

Historia natural del insecto depredador de semillas de *Dipteryx oleifera* en Nicaragua

Javier Ruiz*

Recibido: enero 2011/Aceptado: marzo de 2011

Se realizó un experimento de laboratorio para criar larvas consumidoras de semillas de *D. oleifera*. Al finalizar el experimento de laboratorio encontramos que los insectos adultos pertenecen al género *Taeniaptera*. Las larvas fueron colectadas en un bosque húmedo tropical en el este de Nicaragua durante los meses de abril y mayo de 2006. Observaciones de las condiciones actuales de sitio se han venido realizando anualmente hasta 2011. La evidencia que presentamos es valiosa como descubrimiento científico pero también como parte de observaciones de la historia de vida de insectos depredadores de semillas. Los resultados de esta investigación son parte de un estudio de la dinámica de establecimientos de plántulas de la especie *Dipteryx oleifera* (almendro), una especie con valor comercial en Nicaragua. Los principales resultados de esta investigación indican que la presencia de las larvas de este insecto es denso-dependiente. La mayoría de las semillas con larvas del insecto se encontraban bajo los árboles adultos y en las congregaciones de semillas bajo los comederos de murciélagos donde las altas densidades de semillas atrajeron a los individuos adultos. De esta forma, nuestros resultados son a favor de la hipótesis de dependencia de la densidad en el establecimiento de esta especie en bosques húmedos tropicales (Janzen, 1970).

Palabras clave: Historia natural / insecto / *Taeniaptera* / granivoría / semillas / bosque húmedo tropical / Nicaragua

* Director/Fundador. Proyecto Biodiversidad. Área de Planificación (Programa Científico Complementario), Nicaragua.
Correo electrónico: javierruizphd@gmail.com; <http://javierruizperez.blogspot.com>

1. Introducción

El efecto neto de insectos sobre las plantas ha sido históricamente asumido como de baja intensidad. Por ejemplo, cuando se planteó la pregunta de por qué la tierra es verde, una respuesta sugería que la producción primaria a cargo de las plantas es mucho mayor al volumen de hojas [o material vegetal] que los insectos pueden consumir (Hairston, Frederick & Lawrence, 1960). Este debate ha evolucionado y en la actualidad se considera que el papel de los insectos en la demografía poblacional de plantas es clave para comprender la estructuración de los ecosistemas (Van Bael, Brawn & Robinson, 2003). Existe una gran cantidad de evidencia sobre procesos claves que ocurren a nivel de poblaciones de plantas y animales que son responsables por los cambios en la abundancia y distribuciones de plantas. Por ejemplo, las densidades de semillas bajo los árboles adultos congéneres son encontradas por depredadores [insectos] y de esta forma los insectos evitan que algunas poblaciones que producen semillas abundantemente lleguen a dominar los bosques húmedos tropicales (Janzen, 1970).

El fenómeno natural mediante el cual los insectos consumen el embrión de las semillas es denominado como depredación o granivoría básicamente porque durante este proceso las semillas son consumidas o destruidas. La granivoría es diferente a la herbivoría porque la segunda es el consumo de las partes vivas pero no vitales de las plantas. El efecto de la granivoría sobre el establecimiento de plántulas de bosque húmedo tropical ha sido investigado en trabajos de campo. En una investigación realizada en el bosque húmedo tropical de la provincia de Guanacaste en Costa Rica, se reportó que la larva de escarabajo (Bruchidae) consume las semillas de la palma (*Scheelea rostrata*). La depredación de las larvas sobre las semillas se concentró debajo y cerca de las palmas congéneres más cercanas, donde el daño a los embriones fue mayor (Wilson & Janzen, 1973). En un estudio de campo conducido en la isla de Barro Colorado en Panamá se evaluó la depredación de semillas de la palma *Scheelea zonensis* por las larvas de un escarabajo de la familia Bruchidae. Las hembras de este escarabajo mostraron una preferencia por ovopositar en semillas prístinas, las semillas que no habían sido dañadas por otros escarabajos. De esta forma las hembras mostraron una preferencia por ovopositar cerca de los árboles adultos donde habían más semillas prístinas y de esta forma la depredación lejos de las palmas reproductivas fue mínima (Wright, 1983).

La sobrevivencia de semillas y reclutamiento de plántulas de *D. oleifera* es un proceso que incluye mamíferos terrestres, murciélagos, arañas, insectos herbívoros (Ruiz, 2009) e insectos depredadores de semillas. Las semillas de *D. oleifera* son producidas entre enero y abril. Hemos observado que en el este de Nicaragua existe una producción masiva cada cuatro años. La producción masiva de semillas podría estar influenciada por cambios globales en la temperatura y precipitación. Por ejemplo, en un estudio realizado en Borneo se determinó que las curvas de dispersión/sobrevivencia de semillas en especies de plántulas de la familia Dipterocarpacea (más de cincuenta especies) correspondía con la ventana de tiempo de ocurrencia de la oscilación sur del fenómeno de “El Niño” en Borneo cada cuatro años. La producción sincrónica de semillas en la familia Dipterocarpacea fue un factor determinante para la saciación de los depredadores

