



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO

FACULTAD DE BIOLOGÍA

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**“PATRONES DE HERBIVORÍA, MORFOLOGÍA FOLIAR Y ASIMETRÍA  
FLUCTUANTE BAJO EFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN EN UN BOSQUE  
TROPICAL SECO”**

**TESIS**

Que para obtener el título de

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA

**ABEL PÉREZ SOLACHE**

Doctora en ciencias biológicas Yvonne Herrerías Diego

Doctor en ciencias biológicas Pablo Cuevas Reyes

Morelia, Michoacán Marzo 2014



## DEDICATORIA

A mi primer, mejor y más grande maestra

A la que siempre quiso lo mejor para mí

A ti madre: Sra. María Joel Solache Sosa

A mi padre por su gran sacrificio, responsabilidad y diario trabajo inalcanzable, al que con el sudor de su frente se ha ganado mi más grande respeto y admiración

A mi hermana por todo su apoyo. Qué bueno es no estar solo y contar con alguien como tú.

A toda mi familia que es una de las mejores cosas que me ha pasado en esta vida.

## **AGRADECIMIENTOS**

A la universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo por la formación que me dio en la carrera de biólogo

A la Dra. Yvonne Herrerías Diego por permitirme formar parte de su laboratorio, por su confianza, sus consejos y crítica constructiva.

Al Dr. Pablo Cuevas el cual me abrió las puertas de su laboratorio y me trato amablemente

Al laboratorio de fauna silvestre y su disponibilidad a la hora de necesitar ayuda: estrella, frecia, marcos, Ricardo, chapis.

A los integrantes del laboratorio de interacciones bióticas por permitirme la convivencia en su laboratorio y e intercambiar ideas

## ÍNDICE

RESUMEN GENERAL.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	3
OBJETIVOS.....	8
Objetivo General.....	8
Objetivos Particulares.....	8
HIPÓTESIS.....	8
Área de estudio.....	9
La Bonetera.....	10
El Habilidad.....	10
Especies de Estudio.....	11
<i>Astronium graveolens</i> .....	11
<i>Brosimum alicastrum</i> .....	12
<i>Bursera simaruba</i> .....	14
<i>Cochlospermum vitifolium</i> .....	15
<i>Guazuma ulmifolia</i> .....	17
<i>Spondias purpurea</i> .....	18
CAPITULO 1.EFECTO DE LA FRAGMENTACION DE BOSQUE SOBRE LOS PATRONES ESPACIO-TEMPORALES DE HERBIVORÍA EN ESPECIES DE BOSQUE TROPICAL SECO	
Resumen.....	20
Abstract.....	21
Introducción.....	22
Materiales y Métodos.....	24
Sitio de estudio.....	24
Especies de estudio.....	24
Muestreo de Individuos.....	26
Medición del área consumida.....	27
Resultados.....	28
Discusión.....	35

Literatura Citada.....	39
CAPITULO 2. PATRONES DE ASIMETRIA FLUCTUANTE Y MORFOLOGÍA FOLIAR BAJO EL EFECTO DE LA FRAGMENTACION EN UN BOSQUE TROPICAL SECO	
Resumen.....	41
Abstract.....	42
Introducción.....	43
Materiales y Métodos.....	45
Sitio de estudio.....	45
Especie de estudio .....	45
Muestreo de Individuos.....	47
Análisis de asimetría fluctuante.....	48
Análisis de morfometría geométrica foliar.....	48
RESULTADOS.....	50
DISCUSIÓN.....	71
LITERATURA CITADA.....	74
DISCUSIÓN GENERAL.....	78
CONCLUSIONES GENERALES.....	84
LITERATURA GENERAL.....	86

## INDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Localización del área de estudio y sitios de colecta. Ranchos la bonetera (conservado) y el Habilidad (fragmentado), municipio de Lázaro Cárdenas Michoacán, México.
- Figura 2.** a) Hojas, b) flores, c) fruto y d) individuo adulto de *A. graveolens*. (a, b) Smithsonian Tropical Research Institute; c, d) Balvino-Olvera J.; e) Cristóbal-Pérez E.).
- Figura 3.** a) Hojas, b) flores, c) frutos y d) individuo adulto de *B. alicastrum*. (a, b, c y d) Smithsonian Tropical Research Institute.
- Figura 4.** a) Hoja, b) flores, c) frutos, d) individuo adulto de *B. simaruba*. (a, b y d) Smithsonian Tropical Research Institute; c) Pérez-Solache A.
- Figura 5.** a) Hoja, b) flor, c) fruto, d) individuo adulto de *C. vitifolium*. (a) Smithsonian Tropical Research Institute; b, c) Pérez-Solache A.; d) Paramo-Ortiz E.).
- Figura 6.** a) Hoja, b) flor, c) fruto, d) individuo adulto de *G. ulmifolia*. (a, b, c y d) Smithsonian Tropical Research Institute.
- Figura 7.** a) Hoja, b) flores, c) frutos, d) individuo adulto de *S. purpurea*. (a, b); Smithsonian Tropical Research Institute.; c) Ian Maguire; d) Paramo-Ortiz E.
- Figura 8.** Relación entre el área foliar removida y la asimetría fluctuante en *Cochlospermum vitifolium* sitio conservado (Conservado:  $F= 0.43$ ;  $R^2= 0.44$ ;  $P<0.131$ ); sitio fragmentado (Fragmentado:  $F=60.05$ ;  $R^2= 0.76$ ;  $P< 0.0001$ ).
- Figura 9.** Relación entre el área foliar removida y la asimetría fluctuante en *Spondias purpurea* sitio conservado (Conservado:  $F=5.0904$ ;  $R^2=0.2205$ ;  $P<0.0367$ ); sitio fragmentado (Fragmentado:  $F=0.0641$ ;  $R^2=0.0036$ ;  $P<0.8030$ ).
- Figura 10.** Relación entre el área foliar removida y la asimetría fluctuante en las seis especies del bosque tropical sitio conservado ( $F=0.8636$ ;  $R^2=0.0073$ ;  $P<0.3546$ ); sitio fragmentado ( $F=7.6252$ ;  $R^2=0.0607$ ;  $P<0.0067$ ).

## INDICE DE FIGURAS DEL CAPÍTULO 1

**Figura 1.** Diferencia de las temporadas de la Selva mediana de la Costa Michoacana.

**Figura 2.** Fotografías de 2 hojas diferentes usadas para medir el daño foliar  
*A. graveolens* y b) *B. alicastrum*.

**Figura 3.** Patrones de herbivoría por insectos folívoros entre condiciones (Condición:  $F=29.4$ ; g.l.= 1  $P<0.0001$ ). Letras diferentes indican medias significativas distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

**Figura 4.** Patrones de herbivoría por insectos folívoros entre temporadas (Temporadas:  $F= 2.8$ ; g.l.= 1  $P< 0.0929$ ). Letras diferentes indican medias significativas distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

**Figura 5.** Patrones de herbivoría por insectos folívoros entre especies ( $F= 264.4$ ; g.l.=5  $P< 0.0001$ ). Letras diferentes indican medias significativas distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

**Figura 6.** Patrones de herbivoría por insectos folívoros entre condición\*temporada ( $F= 72.2$ ; g.l.= 1  $P< 0.0001$ ). Letras diferentes indican medias significativas distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

**Figura 7.** Patrones de herbivoría por insectos folívoros entre condición\*especie ( $F=6.5$ ; g.l.=5  $P<0.0001$ ). Letras diferentes indican medias significativas distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

**Figura 8.** Patrones de herbivoría por insectos folívoros entre temporada\*especie ( $F= 49.0$ ; g.l.=5  $P< 0.0001$ ). Letras diferentes indican medias significativas distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

**Figura 9.** Patrones de herbivoría por insectos folívoros entre condicion\*temporada\*especie ( $F= 4.7$ ; g.l.=5  $P< 0.0002$ ). Letras diferentes indican medias significativas distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

**Figura 10.** Diferencias de la frecuencia de daño de hoja entre temporadas (Temporada:  $X^2=4.795995$  g.l.=1  $P <0.0285$ ) y entre especies (Especie:  $X^2=232.1967$  g.l.=5  $P <0.0001$ ).

