

Predación predispersiva de semillas de *Fabiana imbricata* (Solanaceae), un arbusto del noroeste de la Patagonia

CECILIA GITTINS ✉, MARCELO P CHARTIER, LUCIANA GHERMANDI
& NADIA GUTHMANN

Laboratorio Ecotono Depto. Ecología. Centro Regional Universitario Bariloche-Universidad Nacional del Comahue. Las Orquídeas 1275, CP:8400, Bariloche, Río Negro, ARGENTINA. ✉: cecigittins@hotmail.com

RESUMEN. La vegetación del noroeste de la estepa patagónica se caracteriza por la presencia de dos grupos funcionales principales: pastos y arbustos. La dinámica entre estos dos grupos presenta importancia económica en relación con la actividad ganadera. Uno de estos arbustos es *Fabiana imbricata*, cuyas semillas son consumidas por un insecto himenóptero que causa una disminución de su capacidad reproductiva. Para evaluar la magnitud de este efecto se muestrearon plantas de *Fabiana imbricata* en la estepa, al este de la ciudad de San Carlos de Bariloche (Río Negro). Se estimaron y compararon la frecuencia de cápsulas predadas, el número y el peso de semillas en cápsulas predadas y no predadas. Hubo un número menor de semillas de un peso mayor en las cápsulas atacadas por el insecto. Este aumento de tamaño podría tener significado demográfico, en determinados escenarios ecológicos, otorgando ventajas a las semillas de mayor tamaño para su establecimiento. [Palabras claves: Predación de semillas, himenóptero, interacción planta-insecto.]

ABSTRACT. Pre-dispersal seed predation in *Fabiana imbricata* (Solanaceae) a north-western Patagonian shrub. The vegetation in north-eastern Patagonian steppe is characterized by two main functional groups: grasses and shrubs. The dynamics between these two groups has economic importance especially for livestock breeding. One of these shrubs is *Fabiana imbricata*, whose seeds are consumed by a hymenopteran insect that causes a reduction in its reproductive capacity. To evaluate this effect on seed production we sampled individuals in the steppe near the city of San Carlos de Bariloche (Río Negro). We measured parasitism frequency, seed number and seed weight in attacked and non-attacked capsules. Seed number in capsules attacked by the insect was lower than in the intact ones, but seeds were heavier. This increase in seed weight could have demographic meaning in some ecological scenarios, as seeds from attacked capsules could have some advantages for establishment. [Keywords: Seed predation, Hymenoptera, plant-insect relationship.]

INTRODUCCIÓN

La vegetación del noroeste de la estepa patagónica está dominada por una matriz de arbustos y gramíneas perennes (coirones) (Golluscio & Sala 1993; Aguiar et al. 1996; Aguiar & Sala

1998). La dinámica entre estos dos grupos funcionales ha sido objeto de estudio en trabajos anteriores realizados en los ecosistemas semiáridos de la Patagonia (Soriano & Paruelo 1990; Fernández et al. 1992; Perelman et al. 1997; Aguiar & Sala 1998).

Fabiana imbricata Ruiz et. Pavón (Solanaceae) es un arbusto característico y escasamente estudiado del noroeste de la estepa patagónica, que forma matorrales en el quiebre de pendientes, acompañado por pastizales de *Stipa speciosa* (coirón amargo) y *Festuca pallescens* (coirón dulce) (Anchorena & Cingolani 2002). La dinámica de estas poblaciones, regulada por interacciones bióticas y abióticas como las que surgen de la predación de semillas y las oscilaciones ambientales (Taush et al. 1993; Jaksic 2001), cobra importancia porque un incremento de la invasión de arbustos afecta en forma negativa la capacidad productiva del pastizal (Fernández et al. 1992; Aguiar & Sala 1998).

Fabiana imbricata no presenta reproducción vegetativa y la pérdida de semillas por distintas causas es una amenaza potencial para el mantenimiento y la expansión de la población (Boe et al. 1988). En general, la cantidad de semillas producidas depende de las características propias de la planta madre, de las condiciones ambientales y de las interacciones con animales, tales como la herbivoría, la polinización y la predación de semillas antes y después de

la dispersión (Crawley 1993). La mayor parte de los insectos involucrados en la predación predispersiva de semillas son pequeños, sedentarios y corresponden a los ordenes Díptera, Lepidóptera, Coleóptera e Himenóptera (Green & Palmald 1975; Heithaus et al. 1982; Boe et al. 1988; Crawley 1993).

En este trabajo se estudió la interacción entre *Fabiana imbricata* y un himenóptero predador de sus semillas, con el objetivo de cuantificar el efecto ocasionado por el insecto sobre la producción de las mismas.