de semillas y para el reclutamiento de plántulas de esta familia (Curran et al., 1999). La saciación de depredadores ocurre cuando la cantidad de semillas producidas excede el consumo de éstas por los depredadores de semillas. En los casos cuando el depredador de semillas es un mamífero terrestre, éste suele consumir muchas semillas, pero también ‘guarda’ algunas para consumirlas cuando las semillas sean escasas. Durante este proceso de guardar semillas los animales silvestres consumen algunas semillas, guardan otras, pero cuando regresan a buscar las semillas guardadas no las encuentran todas y así las semillas son dispersadas y escapan a la depredación (Ruiz et al., 2010). En el sistema de la especie *D. oleifera* una parte de las semillas son dispersadas por murciélagos desde las copas de los árboles reproductivos hasta palmas ubicadas lejos de los árboles reproductores, utilizadas como ‘perchas’ donde comen la parte carnosa de la vaina del fruto (Ruiz & Boucher, 2008). Después de alimentarse, las semillas son dejadas caer hasta apilarse en grupos de semillas de unas pocas hasta aproximadamente 60 semillas. De estas semillas apiladas, unas son consumidas por mamíferos terrestres, otra parte es movida y re-apilada o enterrada en el sotobosque. Cuando la producción de semillas decrece, los mamíferos terrestres buscan las semillas para alimentarse pero no las encuentran todas, de esta forma la semilla es dispersada (Ruiz, Boucher, Ruiz-Moreno & Ingram-Flores, 2009).

En este artículo se presenta el descubrimiento de un insecto depredador de semillas de la especie *D. oleifera*, los efectos de este insecto sobre la sobrevivencia de semillas y una discusión en torno a sus efectos sobre la estructura de un bosque húmedo tropical. Se realizaron observaciones de campo de la distribución de semillas dentro de una parcela permanente donde todas las semillas de *D. oleifera* han sido monitoreadas. Se realizaron observaciones de la historia natural de las larvas, pupas y los individuos adultos de insecto depredador de semillas. La hipótesis de trabajo fue: si la distribución de semillas es agrupada, entonces el nivel y tipo de daño por insectos sobre las semillas incrementa en las agrupaciones de semillas. Es decir, si el daño por larvas de insecto se concentra en áreas de altas densidades de semillas, la sobrevivencia de *D. oleifera* corresponde con las distribuciones de bajas densidades de semillas.

La evidencia que presentamos es el primer reporte de la existencia de insectos depredadores en esta especie y complementa investigaciones paralelas que hemos estado realizando en el campo de la dinámica de reclutamiento de plantas en bosques húmedos tropicales. Saber cuáles son los tipos de depredadores de semillas y determinar el grado de acción de los mismos es información clave para la elaboración de planes de manejo de los bosques húmedos tropicales. De esta forma, nuestros resultados pueden ser utilizados durante procesos de tomas de decisiones en el uso y manejo de recursos naturales por comunidades locales en el este de Nicaragua.

2. Metodología

2.1 Sitio de estudio

El estudio se realizó en el bosque húmedo tropical del sitio de investigación conocido como La Unión ($12^{\circ}5'N$ $83^{\circ}53'W$) en la costa este de Nicaragua. El sitio de estudio se encuentra a aproximadamente 10 kilómetros de la ciudad de Bluefields, capital de la región. Una descripción detallada de este sitio fue publicada con anterioridad por Granzow-de la Cerda, Zamora, Vandermeer y Boucher (1997). Esta es el área general afectada por el huracán Juana en 1988. En 2011 el bosque de este sitio presentaba un dosel principal compacto a unos 30 metros, con la presencia de árboles emergentes de las especies *D. oleifera*, *Hyeronima alchorneoides* en una copa muy difusa de aproximadamente 37 metros.

Las observaciones se realizaron dentro de una parcela permanente de 6.37 hectáreas establecidas en 2002 (Ilustración 1). La parcela se encuentra dividida en sub-parcelas de 10x10 metros y cada esquina corresponde con las coordenadas cartesianas establecidas dentro del área de estudio. Todos los años desde 2002 a 2007 se han realizados mediciones anuales dentro de la parcela donde se ha coordinado la posición de todos los individuos de esta especie. En 2006 se realizó un censo de todas las semillas dentro de un bloque de 3.2 hectáreas dentro de la parcela de 6.27 hectáreas aunque censos parciales se han realizado durante todo el periodo de mediciones de campo.