**Figura 11.** Diferencias de la frecuencia de daño de hoja entre temporadas (Temporada:  $X^2=48.334042$  g.l.=1 P <0.0001) y entre especies (Especie:  $X^2=175.89977$  g.l.=5 P <0.0001).

**Figura 12.** Diferencias de la frecuencia de daño de hoja entre condición (Condición:  $X^2=2.868515$  g.l.=1 P <0.0903) y entre temporada (Temporada:  $X^2=42.033012$  g.l.=1 P <0.0001).

## INDICE DE FIGURAS DEL CAPÍTULO 2

**Figura 1.** Medición de la asimetría fluctuante foliar.

**Figura 2.** Marcas anatómicas de sitios homólogos que establecen la forma de las hojas (a) y foliolos (b).

**Figura 3.** Diferencias en los niveles de asimetría fluctuante entre condición (Condición:  $F=0.0030$ ; g.l.=1  $P<0.9566$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

**Figura 4.** Diferencias en los niveles de asimetría fluctuante entre temporadas (Temporada:  $F= 40.3$ ; g.l.=1  $P< 0.0001$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

**Figura 5.** Diferencias en los niveles de asimetría fluctuante entre especies ( $F= 117.4$ ; g.l.=5  $P< 0.0001$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

**Figura 6.** Diferencias en los niveles de asimetría fluctuante entre condición\*temporada ( $F= 0.4$ ; g.l.=1  $P< 0.4947$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

**Figura 7.** Diferencias en los niveles de asimetría fluctuante entre condición\*especie ( $F=3.0$ ; g.l.=5  $P<0.0103$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

**Figura 8.** Diferencias en los niveles de asimetría fluctuante entre temporada\*especie ( $F= 3.7$ ; g.l.=5  $P< 0.0020$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

**Figura 9.** Diferencias en los niveles de asimetría fluctuante entre condición\*temporada\*especie ( $F= 5.8$ ; g.l.=5  $P< 0.0001$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

**Figura 10.** Diferencias en los tamaños de hoja entre condición (Condición:  $F=4.3$ ; g.l.:1  $P<0.0370$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

**Figura 11.** Diferencias en los tamaños de hojas entre temporadas (Temporada:  $F=13.5$ ;  $g.l:1$   $P<0.0002$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

**Figura 12.** Diferencias en los tamaños de hojas entre condición\*especie ( $F=26.8$ ;  $g.l:5$   $P<0.0001$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

**Figura 13.** Diferencias en los tamaños de hojas entre temporada\*especie ( $F=8.5$ ;  $g.l:5$   $P<0.0001$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

**Figura 14.** Diferencias en los tamaños de hojas entre condición\*temporada\*especie ( $F=5.5$ ;  $g.l:5$   $P<0.0001$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

**Figura 15.** Diferencias en la morfología de la forma de la hoja entre sitios conservados y fragmentados en lluvias(a) y final lluvias (b) acorde al análisis de variación canónica.

**Figura 16.** Cuadrícula de deformación que muestra la variación media de la forma de la hoja en el sitio conservado en lluvias(a) y final lluvias (b) relativa a los hábitats de hoja en sitio fragmentado (líneas verdes indican hojas conservadas, líneas rojas fragmentadas y línea gris total de hojas).

**Figura 17.** Diferencias en la morfología de la forma de la hoja entre sitios conservados y fragmentados en lluvias(a) y final lluvias (b) acorde al análisis de variación canónica.

**Figura 18.** Cuadrícula de deformación que muestra la variación media de la forma de la hoja en el sitio conservado en lluvias(a) y final lluvias (b) relativa a los hábitats de hoja en sitio fragmentado (líneas verdes indican hojas conservadas, líneas rojas fragmentadas y línea gris total de hojas).

**Figura 19.** Diferencias en la morfología de la forma de la hoja entre sitios conservados y fragmentados en lluvias(a) y final lluvias (b) acorde al análisis de variación canónica.

**Figura 20.** Cuadrícula de deformación que muestra la variación media de la forma de la hoja en el sitio conservado en lluvias(a) y final lluvias (b) relativa a los hábitats de hoja en sitio fragmentado (líneas verdes indican hojas conservadas, líneas rojas fragmentadas y línea gris total de hojas).

**Figura 21.** Diferencias en la morfología de la forma de la hoja entre sitios conservados y fragmentados en lluvias(a) y final lluvias (b) acorde al análisis de variación canónica.

**Figura 22.** Cuadrícula de deformación que muestra la variación media de la forma de la hoja en el sitio conservado en lluvias(a) y final lluvias (b) relativa a los hábitats de hoja en sitio fragmentado (líneas verdes indican hojas conservadas, líneas rojas fragmentadas y línea gris total de hojas).

**Figura 23.** Diferencias en la morfología de la forma de la hoja entre sitios conservados y fragmentados en lluvias(a) y final lluvias (b) acorde al análisis de variación canónica.

**Figura 24.** Cuadrícula de deformación que muestra la variación media de la forma de la hoja en el sitio conservado en lluvias(a) y final lluvias (b) relativa a los hábitats de hoja en sitio fragmentado (líneas verdes indican hojas conservadas, líneas rojas fragmentadas y línea gris total de hojas).

**Figura 25.** Diferencias en la morfología de la forma de la hoja entre sitios conservados y fragmentados en lluvias(a) y final lluvias (b) acorde al análisis de variación canónica.

**Figura 26.** Cuadrícula de deformación que muestra la variación media de la forma de la hoja en el sitio conservado en lluvias(a) y final lluvias (b) relativa a los hábitats de hoja en sitio fragmentado (líneas verdes indican hojas conservadas, líneas rojas fragmentadas y línea gris total de hojas).

## RESUMEN GENERAL

La herbivoría se define como el consumo de un órgano vegetal por parte de animales. La herbivoría además de afectar negativamente el desempeño de las plantas puede llegar a producir estrés ambiental. El estrés ambiental puede monitorearse mediante la asimetría fluctuante y la morfometría geométrica. El presente trabajo tuvo como objetivo evaluar los patrones de herbivoría y su relación con la morfología foliar y asimetría fluctuante de seis especies de árboles tropicales en un sitio conservado y otro fragmentado. Las especies de estudio fueron *Spondias purpurea*, *Guazuma ulmifolia*, *Bursera simaruba*, *Cochlospermum vitifolium*, *Astronium graveolens* y *Brosimum alicastrum*, las cuales ocurren en ambas condiciones (bosque conservado y bosque fragmentado) en un bosque tropical seco. Para cada especie se eligieron 10 individuos para cada condición. La colecta de hojas fue al azar durante el inicio y final de lluvias para cada individuo con un número de 30 hojas, de las cuales, 15 hojas se analizaron para determinar los patrones de herbivoría y 15 para los análisis de morfometría geométrica y asimetría fluctuante. Las variables independientes mostraron diferencias significativas: especie ( $F=264.4$ ;  $g.l.=5$   $P<0.0001$ ) presentando mayor herbivoría *C.vitifolium* y *S.purpurea* y condición ( $F=29.4$ ;  $g.l.:1$   $P<0.0001$ ) siendo el bosque conservado el que presento mayor herbivoría, excepto la temporada ( $F=2.8$ ;  $g.l.:1$   $P<0.0929$ ), la cual no presento diferencias significativas, esto para la herbivoría. En cuanto a la AF la temporada ( $F=40.3$ ;  $g.l.:1$   $P<0.0001$ ) y las especies ( $F=117.4$ ;  $g.l.:5$   $P<0.0001$ ) muestran diferencias significativas, en tanto la condición ( $F=0.0030$ ;  $g.l.:1$   $P<0.9566$ ) no. Además, se encontraron cambios en la morfología foliar entre condiciones y entre temporadas. Se concluye que la fragmentación del hábitat altera las interacciones bióticas caso puntual la herbivoría así como la forma de las hojas, la remoción del área foliar es diferente en las especies, individuos, temporadas y la herbivoría no causa asimetría fluctuante sino mas bien la asimetría se debe a un efecto del sitio.