MÉTODOS

Fabiana imbricata es un arbusto de 1.5–3 m de altura cuya distribución se extiende, en Argentina, desde Mendoza hasta el centro de Chubut y, en Chile, desde Atacama hasta Valdivia (Correa 1969–1998). Presenta tallos densamente hojosos, con hojas imbricadas. Sus flores son axilares y se ubican en pequeñas ramas axilares o terminales, a veces muy próximas. Su fruto es una cápsula septicida de 6 mm, con dos valvas y un tabique interno que divide la cavidad en dos lóbulos contiguos. La cápsula contiene numerosas semillas reniformes con testa reticulada, de tamaño variable que oscila entre 0.8-1.2 mm (Correa 1969–1998). La floración se extiende entre septiembre y enero (Montecino & Conejeros 1985) y presenta un banco de semillas persistente (González 2002). En medicina popular su infusión se usa para facilitar la digestión, como remedio contra enfermedades venéreas, como diurético y en las afecciones de las vías respiratorias (Hoffman 1982; Montecino & Conejeros 1985).

Área de Estudio

El área de estudio (41°03'S; 71°02'O) está ubicada en la Estancia San Ramón (Departamento Pilcaniyeu, provincia de

Tabla 1. Frecuencia de predación de semillas, número de semillas por cápsula y peso de 10 semillas en frutos de *Fabiana imbricata* atacados e intactos en el noroeste de la Patagonia. Los valores de número y peso son promedios (\pm DE). *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ns: no significativo.

Table 1. Frequency of seed predation, seed number per capsule, and weight of 10 seed in attacked and non-attacked fruits of *Fabiana imbricata* in north-western Patagonia. Number and weight values are means (\pm SD). *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ns: not significant.

	Cápsulas atacadas	Cápsulas no atacadas	P
Predación (%)	48	52	ns
Número de semillas	12.1 \pm 6.6	20.5 \pm 6.9	**
Peso (mg)	1.6 \pm 0.1	1.3 \pm 0.1	*

Río Negro), al este de la ciudad de San Carlos de Bariloche.

El clima presenta un régimen mediterráneo (Bustos & Rocchi 1993), con precipitaciones acumuladas en los meses de invierno y un moderado déficit hídrico en la época estival. La precipitación promedio anual es de 580 mm (Anchorena et al. 1993; Golluscio et al. 1993) y la temperatura promedio anual es de 7.4 °C (Bustos & Rocchi 1993).

La vegetación se caracteriza por estepas gramíneas y corresponde al Distrito Subandino (León et al. 1998), que forma una franja entre la Provincia Fitogeográfica Patagónica al oeste y la Provincia Subantártica al este (Cabrera 1971). El lugar de estudio es un pastizal de *Stipa speciosa* var. *major* y de *Festuca pallescens*, con una cobertura vegetal de alrededor del 60%, en el cual se encuentran matorrales de *Fabiana imbricata* que suelen estar ubicados en el quiebre de pendientes o asociados a alguna perturbación. Junto con *Fabiana imbricata* se encuentran, en el estrato arbustivo, *Discaria articulata* (espino negro), *Mulinum spinosum* (neneo), *Senecio bracteolatus* (charcao) y *Acaena splendens* (abrojo) (Anchorena et al. 1993).

Métodos

En enero de 2002 se cosecharon, al azar, cápsulas de plantas de distintos matorrales de *Fabiana imbricata*. El número de muestras (cápsulas) necesarias para que las comparaciones fueran estadísticamente válidas se determinó a partir del grado de fluctuación del promedio acumulado del subconjunto de las unidades muestrales (Kershaw 1964; Greig-Smith 1979). Al momento de la cosecha, las cápsulas se encontraban en distintos estadios de maduración. Solo se consideraron como semillas a aquellas que tenían un tamaño aceptable como para ser viables, descartándose las de tamaño muy reducido (< 0.5 mm) o las

vanas.

Para estimar el porcentaje de cápsulas predadas se separaron de la muestra inicial, al azar, 72 cápsulas. En los frutos predados se anotó el número de insectos por cápsula y su estado de desarrollo. Se estimó el peso de las semillas provenientes de cápsulas predadas y cápsulas no predadas. Se dividió cada uno de estos grupos en ocho submuestras de 10 semillas tomadas al azar, las cuales fueron pesadas con una balanza Mettler de precisión (0.0001 g). Luego se pesó la muestra compuesta de 80 semillas para obtener un control ulterior del peso. Las extracciones se realizaron con reposición sucesiva de unidades. Las semillas pesadas fueron secadas en estufa a 70 °C durante 72 h, hasta lograr un peso constante. Se contó el número de semillas presentes en cápsulas predadas y no predadas.