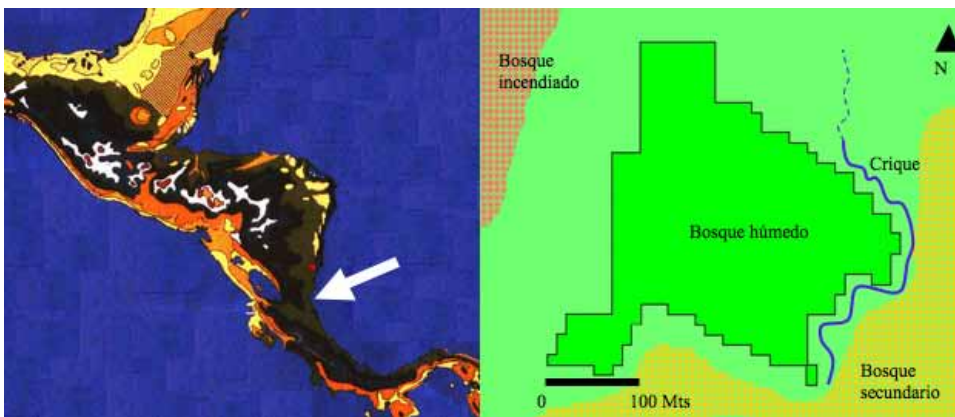


Ilustración 1. Localización de área de estudio y características del área donde está la parcela de investigaciones en el bosque húmedo tropical típico en Mesoamérica (flecha blanca). El área de estudio es una parcela permanente bordeada por un pequeño río y una parte de bosque secundario en el costado sur. Un área al oeste de la parcela sufrió daños durante los fuegos del periodo de “El Niño” de 1998-1999. La parcela está localizada en el área de bosque húmedo tropical en regeneración después del huracán Juana de 1988.

2.2 Observaciones de campo de la dinámica de semillas

En una sub-parcela de 3.2 hectáreas se procedió a localizar todas las semillas de *D. oleifera* a medida que fueron encontradas en el suelo del bosque durante el periodo de producción de semillas de enero a abril de 2006. Todas las semillas fueron localizadas, mapeadas con el sistema de coordenadas cartesianas y un número único fue asignado a cada semilla con el objetivo de anotar observaciones para cada semilla. Utilizamos una sedina de precisión -producida por Imperial Thread Inc.TM, Northbrook, Illinois- para monitorear el movimiento de las semillas por mamíferos terrestres dentro de la parcela. Este método consiste en que cada sedina es asegurada a la semilla con 'pega loca' y un palillo de dientes plástico es utilizado para asegurar la sedina al suelo. Cuando las semillas fueron movidas y removidas por los mamíferos (ej. ardillas, guatusas, etc.) el método nos permitió encontrar las semillas al otro extremo de los hilos (Ruiz et al., 2010). Cuando la semilla fue dañada o consumida también fue posible encontrar las semillas y clasificarlas como vivas o muertas.

Se caracterizaron semillas en dependencia de su estado desde el momento que encontramos la primera semilla hasta un año después de que la semilla fue encontrada. Las categorías utilizadas fueron: depredada, cuando la semilla había sido consumida y presentaba rasgaduras o daños típicos causados por depredadores; e inviable, cuando la semilla es pequeña y el embrión no está completamente desarrollado. Utilizamos una navaja de bolsillo para abrir las semillas y una vez concluido el periodo normal de germinación, determinamos si en realidad estas semillas eran semillas inviables (Ilustración 2). Anotamos los casos cuando las semillas habían sido movidas y removidas, puesto que el método de la sedina nos permitió re-ubicar las semillas. Después de re-encontrar las semillas les calculamos nuevamente las coordenadas. También se anotó cuando las semillas germinaron; en dicho caso se caracterizaron como germinadas o plántulas.

La relación entre la suerte que corren las semillas y el número de semillas por sub-parcela de 10x10 metros se evaluó utilizando métodos estadísticos de tendencia central. Se calculó la media ponderada de la proporción de semillas por cada sub-parcela (Fórmula 1) y el error estándar (Fórmula 2) de la media ponderada. La media ponderada de los valores de las suertes de las semillas por sub-parcela (10x10m) es el resultado de multiplicar el valor del número de semillas en cada categoría por el valor del 'peso' (w). El peso es la proporción de semillas en cada categoría para cada valor real entero de número de semillas por sub-parcela (10x10 metros).

$$\bar{x} = \frac{w_1x_1 + w_2x_2 + \dots + w_nx_n}{w_1 + w_2 + \dots + w_n}.$$

La serie de valores de $X = \{x_1, x_2, x_3, \dots, x_n\}$ representa los valores de la proporciones de la suerte de las semillas. El peso es representado por la letra ' w ' y corresponde al valor de la proporción de las semillas por cada categoría. En el estudio realizado hay tres categorías de semillas y por consiguiente un peso para cada categoría. La media ponderada es entonces la suma de cada valor de x multiplicado por su peso correspondiente y dividido entre la suma de los pesos.

La Fórmula 2 representa el error estándar de la media ponderada, que es la desviación estándar de los valores de las categorías de la suerte que corrieron las semillas (x_1, x_2, x_3) divididas por la raíz cuadrada del tamaño de la muestra. Los valores de los errores estándares fueron calculados para sub-parcelas que contaban con el mismo número de semillas (ej. sub-parcelas con 1 semilla).

$$SE_{\bar{x}} = \frac{s}{\sqrt{n}}$$

El análisis a realizar se fundamenta en las observaciones de las tendencias de los valores de la suerte de las semillas (m) con respecto al número de semillas por sub-parcela (n). Por cada valor entero real en n (variable independiente), se observan como máximo tres valores de las medias ponderadas de m (semilla depredada, semilla inviable y germinación). El análisis de los resultados se basa en la (I) la evaluación de la nube de puntos que forman las tendencias de las medias ponderadas y (II) la comparación de los valores estándares de las medias por cada valor entero de n .