Palabras clave: Herbivoría, Fragmentación, Bosque tropical seco

**ABSTRACT**

Herbivory is defined as the consumption of a plant organ by animals. Herbivory also adversely affect the performance of plants can produce environmental stress. Environmental stress can be monitored by fluctuating asymmetry and geometric morphometric. This study aimed to evaluate the patterns of herbivory and its relation to leaf morphology and fluctuating asymmetry of six species of tropical trees in a conserved site and another fragmented. The species studied were *Spondias purpurea*, *Guazuma ulmifolia*, *Bursera simaruba*, *Cochlospermum vitifolium*, *Astronium graveolens* y *Brosimum alicastrum*, which occur in both conditions (forest conserved and fragmented forest) in a dry tropical forest. For each species, 10 individuals were selected for each condition. The collection of leaves was randomly during the rains start and end for each individual with a total of 30 leaves, of which, 15 leaves were analyzed for patterns of herbivory and 15 for geometric morphometric analysis and fluctuating asymmetry. The independent variables showed significant differences: species ( $F = 264.4$ ,  $df = 5$   $P < 0.0001$ ) and presenting greater herbivory *C.vitifolium* *S.purpurea* and condition ( $F = 29.4$ ,  $df: 1$   $P < 0.0001$ ) being conserved forest which had higher herbivory, except the season ( $F = 2.8$ ,  $df: 1$   $P < 0.0929$ ), which showed no significant difference, this to herbivory. Regarding AF season ( $F = 40.3$ ,  $df: 1$   $P < 0.0001$ ) and species ( $F = 117.4$ ,  $df: 5$   $P < 0.0001$ ) showed significant differences in both the condition ( $F = 0.0030$ ,  $df: 1$   $P < 0.9566$ ) no. In addition, changes were found in leaf morphology between conditions and between seasons. We conclude that habitat fragmentation alters biotic interactions like herbivory and the shape of the leaves, leaf area removal is different in species, individuals, season and herbivory fluctuating asymmetry does not cause but rather the asymmetry is due to a site effect.

Key Words: Herbivory, Fragmentation, Tropical dry forest

## INTRODUCCIÓN GENERAL

En la naturaleza se llevan a cabo una infinidad de procesos en los que intervienen uno o más organismos con el fin de mantener en equilibrio el ecosistema. Dentro de estos complejos procesos ocurren las interacciones bióticas, las cuales consisten en la interacción entre dos o más individuos en un mismo lugar y tiempo (Zamora *et al* 2004). Una de las interacciones más comunes que se lleva a cabo en la naturaleza es la herbivoría, que se define como el consumo de cualquier tejido vegetal por un organismo (Stanley 2010).

La herbivoría se ha definido como un tipo especial de depredación, ya que en algunos casos, los herbívoros son capaces de consumir a la planta completamente aunque en la mayoría de los casos consumen módulos o solo parte de ellas. (Bernays, 2001). Por lo tanto, se asume que la herbivoría tiene efectos negativos sobre las plantas. Sin embargo, algunos estudios reportan beneficios en el desempeño para plantas tolerantes a la herbivoría, realmente los efectos de la herbivoría sobre este desempeño pueden considerarse como un continuo desde negativo a positivo, el efecto puede depender del medio ambiente en el cual la planta crece. El medio ambiente puede modificar la respuesta de la planta a la herbivoría mediado por las condiciones climáticas y la disponibilidad de recursos ya sea almacenados o los adquiridos recientemente (Canto *et al*, Parra-Tabla y García, 2004). Los factores que modulan la dinámica de la interacción planta- herbívoro involucran tres componentes: i) la probabilidad de que la planta entre en contacto con el herbívoro; ii) la probabilidad de que la planta encontrada sea consumida por el herbívoro y iii) el impacto del herbívoro sobre la planta individual (Dirzo, 1984). Los insectos son reconocidos como los agentes más importantes de consumo de follaje en una gran variedad de comunidades vegetales, incluyendo bosques templados y tropicales (Crawley, 1983; Dirzo, 1987; Coley y Barone, 1996).

La herbivoría por diferentes gremios de insectos es una interacción antagónica que a menudo resulta en una reducción significativa en el crecimiento y éxito reproductivo de la planta hospedera, por lo tanto, los herbívoros

potencialmente ejercen fuertes presiones selectivas sobre sus plantas hospederas (Hartley, 2000; Schardl, 1999). Cuando los herbívoros remueven parte del tejido foliar de una planta, reducen el área fotosintética y por consecuencia la capacidad de sintetizar glúcidos, además de generar pérdida en las reservas de nutrientes y carbono almacenadas en las hojas (Mariano, 2005), e incrementar la probabilidad de infección por hongos y otros patógenos (Thresh, 1981). El efecto inmediato es la pérdida de recursos que la planta potencialmente puede asignar a crecimiento y reproducción (Mariano, 2005).

Uno de los ecosistemas en donde se ha evaluado este evento son los bosques tropicales, los cuales presentan una gran cantidad de organismos, entre ellos los insectos que diariamente se alimentan de tejido vegetal, habiendo insectos generalistas o polívoros (i.e. insectos que consumen una gran cantidad de especies vegetales) e insectos especialistas o monófagos, los que se restringen a una especie o género en particular y los insectos oligófagos (i.e. insectos que se alimentan de plantas relacionadas taxonómicamente. Los insectos masticadores del follaje de las plantas se denominan folívoros, y ha sido bien documentado que afectan el crecimiento y éxito reproductivo de la planta hospedera (Dirzo, 1992). Los insectos folívoros son un grupo taxonómico muy diverso, resultando ser consumidores de follaje muy importantes en los bosques tropicales (Coley y Kursar, 2001).

Las plantas a través de millones de años han evolucionado y desarrollado mecanismos que les sirven para contrarrestar el ataque de los herbívoros, mecanismos de defensa física (i.e. tricomas, espinas, dureza de las hojas) defensas químicas (i.e. metabolitos secundarios) y defensas fenológicas que implican el desarrollo tardío y/o producción sincrónica de hojas entre otras para escapar de los herbívoros y evitar ser consumidas. Estas estrategias de defensa han permitido a las plantas tanto, resistir el ataque de herbívoros (e.g. producción de metabolitos secundarios) como tolerar (e.g. aumento de la tasa fotosintética, altas tasas de crecimiento relativo y aumento de ramificación) (Filip *et al.*, 1995; Coley y Barone, 1996).