Los datos obtenidos se compararon mediante Análisis de Varianza de un factor cuando la distribución fue normal (Prueba de Normalidad de Kolmogorov–Smirnov) y con la Prueba U de Mann–Whitney cuando este supuesto no se cumplía.

RESULTADOS

La cantidad de cápsulas atacadas por el insecto fue similar a aquella que no presentaba parásitos ($P = 0.396$), siendo el porcentaje de un 48% (Tabla 1). En todos los casos el insecto se encontraba en el estado de pupa. Del total de los frutos predados, un 83% contenía una pupa por cápsula, mientras que en el 17% restante se observó la presencia de dos pupas. En todos los casos se encontró sólo un insecto por lóculo.

El número de semillas en las cápsulas predadas fue menor, en un 40%, del valor hallado en cápsulas no predadas (Tabla 1), siendo esta diferencia muy significativa

($P < 0.01$). El peso de las semillas de las cápsulas atacadas fue superior en un 23% con respecto a aquellas provenientes de frutos intactos (Tabla 1), siendo esta diferencia significativa ($P = 0.018$).

DISCUSIÓN

El porcentaje de predación de semillas encontrado en este trabajo (48%) se ubica dentro de rangos normales. Por ejemplo, *Gibbobruchus guanacaste* consume un 25% de las semillas de *Bauhinia unguilata* (Heithaus et al. 1982), *Acanthoscelides aureolus* entre un 33-17% de las semillas de *Glycyrrhiza lepidota* (Boe et al. 1988), y *Mimosestes nubigens* y *Mimosestes mimosae* un 40% de las semillas de *Acacia farmesiana* (Traveset 1991). En los frutos de *Astragalus cibarius* predados por un hemíptero, la pérdida fue de un 19% (Green & Palmald 1975).

La predación de semillas en un único lóculo de la cápsula, que se observó en la totalidad de los frutos analizados, puede deberse a la presencia de un tabique casi continuo que limita el movimiento de la larva entre los lóculos contiguos. En un 83% de los casos se encontró una sola larva por fruto y esto puede estar asociado a patrones específicos de oviposición (Pellmyr 1989). Algunos insectos depositan sus huevos evitando los frutos o flores que ya están afectados; esto se observó en coleópteros brúchidos (Mitchell 1975; Wright 1983) y en dípteros tefrítidos (Roitberg et al. 1982; Roitberg & Prokopy 1984; Papaj et al. 1989; Lalonde & Roitberg 1992). Las hembras de *Orellia ruficauda* (Tephritidae) depositan un fluido después de la oviposición que es reconocido por otras hembras de la misma especie. Se trata de un marcador ferohormonal que determina las bajas tasas de infestación de *Cirsium arvense* por este díptero (Angermann 1986; Lalonde & Roitberg 1992). Este patrón de oviposición que permite bajas densidades

de huevos por fruto incrementa la tasa de supervivencia de las larvas (debido a una mayor disponibilidad de alimento) y, por ende, el rendimiento de la hembra (Lalonde & Roitberg 1992).

Las cápsulas con insectos presentaron un menor número de semillas de un peso mayor. El mayor tamaño se relaciona con una mayor disponibilidad de reservas en la semilla. Las plántulas que se originan de semillas más grandes pueden emerger desde mayores profundidades de suelo (Black 1956; Harper & Obeid 1967; Haskins & Gorz 1975; Wulff 1986; Weller 1989) o desde el mantillo (Winn 1985). El tamaño de la semilla no solo afecta al éxito inmediato de la misma a través de la germinación, sino también al comportamiento de la plántula establecida (Ross & Harper 1972; Waller 1985). Baker (1972) observó, en California, una relación entre las semillas de mayor tamaño y la baja disponibilidad de agua. Las semillas grandes disminuyen el riesgo de desecación de la plántula, dado que son capaces de desarrollar un sistema radicular más profundo en poco tiempo. Solbrig et al. (1977) sugieren que la mayor reserva metabólica permite el desarrollo de plántulas con características morfológicas y fisiológicas energéticamente costosas que ofrecen tolerancia a la sequía. Como consecuencia de estos efectos, las semillas de mayor tamaño dan lugar a individuos que son mejores competidores (Anderson 1971; Stanton 1985; Wulff 1986). La persistencia de las semillas en el banco de suelo y la predación posdispersiva están correlacionadas con su tamaño (Bekker et al. 1998; Hodkinson et al. 1998; Thompson et al. 1998). Sin embargo, tratándose en este caso de semillas muy pequeñas, el incremento en su peso debido al ataque del himenóptero no justifica tener en cuenta la posibilidad de predación posdispersiva de las mismas (1.3 mg vs. 1.6 mg). El mayor tamaño de las semillas presentes en las cápsulas atacadas podría

ser importante durante los primeros estadios de la sucesión post-fuego (Willis 1914; Anchorena et al. 1993).