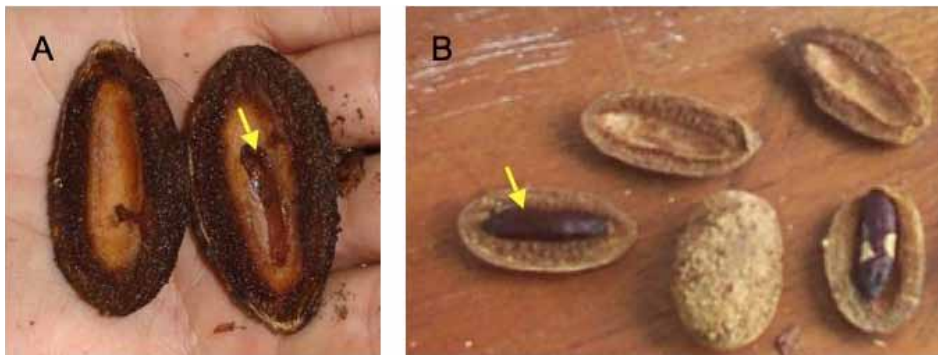


Ilustración 2. (A) Semilla con endospermo inmaduro (semillas inviables) y (B) semillas con endospermo desarrollado (semillas viables). Las flechas marcan la posición del endospermo.

2.3 Experimento de laboratorio para criar larvas hasta la fase adulta

Durante los estudios generales de la dispersión de semillas dentro de la parcela de estudios, notamos la presencia de larvas consumiendo la materia blanda de la semilla. Procedimos a anotar individualmente observaciones del tipo de daño por estas larvas por un periodo de tres meses desde enero a abril de 2006. Posteriormente tomamos muestras de las semillas dañadas completamente por las larvas encontradas debajo de los árboles adultos de *D. oleifera* y las llevamos al laboratorio del Proyecto Biodiversidad, afiliado a la Universidad de las Regiones Autónomas de la Costa Caribe Nicaragüense (URACCAN) y a la Bluefields Indian and Caribbean University (BICU). Las actualizaciones de resultados a posteriori se han venido publicando en la página del Proyecto Biodiversidad (<http://proyecto-biodiversidad.blogspot.com>).

Las muestras fueron colocadas el 28 de abril de 2006 en una bolsa 'zip-

loc' con un algodón mojado con agua destilada para evitar deshidratación de las larvas. El criterio para seleccionar las semillas fue que tuvieran las larvas en ellas. Al llegar al laboratorio, las muestras fueron cambiadas a una botella de vidrio de forma cilíndrica de 4x15 centímetros. Se procedió a hacer un orificio en la tapa de plástico de la botella para ventilación. Con el objetivo de simular condiciones de campo donde se encontraron las larvas, dentro de la botella se colocó el fruto y 20 hojas de plántulas de *D. oleifera* procedentes de un experimento de vivero donde se encontraban los experimentos de germinación de *D. oleifera* en el patio del edificio del Proyecto Biodiversidad en URACCAN.

Procedimos a realizar anotaciones de la historia de vida de las larvas día a día por un periodo de un mes. Durante este tiempo logramos criar las larvas hasta su etapa adulta. Los insectos en etapa adulta fueron observados y se tomaron muestras para enviarlas a un especialista en el Museo de Entomología de Nicaragua (<http://www.bio-nica.info>). Las descripciones taxonómicas estuvieron a cargo del Dr. Jean-Michel Maes.

3. Resultados

3.1 Demografía de semillas de *D. oleifera*

Dentro de la parcela de estudio se evaluó la suerte de 2,814 semillas de *D. oleifera* desde abril 2006 a abril 2007. El número de semillas germinadas dentro de la subparcela de estudio es de 637 plántulas (22.63%). Encontramos 640 semillas inviables en toda la parcela (22.74%). El total de semillas depredadas es de 1,537 semillas (54.62%). Del tamaño de muestra de 2,814 semillas, 848 semillas (30.13%) fueron dispersadas bajo el individuo adulto *D. oleifera* por gravedad.

3.2 Experimento de laboratorio para criar larvas hasta la fase adulta

Las observaciones diarias de la historia natural de larvas en el género *Taeniaptera* se presentan a continuación.

Fase larva (Ilustración 3): El 28 de abril, las semillas con presencia de larvas fueron colectadas bajos los árboles adultos de *D. oleifera* y en los sitios donde las semillas fueron congregadas por murciélagos bajo palmas usadas como percheros. El 29 de abril las muestras se mantuvieron en una mochila a la sombra por dos días. El 30 de abril observamos la formación de un halo de lo que pudieron haber sido hongos. En el caso de las tres semillas que colocamos en un frasco de vidrio cubierto con una hoja de papel aluminio, se encontraban aproximadamente 25 larvas en cada una. Debido a la poca humedad en la bolsa plástica, las larvas se observaron en un estado de mucha agitación. Las larvas tenían un color negro, quizás estaban consumiendo endocarpo en estado de descomposición o reutilizando sus excrementos. En general, notamos que las larvas se congregaban en grupos de 6 a 10 individuos. El 01 de mayo se agregó agua en un pedazo de algodón a la jarra de vidrio. Las larvas respondían activamente a la luz cada vez que la tapa era removida. Había dos tallas de larvas,