El consumo de las hojas de las plantas tiene un impacto a nivel de la adecuación individual, productividad, crecimiento, reproducción y dispersión de semillas, por consecuente un decremento en la habilidad competitiva (Coley y Barone 1996). De tal modo, la herbívora y otros factores como la hibridación pueden producir estrés en las plantas que se ve reflejado en la plasticidad fenotípica donde los genotipos producen diferentes fenotipos acorde a las condiciones de estrés (Canché *et al.* 2011). Los cambios en atributos morfológicos pueden ser identificados mediante el uso de herramientas como la morfometría geométrica, mientras que el estrés ambiental puede ser monitoreado utilizando la asimetría fluctuante (AF) que es una medida particular de la estabilidad durante el desarrollo de algún atributo fenotípico en rasgos bilaterales o radialmente simétricos óptimos (Møller y Shykoff 1999; Cuevas-Reyes *et al.* 2012). La inestabilidad del desarrollo de los organismos es resultado de cambios genéticos o por factores de estrés por el medio ambiente, que alteran las vías del desarrollo normal de los diferentes caracteres continuos, produciendo un desarrollo inestable que comúnmente se mide como la asimetría fluctuante (AF) en las características fenotípicas (Van Valen, 1962; Palmery y Strobeck, 1986, Leamy y Klingenberg 2005; Canché *et al.* 2011; Cuevas-Reyes *et al.* 2011). La AF es la varianza en las diferencias entre el lado izquierdo y derecho en organismos simétricamente bilaterales y nos proporcionan una medida de la capacidad de un individuo para amortiguar el estrés interno (genético) y el externo (ambiental) durante su ontogenia (Van Valen, 1962; Palmer 1996).

La asimetría fluctuante además de ser utilizada como un indicador de estrés en las plantas, algunos estudios sugieren una correlación entre variación de la AF y el incremento de insectos herbívoros, lo cual podría ser utilizado como indicador de la susceptibilidad de las plantas hacia la herbivoría (Moller 1995; Wiggins 1997; Zvereva *et al.*, 1997; Cuevas-Reyes *et al.* 2011). En base a lo anterior podemos inferir que plantas con mayores niveles de asimetría foliar serán más atractivas para los herbívoros que el promedio de plantas con menores niveles de AF (Sakai y Shimamoto 1965; Lempa *et al.* 2000); lo cual puede estar asociado a los cambios en la calidad nutricional y en el metabolismo secundario de las plantas

sugiriendo una potencial explicación al incremento de herbívoros o herbivoría en plantas u hojas con mayores niveles de AF (Sakai y Shimamoto 1965; Lempa *et al.* 2000; Telhado *et al.* 2010).

En los últimos años, se ha podido determinar en diferentes partes del ecosistema, el efecto de las diversas actividades humanas (e.g. urbanización y explotación de recursos naturales, fragmentación de bosque) sobre diferentes aspectos ecológicos de los bosques tropicales secos (Quesada *et al.* 2003 y Herrerías-Diego *et al.* 2008). En muchos casos, estas actividades han tenido como consecuencia la pérdida de hábitats para muchas especies vegetales y animales, la alteración de la hidrografía, la erosión de suelos, cambios climáticos, contaminación de cuerpos de agua y suelos, (Roth *et al.* 1994); en donde por supuesto las interacciones bióticas, en especial la herbivoría no han estado exentas de estos daños, debido a las intensas presiones a las que se han visto sometidas (Coley 1998).

En México, como resultado de las actividades antropogénicas como la deforestación, el turismo, la agricultura y la ganadería, en la última década los bosques tropicales secos han sido altamente degradados y fragmentados. De la cobertura original de los bosques tropicales secos, solo el 27% permanece intacta, con tasas anuales de deforestación de hasta 1.4% resultando en una alta fragmentación a lo largo de todo el país (Flores y Geréz, 1994; Trejo y Dirzo, 2002). De esta manera, los estados de sucesión secundaria son probablemente el estado más frecuente de los bosques tropicales secos en las siguientes décadas.

Los bosques tropicales secos tienen una peculiar característica que es una estacionalidad, la cual involucra una distribución desigual de la precipitación a lo largo del año diferenciando las temporadas de lluvias y secas (Murphy y Lugo 1986). Esta estacionalidad ocasiona variaciones en la disponibilidad de recursos necesarios para el crecimiento de las plantas y sus herbívoros, lo cual impone en la mayoría de las especies de plantas un ritmo estacional en la producción de hojas, esto permite que el recurso para los insectos herbívoros se restrinja a un periodo del año (Opler *et al.* 1976). Debido a esto, la herbivoría representa un

---

factor importante en la estructuración de las comunidades de plantas en este tipo de ecosistemas (Reich y Borchert 1978). Los patrones generales de herbivoría indican tasas de herbivoría del 14.2 % para bosques tropicales secos y del 11.1% para bosques tropicales húmedos (Coley y Barone, 1996). Sin embargo, poco se ha explorado en la literatura ecológica sobre los patrones espacio-temporales de herbivoría bajo condiciones de fragmentación del bosque y su relación con la asimetría fluctuante y morfología foliar.

## **OBJETIVOS**

### **OBJETIVO GENERAL**

Determinar el efecto de la fragmentación de bosque sobre los patrones de herbivoría por insectos folívoros y su relación con la morfología foliar y asimetría fluctuante en un bosque tropical seco.

### **OBJETIVOS PARTICULARES**

1. Determinar los patrones espaciales y temporales de herbivoría por insectos folívoros en un bosque conservado y un fragmento de bosque.
2. Determinar la variación en la morfología foliar de las especies de plantas en el bosque conservado y fragmentado y los patrones de asimetría fluctuante.
3. Determinar la relación entre la morfología foliar, asimetría fluctuante y herbivoría en el bosque conservado y fragmentado a lo largo del tiempo.

## **HIPÓTESIS**

Los niveles de herbivoría son mayores en los árboles del bosque conservado en inicio de lluvias debido a que se espera mayor diversidad de insectos folívoros en esta temporada junto con la sincronización del brote de las hojas en los árboles tropicales.

Las hojas tienen variaciones en su morfología en cuanto a la forma y distancias de un carácter bilateral debido al estrés, así se espera que las hojas sean más asimétricas y deformes en ambientes fragmentados.

Las presiones de selección de herbivoría generan estrés en los árboles tropicales y modifican la asimetría fluctuante y la forma de las hojas en las diferentes condiciones, temporadas y especies.

### Área de estudio.

El estudio se realizó en dos parcelas de bosque tropical seco, la Bonetera (sitio conservado) con coordenadas  $18^{\circ} 05' N$  y  $102^{\circ} 25' W$  y el Habilidad (sitio fragmentado)  $18^{\circ} 09' N$  y  $102^{\circ} 18' W$ , Municipio de Lázaro Cárdenas, Michoacán, que se encuentra ubicada en la Costa del Pacífico Mexicano en Michoacán (Figura 1). La selección de los sitios fue en base a las características del lugar. El relieve del lugar es accidentado y complejo, con presencia de barrancas y lomeríos, con variación altitudinal entre 100 y 500 msnm entre ambos sitios.