BIBLIOGRAFÍA

- AGUIAR, MR; JM PARUELO; OE SALA & WK LAUENROTH. 1996. Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: an example from the Patagonian steppe. *J. Veg. Sci.* 7:381-390.
- AGUIAR, MR & OE SALA. 1998. Interactions among grasses, shrubs, and herbivores in Patagonian grass-shrub steppes. *Ecología Austral* 8:201-210.
- ANCHORENA, J; D BRAN & AM CINGOLANI. 1993. *Mapa de vegetación de la estancia San Ramón*. Proyecto LUDEPA, INTA-GTZ. San Carlos de Bariloche.
- ANCHORENA, J & A CINGOLANI. 2002. Identifying habitat types in a disturbed area of the forest-steppe ecotone of Patagonia. *Plant Ecol.* 158:97-112.
- ANDERSON, LB. 1971. A study of some seedling characters and the effects of competition on seedling in diploid and tetraploid red clover *Trifolium pratense*, New Zeland. *J. Agr. Res.* 14:563-571.
- ANGERMANN, HJ. 1986. Ökologische differenzierung der Bohrfliegen *Xyphosia miliaria* und *Orellia ruficauda* (Diptera: Tephritidae) in den Blutenkufen der Ackerdistel (*Cirsium arvense*). *Entomol. Gen.* 11:249-261.
- BAKER, HG. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53:997-1010.
- BEKKER, RM; JP BAKKER; U GRANDIN; R KALAMEES; P MILBERG ET AL. 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Funct. Ecol.* 12:834-842.
- BLACK, JN. 1956. The influence of seed size and depth sowing on pre-emergence and early vegetative growth of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.). *Aust. J. Agr. Res.* 7:98-109.
- BOE AB; B MCDANIEL & K ROBBINS. 1988. Patterns of American licorice seed predation by *Acanthocelides aureolus* (Horn.) (Coleoptera: Bruchidae) in South Dakota. *J. Range Manage.* 41:342-345.
- BUSTOS, JC & VC ROCCHI. 1993. *Caracterización termo pluviométrica de 20 estaciones meteorológicas de Río Negro y Bariloche*. INTA-EEA Bariloche. San Carlos de Bariloche.
- CABRERA, AL. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14:1-42.
- CORREA, MN. 1969-1998. *Flora patagónica*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires.
- CRAWLEY, MJ. 1993. Seed predators and plant population dynamics. Pp. 157-191 en: M Fenner (ed). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CAB International. Wallingford.
- FERNÁNDEZ, RJ; AH NUÑEZ & A SORIANO. 1992. Contrasting demography of two Patagonian shrubs under different conditions of sheep grazing and resource supply. *Oecologia* 91: 39-46.
- GOLLUSCIO, R; VA DEREGIBUS; M OESTERHELD; JM PARUELO; E JOBBAGY ET AL. 1993. *Estancia San Ramón: diagnóstico del estado de los recursos forrajeros y propuesta de utilización*. IFEVA. Buenos Aires.
- GOLLUSCIO, RA & OE SALA. 1993. Plant functional types and ecological strategies in Patagonian forbs. *J. Veg. Sci.* 4:839-846.
- GONZÁLEZ, S. 2002. *El banco de semillas como estrategia de regeneración post fuego en un pastizal del noroeste patagónico*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional del Comahue, CRUB, San Carlos de Bariloche.
- GREEN, TW & IG PALMBALD. 1975. Effects of insect seed predators on *Astragalus cibarius* and *Astragalus utahensis* (Leguminosae). *Ecology* 56:1435-1440.
- GREIG-SMITH, P. 1979. Pattern in vegetation. *J. Ecol.* 67:755-779.
- HARPER, JL & M OBEID. 1967. Influences of seed size and depth of sowing on the establishment and growth of varieties of fiber and soil flax. *Crop Sci.* 7:527-532.
- HASKINS, FA & HJ GORZ. 1975. Influence of seed size, planting depth, and companion crop on emergence and vigor of seedling in sweetclover. *Agron. J.* 67:652-654.
- HEITHAUS, ER; E STASHKO & PK ANDERSON. 1982. Cumulative effects of plant-animal interactions on seed production by *Bauhinia unguilata*, a Neotropical legume. *Ecology* 63: 1294-1302.
- HODKINSON, DJ; AP ASKEW; K THOMPSON; JG HODGSON; JP BAKKER & RM BEKKER. 1998. Ecological correlates of seed size in the British flora. *Funct. Ecol.* 12:762-766.
- HOFFMAN, JA. 1982. *Flora silvestre de Chile (zona austral)*. Ed. Fundación Claudio Gay. Santiago.
- JAKSIC, FM. 2001. Ecological effects of El Niño in terrestrial ecosystems of western South America. *Ecography* 24:241-250.
- KERSHAW, KA. 1964. *Quantitative and dynamic ecology*. Arnold. Londres.
- LALONDE, RG & BD ROITBERG. 1992. Field studies of seed predation in an introduced weedy thistle. *Oikos* 65:363-370.