ambas se congregan en grupos. Se agregó semillas de *D. oleifera* como fuente de alimento. El 3 de mayo las larvas aumentaron de tamaño. Se agregó un fruto de *D. oleifera* como fuente de alimento. Se observaron las mismas descripciones que el día anterior. Las muestras fueron colocadas en un frasco de vidrio durante las primeras horas de la noche. La muestra tiene un fuerte olor a materia orgánica descompuesta. Dos frutos más de *D. oleifera* fueron agregados como alimento suplementario. Se observó una leve contaminación con lo que parece ser un hongo. Las larvas se encontraban muy activas durante la mañana y durante las primeras horas del mediodía del 4 de mayo, pero inactivas durante la noche. La condensación dentro del frasco de vidrio es alta. Hay presencia de contaminación por hongos. El día 5 de mayo las larvas se encontraban formando galerías en el algodón mojado, el perímetro circular de estas galerías es aproximadamente de tamaño justo para que las larvas entren pero tienen varios centímetros de profundidad. Aparentemente, esta es la etapa inicial de la metamorfosis a etapa adulta. Una hormiga fue encontrada depredando larvas dentro de la jarra de vidrio. La hormiga entró por el orificio de la tapa que tiene la función de respiradero. Se colocó una cinta adhesiva a los respiraderos para evitar que más hormigas entraran a la jarra. No se observó muestra de condensación aunque sí se observó presencia de hongos. Las larvas se encontraban moderadamente activas durante el medio día. El tamaño de las larvas fue de entre 8 y 9 milímetros de largo, las más pequeñas fueron de aproximadamente 4 milímetros de largo. Algunos individuos tenían tamaños de 1 centímetro de largo. Se notó la presencia de estructuras en forma de tenazas en la parte anterior del cuerpo de las larvas. El nivel de actividad incrementó, pareciendo ser una respuesta a la reducción del calor. Las larvas fueron menos sensibles a los cambios en el nivel de luz. El seis de mayo se notó un cambio en el comportamiento, las larvas estaban protegiendo las galerías que excavaron a través del algodón mojado. Los individuos respondían a los cambios en las condiciones de luz, lo que cambió fue que se encontraron más tiempo dentro de sus galerías. Las estructuras de estilo de tenaza se utilizan como defensa contra individuos que tratan de usar las galerías sin haberlas excavado. Casi todos los individuos se esconden en sus galerías dentro del algodón mojado.



Ilustración 3. Larvas del género *Taeniaptera* consumiendo las semillas de *D. oleifera* en el bosque húmedo tropical del este de Nicaragua.

Fase pupa (Ilustración 4): El 7 de mayo la mayoría de las larvas presentan bandas café a lo largo de su cuerpo. Se encuentran inactivas con unos cuantos individuos desplazándose y respondiendo a los cambios de intensidad de la luz al momento de abrir la tapa del frasco. La primera pupa se observó en la parte superior del algodón. El color de las pupas es café con aproximadamente 6 milímetros de largo. Se colocaron siete hojuelas de plántulas de *D. oleifera* dentro del frasco de vidrio. El 8 de mayo en la mañana se observaron larvas tratando de salir del frasco aunque durante el resto del día se observaron inactivas. El tamaño de las larvas es de aproximadamente 8 o 9 milímetros. Se colocaron más algodones húmedos ya que las larvas los utilizan para perforar sus galerías. Las hojuelas de *D. oleifera* fueron sacadas del frasco. El 9 de mayo las pupas se encontraban en la entrada de sus galerías con una estructura de defensa/respiración (Jean-Michel Maes, comunicación personal) apuntando a la salida de la galería. Se observó en mínima proporción la infección en el endosperma a causa de hongos. La mayoría de las larvas no presentaron actividad durante horas de la tarde y no respondieron a los cambios de intensidad de luz. Las larvas en sus etapas iniciales son sensibles a los cambios de luz y no presentan estructuras defensivas. El 10 de mayo varias larvas se encontraban tratando de salir del frasco por la mañana. Todas tenían las estructuras de defensa en forma de pinzas. Aparentemente, el aumento en la humedad del frasco se correlaciona con la actividad de las larvas. Las observaciones del día anterior se apreciaron el 11 de mayo. Se agregó un segundo frasco para reducir las condiciones de alta densidad en el primer frasco. Los dos frascos fueron conectados con una sonda plástica para facilitar la migración/emigración entre frascos. La idea inicial fue la de propiciar movimiento entre los frascos y disminuir el tráfico hacia afuera de éstos. Las pupas fueron colocadas en el segundo frasco al cuál se le agregó un pedazo de algodón humectado. El 12 de mayo se observó una tercera pupa. Durante las primeras horas de la mañana se observaron aproximadamente 15 larvas en la superficie del sustrato del primer frasco. Estas larvas se encontraban muy activas y tratando de salir del frasco. Se reportó mucha condensación en el segundo frasco. El 13 de mayo las pupas (cuatro individuos) fueron removidas del primer frasco y colocadas en el segundo frasco. En la mañana había varias larvas que estaban en la tapa del primer frasco, pero en números eran cerca de dos veces menos que en los últimos días. El número de larvas haciendo la metamorfosis a pupa pareció estar alcanzando un punto máximo. Luego se procedió a extraer con pinzas un pedazo de algodón del primer frasco y se examinó su contenido, notándose la presencia de una pupa en la parte profunda de este. El 14 de mayo se encontraron dos pupas más en el segundo frasco para un total de seis pupas. Aparentemente, las larvas se encontraban dentro del algodón al momento de arreglar el segundo frasco varios días atrás. Las pupas se observaron ya con las bandas transversales de color café. Durante el atardecer, las larvas estaban muy activas y tratando de salir del primer frasco. La sonda que conecta a ambos frascos no fue utilizada quizás porque es difícil de encontrar, estrecha y seca. El 15 de mayo se observaron varias pupas en el primer frasco. Se utilizó Tree Tangle Foot Pest Barrier™ (The Tangle Foot® Company) para evitar que las hormigas entraran a los frascos, aun así se encontraron tres hormigas dentro del frasco número 1.