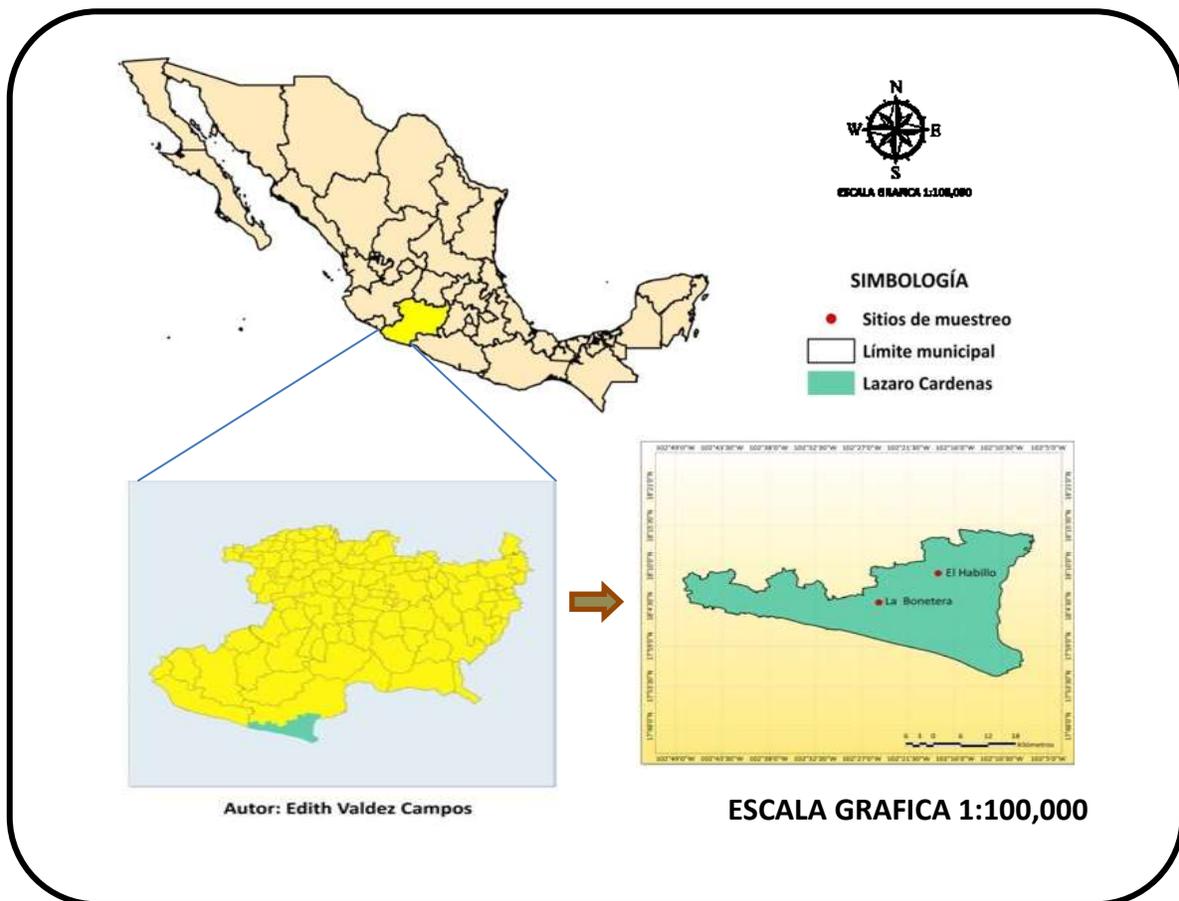


Figura 1. Localización del área de estudio y sitios de colecta. Ranchos la bonetera (conservado) y el Habilidad (fragmentado), municipio de Lázaro Cárdenas Michoacán, México.

### La Bonetera (Conservado)

El área se ubica en las coordenadas 18° 05' y 102° 25' W en una superficie estimada de 700 ha. La selva mediana es el tipo de vegetación que cubre de manera predominante la zona de estudio, donde el estrato arbóreo, está bien definido con alturas entre 15 y 25 m. Entre las especies de árboles dominantes destacan: *Brosimum alicastrum*, *Astronium graveolens*, *Bursera simaruba*, *Andira inermis*, *Ceiba pentandra*, *Sideroxylon capiri*, *Thouinidium decandrum*, *Celtis monoica*, *Dalbergia granadillo*, *Swietenia humilis*, *Tabebuia donnell-smithii*, *Vitex hemsleyi*, *Psidium sartorianum*. El relieve del lugar es accidentado y complejo, con presencia de barrancas y lomeríos, con variación altitudinal entre 100 y 430 msnm.

### El Habillo (Fragmentado)

El Habillo es un sitio fragmentado que se encuentra localizado en las coordenadas 18° 09' N y 102° 18' W. La vegetación que predomina en la región es la selva mediana, el cual se distribuye de manera general en las laderas y lomeríos, principalmente sobre las cañadas y áreas cercanas a los ríos. El relieve presenta cerros elevados y pocas cañadas, el rango altitudinal varía de 160 a 500 m.

Esta localidad, presenta condiciones desfavorables, en cuestión del paisaje, debido a que es un área dedicada a las actividades agropecuarias de la región. En el sitio ocurren de manera cotidiana, actividades como extracción de plantas leñosas y cacería para autoconsumo y esto conlleva a que el sitio presente una gran fragmentación, debido a que existen zonas que son desmontadas para la inducción de pastizales, no sólo se limita a las partes planas o con poca pendiente, sino también se ubican sobre pendientes muy inclinadas. Desde hace 15 años ocurrió el desmonte extensivo y actualmente se siguen realizando cortes para la rotación de potreros. Sin embargo, todavía es posible encontrar áreas que mantienen vegetación primaria, especialmente en torno a pequeños arroyos y cañadas. (Téllez–García, 2008).

## Especies de estudio

### *Astronium graveolens* Jacq (Anacardiaceae)

Es un árbol heliofito, caducifolio al inicio de la estación seca, de larga vida. Crece en buena forma en bosques primarios y secundarios, es una especie dioica y la dispersión del polen de esta especie se lleva a cabo por insectos (Jiménez, 1986). Florece y fructifica de febrero a junio, cada flor individual es pequeña, de unos 2 cm de diámetro, con 5 pétalos amarillentos iguales que forman una especie de hélice perfecta. Las semillas son dispersadas por el viento y los animales. Las hojas de esta especie son muy llamativas y fáciles de reconocer ya que presentan un olor agradable similar al fruto de mango en estado verde, tiene hojas compuestas y alternas. Puede llegar a medir hasta 35 m de altura y de DAP hasta 1 m, con el tronco derecho, ramas ascendentes, copa redondeada y densa. Posee gran adaptabilidad tanto en selvas tropicales secas como húmedas.

Esta especie se distribuye desde México hasta Brasil, Bolivia y Paraguay. En México se encuentra sobre la vertiente del Golfo, hasta la península de Yucatán y sobre la vertiente del Pacífico, desde Nayarit hasta Chiapas (Jiménez, 1986).

*A. graveolens*, es una de las maderas más finas de América posee muchos usos como: la fabricación de pisos, objetos torneados, mangos para herramientas y artículos deportivos. Este uso y otros procesos han llevado a la disminución de sus poblaciones en condiciones naturales, por lo que actualmente se encuentra enlistada como amenazada en la NOM-059-SEMANART-2010. (Figura 2)