- LEÓN, RJC; D BRAN; M COLLANTES; JM PARUELO & A SORIANO. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* **8**:125-144.
- MITCHELL, R. 1975. The evolution of oviposition tactics in the bean weevil, *Callosobruchus maculatus* (F.). *Ecology* **56**:696-702.
- MONTECINO, S & A CONEJEROS. 1985. *Mujeres mapuches: el saber tradicional en la curación de enfermedades comunes*. Ediciones CEM-PEMCI. Santiago de Chile.
- PAPAJ, DR; BD ROITBERG & SB OPP. 1989. Serial effects of host infestation on egg allocation by the mediterranean fruitfly: a rule of thumb and its functional significance. *J. Anim. Ecol.* **58**:955-970.
- PELLMYR, O. 1989. The cost of mutualism: interactions between *Trollius europaeus* and its pollinating parasites. *Oecologia* **78**:53-59.
- PERELMAN, SB; RJC LEÓN & JP BUSACCA. 1997. Floristic changes related to grazing intensity in a Patagonian shrub steppe. *Ecography* **20**: 400-406.
- ROITBERG, BD; JC VAN LENTEREN; JJ VAN ALPHEN; F GALIS & RJ PROKOPY. 1982. Foraging behavior of *Rhagoletis pomonella*, a parasite of hawthorn (*Crataegus viridis*), in nature. *J. Anim. Ecol.* **51**:307-325.
- ROITBERG, BD & RJ PROKOPY. 1984. Host visitation sequence as a determinant of search persistence in fruit parasitic tephritid flies. *Oecologia* **62**:7-12.
- ROSS, MA & JL HARPER. 1972. Occupation of biological space during seedling establishment. *J. Ecol.* **60**:77-88.
- SOLBRIG, OT; MA BARBOUR; J CROSS; G GOLDSTEIN; CH LOWE ET AL. 1977. The strategies and community patterns of deserts plants. Pp. 67-106 en: GH Orians & OT Solbrig (eds). *Convergent evolution in warm deserts*. Dowden, Hutchinson and Ross. Stroudsburg.
- SORIANO, A & JM PARUELO. 1990. El manejo de campos de pastoreo en Patagonia: aplicación de principios ecológicos. *Ciencia Hoy* **2**:44-53.
- STANTON, M. 1985. Seed size and emergence time within a stand of wild radish (*Raphanus raphanistrum* L.): the establishment of a fitness hierarchy. *Oecologia* **67**:524-531.
- TAUSH, SJ; PE WIGAND & JW BURKHARDT. 1993. Plant community thresholds, multiple steady states and multiple successional pathways: legacy of the quaternary. *J. Range Manage.* **46**:439-447.
- THOMPSON, K; J BAKKER & R BEKKER. 1998. Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. *J. Ecol.* **86**:163-169.
- TRAVERSE, A. 1991. Pre-dispersal seed predation in Central American *Acacia farnesiana*: factors affecting the abundance of co-occurring bruchid beetles. *Oecologia* **87**:570-576.
- WALLER, DM. 1985. The genesis of size hierarchies in seedling population of *Impatiens capensis* Meerb. *New Phytol.* **100**: 243-260.
- WELLER, SG. 1989. The effect of disturbance scale on sand dune colonization by *Lithospermum carolinense*. *Ecology* **70**:1244-1251.
- WILLIS, B. 1914. *El norte de la Patagonia*. Scribner Press. New York.
- WINN, AA. 1985. The effects of seed size and microsite on seedling emergence of *Prunella vulgaris* in four habitats. *J. Ecol.* **73**:831-840.
- WRIGHT, SJ. 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.
- WULFF, RD. 1986. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*. II. Effects on seedling growth and physiological performance. *J. Ecol.* **74**:99-144.