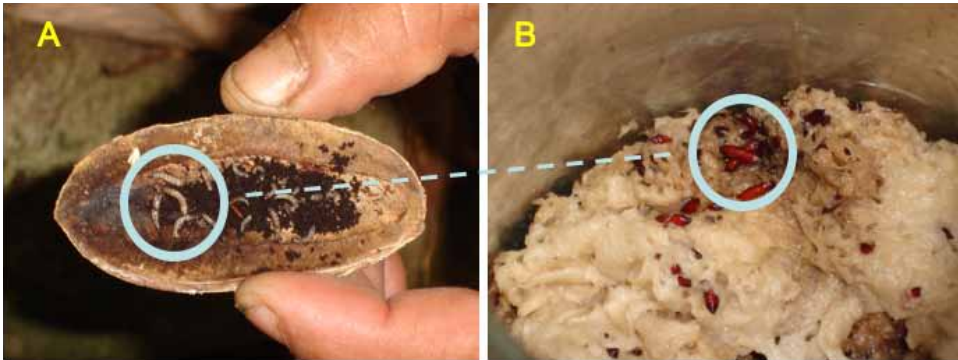


Ilustración 4. (A) En el círculo se observa un individuo en la fase de pupa. (B) Individuos en la fase de pupa se encuentra en un substrato de algodón húmedo mezclado con el fruto de *D. oleifera*.

Fase adulta: El 16 de mayo se encontró un individuo adulto en el segundo frasco en las primeras horas de la mañana. El individuo es una mosca de aproximadamente 1 centímetro de largo, las alas son blancas con rayas transversales café (Ilustración 5). Cuando el individuo fue encontrado las alas no estaban desplegadas. Tres hojuelas de *D. oleifera* fueron introducidas en el segundo frasco. El individuo adulto respondió rápidamente a la presencia de las hojas, se posó sobre ellas y empezó a succionar los tejidos de las hojuelas. El tiempo requerido para la expansión de las alas es de aproximadamente 35 minutos. Luego de tres horas el individuo es capaz de volar dentro del frasco, el individuo se ve sano y con muchas fuerzas para emprender el vuelo. Las primeras dos patas son usadas para tocar el terreno donde éstos se posarán. El 17 de mayo el individuo adulto se encontró muerto por la mañana. Con la ayuda de pinzas metálicas removimos al individuo y lo colocamos en un vial plástico con alcohol al 90% de pureza. La mayoría de los individuos se encuentran en el estadio de pupa y solamente se observó una larva. El 18 de mayo se observaron tres larvas que salieron del primer frasco y fueron rápidamente depredadas por hormigas que caminaban por la mesa. En el primer frasco se pueden apreciar varios individuos haciendo la transición de larva a pupa. El cambio de color blanco-amarillo a café es acompañado por la formación de una estructura de quitina. Muchas larvas perforan galerías muy profundas en el algodón. El 19 de mayo se encontraron varias larvas muertas fuera de los frascos. Se observaron de 5 a 10 nuevas pupas en el primer frasco. Este es aproximadamente el número de larvas observadas el día anterior. No se observaron nuevos individuos adultos. Del 20 al 30 mayo el contenido de los dos frascos se trasladó a una caja plástica con tapa hermética; se hizo un orificio pequeño para garantizar ventilación. Durante estos últimos días de observaciones emergieron cerca de 20 individuos adultos que fueron colectados como muestra taxonómica para el Museo Entomológico de Nicaragua. Aproximadamente 30 individuos hicieron la transición a adultos durante el período de observaciones de un mes.