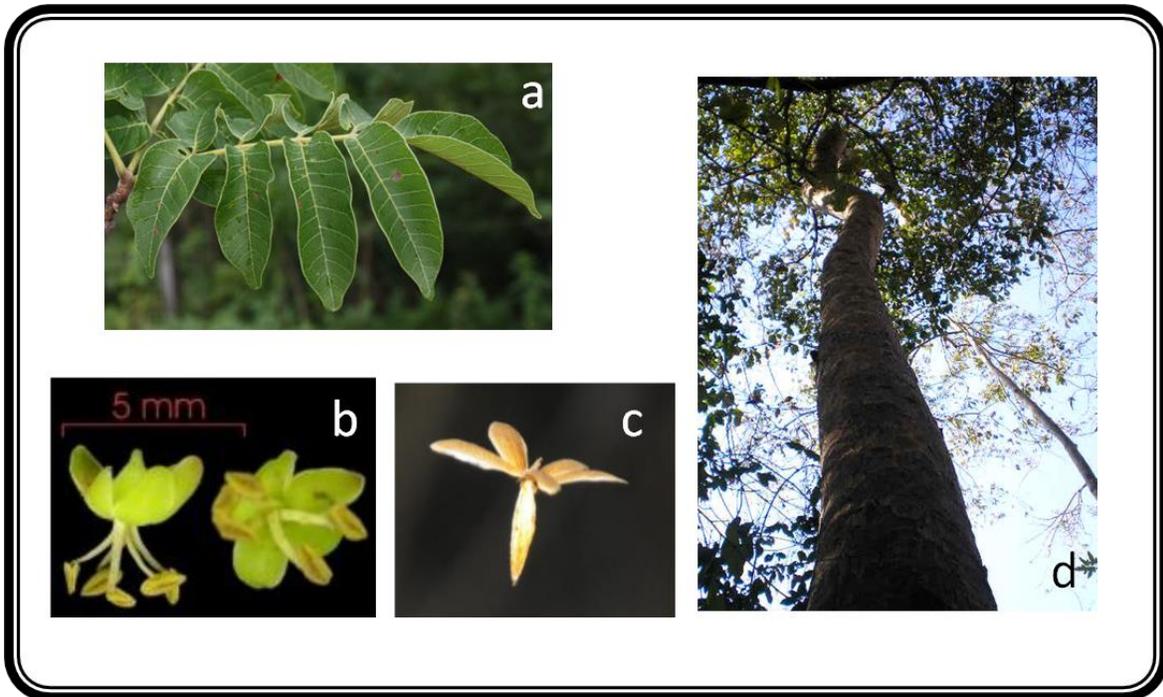


Figura 2. a) Hojas, b) flores, c) fruto y d) individuo adulto de *A. graveolens*. (a,b) Smithsonian Tropical Research Institute; c, d) Balvino-Olvera J.; e) Cristóbal-Pérez E.)

### *Brosimum alicastrum* Sw (Moraceae)

Es una especie sub-caducifolia de sotobosque, de lento crecimiento, y de larga vida, crece normalmente de 20-25 m de altura y 50-90 cm de DAP, pero puede alcanzar hasta 35-40 m y hasta 150 cm de DAP. El tronco es recto, las ramas son ascendentes, formando una copa redondeada o piramidal. La corteza es áspera, gris negruzca y frecuentemente con escamas grandes y cuadradas. La corteza interna exuda una sabia o látex pegajoso y rosado en contacto con el aire, lo cual es una de las características distintivas de este árbol. Las hojas son simples, alternas, de 5-17 cm de longitud, con la punta aguda y el borde entero. Tienen un peciolo grueso con estípulas puntiagudas

Es una especie monoica. Las flores se producen en inflorescencias verdosas de 1 cm de diámetro. El fruto se produce en solitario o en racimos de color verde-amarillento y anaranjado-rojizo cuando maduran, cubiertos por numerosas escamas blancas diminutas, y contienen una semilla de color café de 1 cm de diámetro. La madera es densa de color amarillo a castaño, es muy elástica y tiene buenas propiedades físicas. Se distribuye desde el sur de México hasta Colombia, Perú y Venezuela y en las Islas del Caribe. En México se encuentra desde la vertiente del Golfo de México, que va desde Tamaulipas a Yucatán. También se halla en la región del Caribe, en Quintana Roo y en el Pacífico, desde Sinaloa hasta Chiapas. (Pardo-Tejeda *et al* 1977). (Figura 3).

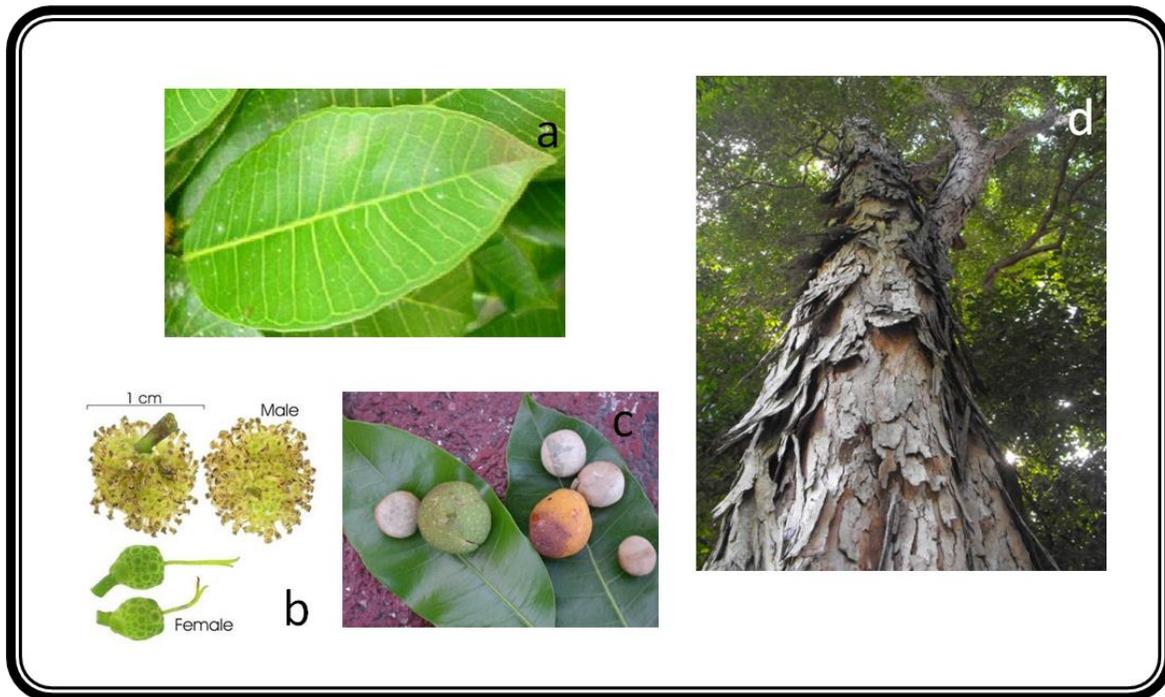


Figura 3. a) Hojas, b) flores, c) frutos y d) individuo adulto de *B.alicastrum*.(a,b,c y d) Smithsonian Tropical Research Institute.

*Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Burseraceae)

Es un árbol pequeño a mediano, de hasta 25 m de altura y de 10 a 100 cm de diámetro, con tronco cilíndrico ramificado de baja a mediana altura y copa irregular y dispersa. Las hojas son en arreglo espiralado, pinnadas con 7 a 11 folíolos, cada folíolo es ovalado ancho, de 4 a 10 cm de longitud y 2 a 5 cm de ancho. Su tronco y ramas tienen un notable color cobrizo cuando llegan a ser adultos, lo que explica su nombre por su parecido con el color de la piel de los indígenas. Tiene una corteza interna verde y brillante, con cloroplastos que ayudan en la fotosíntesis durante la estación seca. Es de crecimiento largo y también de vida larga. Hojas de hasta 5mm de largo, agudas u obtusas, desnudas, pardo morenas, glabras. Estipulas ausentes. Hojas dispuestas en espiral, imparipinnadas, de 15 a 30 cm incluyendo el peciolo, más grande en arboles jóvenes; compuestas por 7 a 13 folíolos opuestos, ovado-lanceolados u oblongos, con el margen entero. Especie monoica o dioica. Panículas masculinas producidas lateralmente en brotes nuevos, de hasta 18 cm de largo, glabras o densamente pubescentes; pedicelos de 3 a 5mm de largo; flores ligeramente fragantes, actinomorfas, de 6 a 7 mm de diámetro; cáliz verdoso.

