-Caesalpinioideae) do Brasil. *Rodriguésia* 31(51): 127-234.
- Viana, J.H. y C.S. Ribeiro-Costa. 2014. Bruchines (Coleoptera: Chrysomelidae) associated with *Senna neglecta* (Vogel) H.S. Irwin and Barneby (Fabaceae: Caesalpinioideae): a new host plant for the subfamily. *J. Nat. Hist.* 48(1, 2): 57-85.
- Whitehead, D.R. 1976. Classification and evolution of *Rhinochenus fucas* (Coleoptera: Curculionidae, Cryptorhynchinae) and quaternary Middle American Zoogeography. *Quaest. Entomology* 12(2): 118-201.
- Whitehead, D.R. y J.M. Kingsolver. 1975. Biosystematics of the North and Central American species of *Gibbobruchus* (Coleoptera: Bruchidae: Bruchinae). *Trans. Amer. Entomol. Soc.* 101: 167-225.
- Wunderlin, R.P., K. Larsen y S.S. Larsen. 1981. Cercideae. En: *Advances in Legume Systematics, part 2* (R.M. Polhill y P.H. Raven, Eds.), The Royal Botanic Gardens. Kew, England. Pp. 107-116.
- Wunderlin, R.P., K. Larsen y S.S. Larsen. 1987. Reorganization of the Cercideae (Fabaceae: Caesalpinioideae). *Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Skr.* 28: 1-40.