Ilustración 5. Un insecto adulto del género *Taeniaptera* posando sobre fruto de *D. oleifera* en el sotobosque del sitio de estudio conocido como La Unión en el este de Nicaragua

3.2 Observaciones de campo de la dinámica de semillas

El número de semillas depredadas es mayor a la proporción de semillas inviables y semillas germinadas. Cuando analizamos los datos de las proporciones de la suerte de las semillas con respecto al número de semillas por sub-parcela de 10x10 metros se observó la misma relación. En la Ilustración 6 se presentan las proporciones de la suerte que corrieron las semillas de una población de *D. oleifera* en Nicaragua en relación al número de semillas por sub-parcela. Debido al alto grado de variabilidad, los errores estándar de la media ponderada de las proporciones de la suerte de semillas son grandes en las parcelas que tienen de 1 a 20 semillas. Las sub-parcelas con más de 20 semillas se observaron con poca frecuencia y en muchos casos fueron parcelas con una semilla. Esta es la razón para no observarse errores estándares en esos casos. Las semillas que germinaron fueron en proporción mayor a la proporción de semillas inviables en la mayoría de las sub-parcelas.

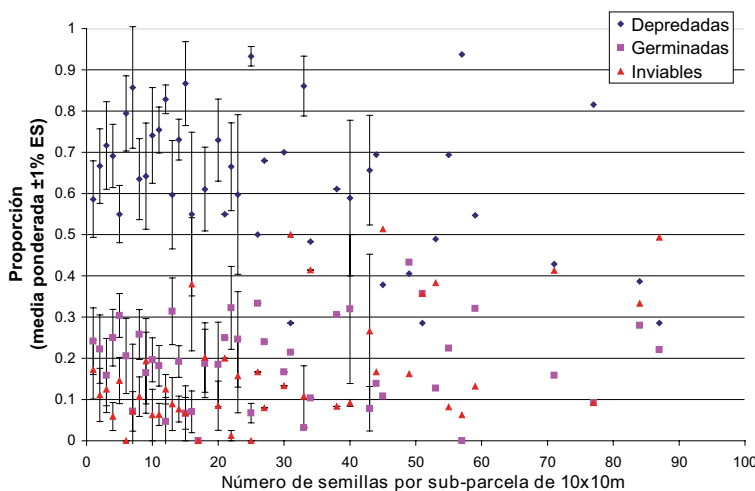


Ilustración 6. Porcentajes de la suerte que corren las semillas con respecto al número de semillas por sub-parcelas de 10x10 metros

4. Discusión

4.1 Experimento de laboratorio para criar larvas hasta la fase adulta

Utilizando técnicas de laboratorio se criaron larvas del género *Taeniaptera* hasta la etapa de insecto adulto. El estadio de larva dura aproximadamente dos semanas y el tamaño de las larvas es de 8 a 9 milímetros. El estadio pupa dura aproximadamente una semana y el tamaño de las pupas es de 1 cm. Las pupas son inmóviles y se encuentran en galerías o sobre la superficie del substrato donde parece ser que les es fácil respirar. Los individuos adultos extienden completamente sus alas tres horas después de haber salido del caparazón del estadio pupa. El período requerido para alcanzar la etapa adulta es de aproximadamente un mes. Los adultos viven aproximadamente una semana en condiciones de laboratorio.

4.2 Observaciones de campo de la dinámica de semillas

Durante el período de estudio se observaron dos tipos de daños a semillas de *D. oleifera*: la depredación de semillas por mamíferos terrestres y la depredación de semillas por las larvas del insecto del género *Taeniaptera*. La depredación de semillas por mamíferos terrestres ocurre lejos de los árboles adultos de *D. oleifera*, donde las semillas se encuentran en menor densidad (Ruiz et al., 2009). Las larvas depredaron semillas bajo los individuos reproductivos de *D. oleifera*, donde las semillas se encontraban en gran cantidad. El método de sedina nos permitió determinar que después de caer bajo el árbol reproductor, las semillas permanecen allí a alta densidad. Solamente 5 semillas fueron removidas por ardillas de un total de 848

semillas debajo de la copa del árbol adulto de *D. oleifera*. La mayoría de las semillas allí fueron depredadas por la larva del insecto en estudio. La presencia de las larvas lejos de los árboles reproductores fue mínima, concentrándose en algunos grupos de semillas congregadas por murciélagos (Ruiz & Boucher, 2008). La mayoría del daño causado a las semillas lejos del árbol adulto es causado por los vertebrados terrestres (Ruiz et al., 2010).

4.3 Efectos ecológicos de depredadores de semillas

El daño causado por las larvas de insectos del género *Taeniaptera* se concentra en áreas de alta densidad de semillas bajo el árbol adulto congénere. Las moscas del estadio adulto responden positivamente a la densidad de semillas pero aún no conocemos con certeza cuál es la señal ecológica que está guiando a las moscas hacia las semillas. Pensamos que la respuesta positiva de las moscas a la densidad podría estar reforzada por el fuerte olor a materia orgánica descompuesta emitida por la estructura carnosa de la parte de la vaina donde se encuentra el fruto cuando se descompone. Lo más sobresaliente en cuanto a la dinámica de las semillas en el sotobosque es el hecho de que estas moscas están reforzando el patrón de alta mortalidad cerca de la fuente de semillas esperado por Janzen (1970).