Capsula trivalvada con sólo el exocarpo dehiscente, de 10 a 15mm de largo en infrutescencias de hasta 15cm de largo, globosa u ovoide, triangular, moreno rojiza. Los frutos contienen mesocarpo y endocarpo indehiscente, el hueso triangular, de 8mm de largo, rojo y duro. Maduran de mayo a noviembre. Esta especie presenta variaciones morfológicas en su área de distribución; se encuentra desde Tamaulipas, San Luis Potosí, hasta Yucatán y Quintana Roo en la vertiente del golfo y desde Sin. Hasta Chis. En el pacífico. Es muy abundante como elemento primario o secundario en las selvas altas y medianas perennifolias, subperennifolias y subcaducifolias y llega a ser una de las dominantes en selvas bajas o medianas caducifolias en San Luis Potosí y Tamaulipas. La amplitud de condiciones ecológicas en las que se encuentra es muy grande. (Figura 4)

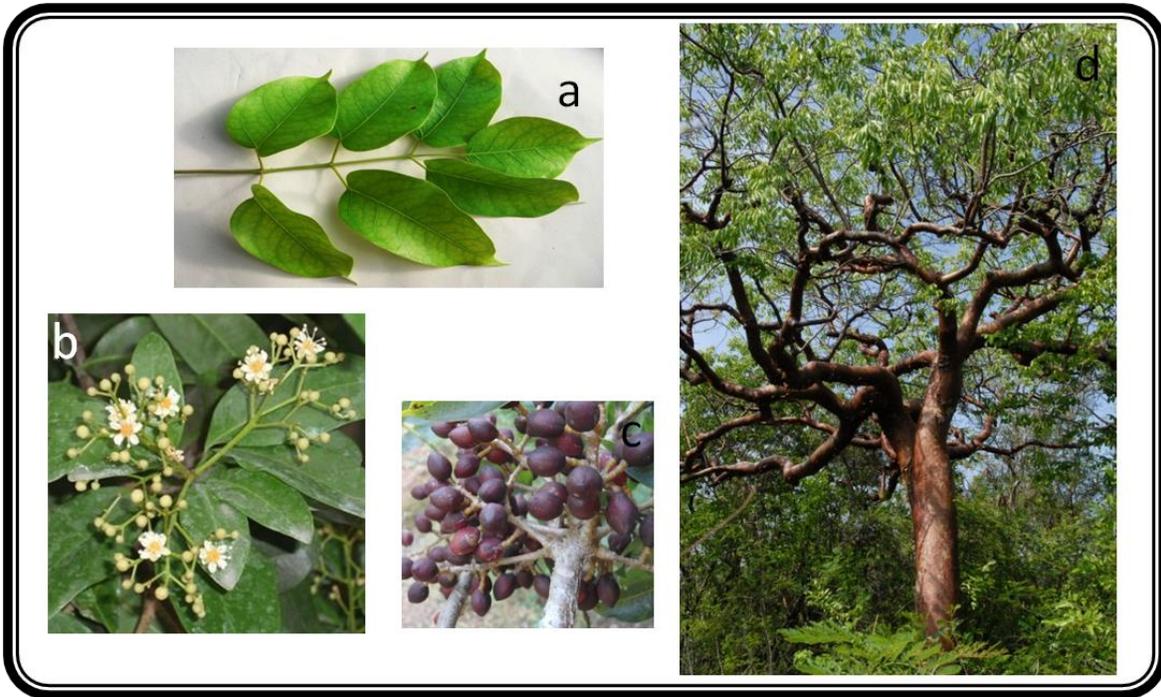


Figura 4. a) Hoja, b) flores, c) frutos, d) individuo adulto de *B. simaruba*.(a, b y d) Smithsonian Tropical Research Institute; c) Pérez-Solache A.

*Cochlospermum vitifolium* (Willd).Spreng.(Cochlospermaceae)

Árbol de hasta 15 m y d.a.p de hasta 70cm, tronco derecho, ramas ascendentes, copa redondeada y abierta.

Ramas gruesas, con grandes cicatrices de hojas caídas, pardas a moreno-rojizas, brillantes, glabras, con lenticelas alargadas y pálidas.

Hojas de 5 a 10mm de largo, cubierta por varias estipulas, agudas, pubescentes, morenas. Hojas dispuestas en espiral, palmado-partidas, de 15 a 30cm de largo incluyendo el peciolo, nervación amarilla, prominente en el envés, peciolos de 8 a 17cm de largo, glabros; las hojas tienen olor dulce cuando se estrujan. Los arboles de esta especie pierden sus hojas cuando florecen, desde noviembre junio o julio.

Flores en panículas terminales de hasta 15cm de largo, flores de 8 a 10 cm de diámetro, actinomorfas; sépalos verde amarillentos, 5, dos exteriores pequeños, elípticos, agudos u obtusos, y tres interiores más grandes, de hasta 2 cm de largo, anchamente ovados, obtusos, todos pubescentes en la superficie exterior; pétalos amarillos con líneas y manchas rojizas, 5, de 5cm de largo, obovados, ápice obtuso o truncado, glabros; estambres numerosos, de 1.5 a 2.5cm de largo, filamentosos rojizos en la base, amarillentos en el ápice, con las anteras amarillas recurvadas y alargadas. Frutos en capsulas de 7 a 10cm de largo 5-valvadas, globosas u ovoides, aplanadas en el ápice, con en el cáliz persistente, verde rojizas a moreno rojizas, pubescentes, con numerosos nervios estriados, péndulas, al abrir la capsula se encuentran 5 pares elípticas membranosas entre las valvas; semillas numerosas reniformes, negras, de 7 a 10mm de largo, cubiertas por numerosos pelos sedosos.

Especie distribuida en la vertiente del golfo desde el sur de Tamaulipas, San Luis Potosí y norte de Puebla. Hasta la península de Yucatán; en la vertiente del pacifico desde Sonora y Sinaloa. Hasta Chiapas, incluyendo la cuenca del rio balsas (Figura 5).

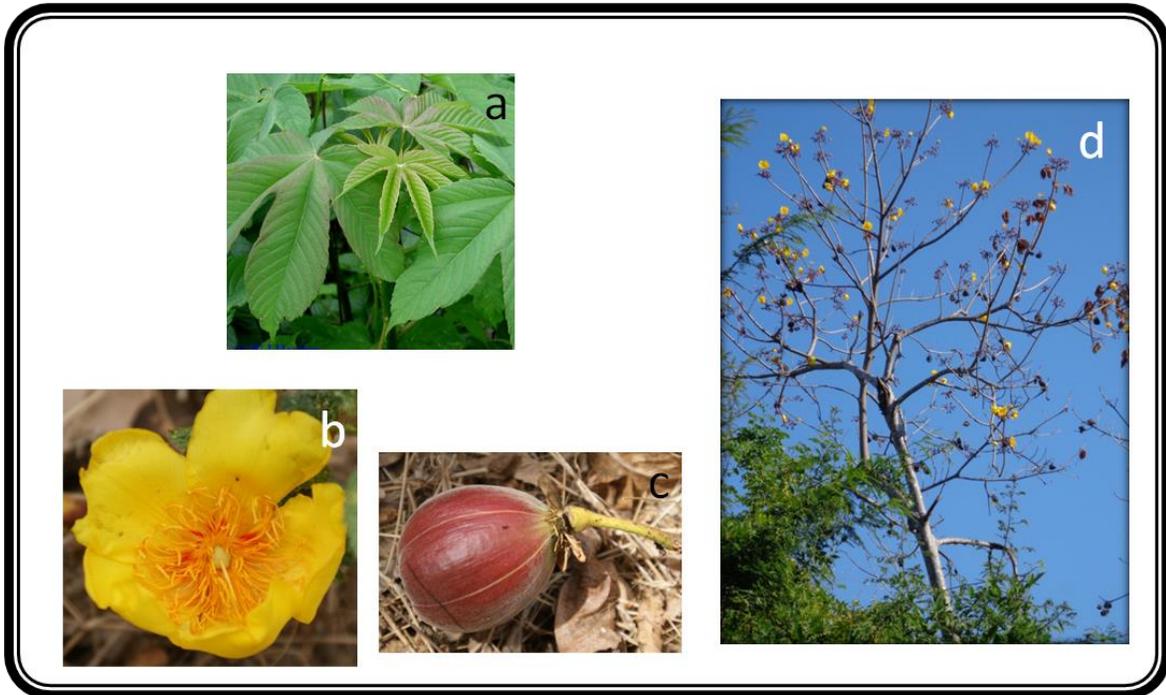


Figura 5. a) Hoja, b) flor, c) fruto, d) individuo adulto de *C. vitifolium*.(a)

Smithsonian Tropical Research Institute; b,c) Pérez-Solache A.; d) Paramo-Ortiz E.)