En un experimento de campo observamos que el patrón de germinación lejos del árbol adulto de *D. oleifera* fue reforzado por la producción de semillas inviables en 2006. Los resultados de los modelos de regresión mostraron que el efecto ecológico de las semillas inviables fue de una reducción en la tasa de depredación de las semillas. Por cada semilla inviable depositada por los murciélagos en los comederos de semillas, la tasa de depredación decrece en un 6% ($p < 0.001$) (Ruiz et al., 2010). Nuestra conclusión es que la presencia de semillas inviables reduce la eficiencia con la cual los mamíferos terrestres encuentran semillas viables. Por ejemplo, las ardillas seleccionan cuáles semillas consumir antes de abrirlas para su consumo. La tasa de depredación de semillas por mamíferos decrece a medida que el número de semillas inviables aumenta. El peso de las semillas parece ser el indicativo para que los mamíferos terrestres clasifiquen una semilla como viable o no. Las semillas inviables fueron abundantes bajo el árbol adulto de *D. oleifera*, lo cual podría ser la causa de la baja tasa de depredación por mamíferos terrestres en esa área.

Nuestras observaciones de campo y el análisis de las distribuciones de las suertes de las semillas proveen evidencia en favor de la hipótesis de que el daño causado por insectos granívoros se encuentra localizado bajo el árbol adulto. El tipo de daño causado por las larvas es importante en la dinámica de regeneración de la especie *D. oleifera* debido a que esta especie produce semillas en una ventana de tiempo de unos meses. Será clave evaluar cuál es el efecto de la depredación de semillas por larvas de insectos en más especies de plantas de esta comunidad ecológica. La función ecológica de las larvas depredadoras de semillas sugiere que debido al ataque constante de granívoros ninguna especie de planta podrá sobre poblar los bosques húmedos tropicales, garantizando así la coexistencia de muchas especies a baja densidad (Janzen, 1970; Connell, 1971).

Se deberá considerar la determinación taxonómica de la especie o las especies de insectos que causan esta depredación de las semillas de *D. oleifera*. En la actualidad

se están estableciendo colaboraciones con especialistas para evaluar los efectos ecológicos de los insectos de este género en la composición de la regeneración de bosques húmedos tropicales. En sumatoria, la depredación de semillas por larvas de insectos es importante para la dinámica de sobrevivencia de plantas de las especie *D. oleifera* en el este de Nicaragua.

5. Agradecimientos

Este trabajo fue posible gracias al auspicio de International Foundation for Science (Estocolmo, Suecia) a partir de las becas de investigaciones a Javier Ruiz (D/3939-1; D/3939-2). Agradecemos de forma especial a la Universidad de las Regiones Autónomas de la Costa Caribe Nicaragüense (URACCAN) y a la Bluefields Indian and Caribbean University (BICU) por su aporte administrativo. De forma muy especial agradecemos a los miembros del Proyecto Biodiversidad por su aporte en muchas formas.

Referencias bibliográficas

- Connell, J. H. (1971). On the roles of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest. En P. J. Den Boer & G. R. Grandwell (Eds.). *Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Population*, (pp. 298-312). Oosterbeek: Wageningen, Holland.
- Curran, L. M., Caniogo, I., Paoli, G. D., Astianti, D., Kusneti, M., Leighton, M., Nirarita, C. E. & Haeruman, H. (1999). Impact of el niño and logging on canopy tree recruitment in Borneo. *Science*, (286), 2184 - 2188.
- Granzow-de la Cerda, I., Zamora, N., Vandermeer, J. H. & Boucher, D. H. (1997). Biodiversidad de especies arbóreas en el bosque tropical húmedo del Caribe Nicaragüense siete años después del huracán Juana. *Revista de Biología Tropical*, (45), 1409-1419.
- Hairston, N. G., Frederick, E. S. & Lawrence, B. S. (1960). Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist*, (94), 421-425.
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, (104), 501-528.
- Ruiz, J. (2009). *Plant Recruitment Limitation*. Saarbrücken: VDM Verlag Dr. Muller Aktiengesellschaft & Co. KG.
- Ruiz, J. & Boucher, H. D. (2008). Recruitment of *Dipteryx oleifera* Benth (Fabaceae) correlates with bat seed dispersal, rodent seed dispersal and roosting palm species away from conspecific trees. *Brenesia*, (70), 1-9.
- Ruiz, J., Boucher, H. D., Ruiz-Moreno, D. & Ingram-Flores, C. (2009). Recruitment dynamics of the tropical rainforest tree *Dipteryx oleifera* (Fabaceae) in Eastern Nicaragua. *Revista de Biología Tropical*, (57), 321-338.
- Ruiz, J., Ingram-Flóres, C. L., Guillén, D., Tórrez, R., Martínez, O. & Chaves, L. F. (2010). Ecological consequences of primary and secondary seed dispersal

- on seed and seedling fate of *Dipteryx oleifera* (Fabaceae). *Revista de Biología Tropical*, (58), 991-1007.
- Van Bael, S. A., Brawn, J. D. & Robinson, S. K. (2003). Birds defend trees from herbivores in neotropical forest canopy. *PNAS*, (100), 8304-8307.
- Wilson, D. E. & Janzen, D. H. (1973). Predation on *Scheelea* palm seeds by bruchid beetle: seed density and distance from the parent palm. *Ecology*, (53), 954-959.
- Wright, S. J. (1983). The dispersion of eggs by a Bruchid beetle among *Scheelea* palm seeds and the effect of distance to the parent palm. *Ecology*, (64), 1016-1021.