*Guazuma ulmifolia* Lam. (Sterculiaceae)

Árbol de hasta 25m y d.a.p. de hasta 70 cm. Hojas irregulares de hasta 5mm de largo, rodeadas por varias estipulas agudas, más cortas que las yemas, pardas. Hojas alternas, simples; laminadas, ovadas, con el margen aserrado, ápice agudo o acuminado. Flores en panículas de 2 a 5cm de largo, estrellado-pubescente; pedicelos de 2 a 4mm de largo; flores con olor dulce, actinomorfas, sépalos verdosos, de 2 a 3mm de largo o desiguales, elípticos, reflejos, densamente estrellado-pubescentes en la superficie externa; pétalos de color crema de 3 a 4mm de largo, anchamente elípticos. Florece casi todo el año, especialmente de abril a octubre. Frutos capsula de 3 a 4cm de largo, en infrutescencias de hasta 10cm, ovoide, 5-valvada, que se abre tardíamente, con numerosas protuberancias cónicas en la superficie, moreno oscura a negra cuando está totalmente madura,

de olor y sabor dulce; contiene numerosas semillas de 2 a 2.5mm de largo, redondeadas, pardas; maduran casi todo el año, especialmente de septiembre a abril y permanecen durante largo tiempo en el árbol. Especie muy abundante en la vegetación secundaria, especialmente en zonas con la temporada seca bien marcada o en zonas con vegetación sabanoide, o potreros de casi toda el área cálido-húmeda (Figura 6).



Figura 6. a) Hoja, b) flor, c) fruto, d) individuo adulto de *G. ulmifolia*. (a,b,c y d) Smithsonian Tropical Research Institute.

*Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae)

Árbol caducifolio en época de secas de hasta 12cm de alto y d.a.p de hasta 80 cm, ramificado desde cerca de la base, con las ramas gruesas, oblicuas y una copa bien desarrollada y más amplia que alta.

Yemas desnudas, de 1 a 2mm de largo, agudas, glabras. Estipulas ausente. Hojas dispuestas en espiral, imparipinnadas, de 10 a 20 cm de largo incluyendo el

pecíolo, compuestas de 9 a 19 folíolos opuestos o alternos. Especie monoica. Flores en panículas cortas de 1 a 2.5 de largo en las axilas de hojas caídas, glabras; pedicelos de 2 a 3mm de largo; flores actinomorfas, de 6 a 7mm de diámetro; sépalos rosadas, 5, de 1 mm de largo, ovados, con escasa pubescencia en la superficie exterior; pétalos rojos o rosados.

Los frutos son en forma de infrutescencia erectas de hasta 3cm de largo, drupas ovoides de 2.5x 1.5cm, moreno rojizo brillantes, con fuerte sabor agridulce; endocarpo fibroso contiene una o más semillas aplanadas. Especie componente del estrato dominante de la selva baja caducifolia en una gran variedad de suelos, desde la costa de Sonora hasta Chiapas y la cuenca del Balsas, en la vertiente del pacífico, en la depresión central de Chiapas y en el Norte de Yucatán y Quintana Roo. Frutos comestibles, consecuentemente cultivado o protegido en muchas partes del área tropical. Suele desarrollarse perfectamente en suelos pobres (Figura 7).

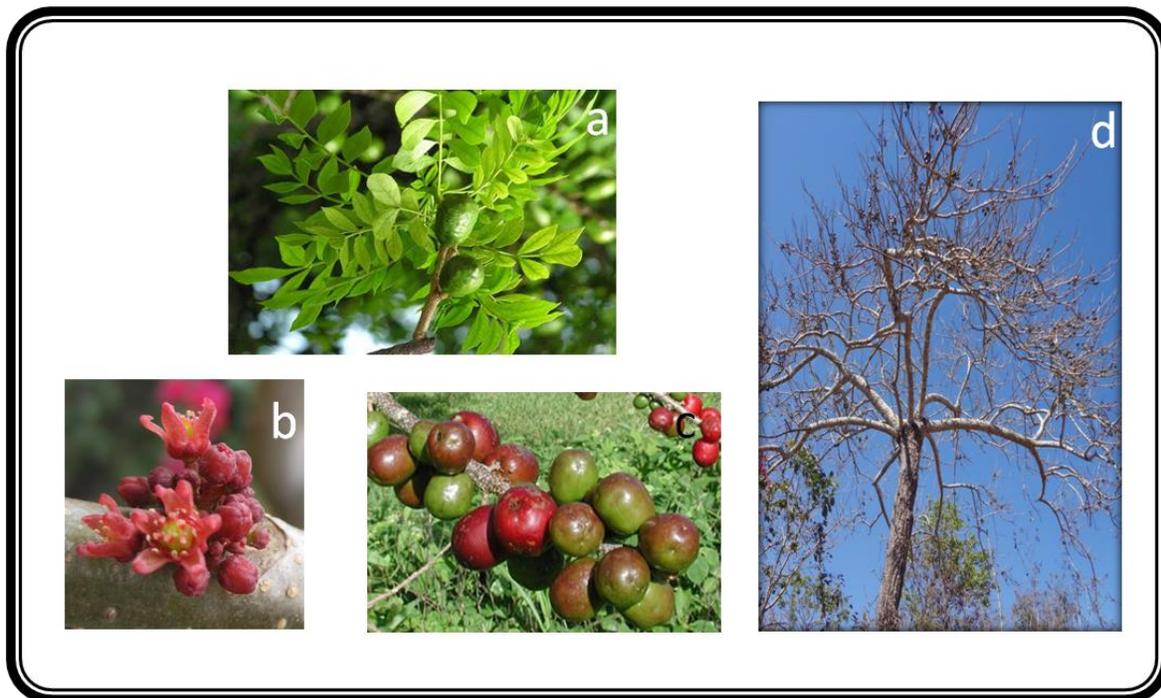


Figura 7. a) Hoja, b) flores, c) frutos, d) individuo adulto de *S. purpurea*.(a,b); Smithsonian Tropical Research Institute.; c) Ian Maguire; d) Paramo-Ortiz E.

## CAPITULO 1. EFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN DE BOSQUE SOBRE LOS PATRONES ESPACIO-TEMPORALES DE HERBIVORÍA EN ESPECIES DE BOSQUE TROPICAL SECO

### RESUMEN

En los últimos años la fragmentación de bosque ha sido el resultado de las actividades antropogénicas, provocando una infinidad de modificaciones perjudiciales en procesos ecológicos como las interacciones bióticas, caso puntual la herbivoría. Por lo cual, el presente trabajo tiene como objetivo evaluar los patrones de herbivoría de seis especies de árboles tropicales en un sitio conservado y fragmentado (*Spondias purpurea*, *Guazuma ulmifolia*, *Bursera simaruba*, *Cochlospermum vitifolium*, *Astronium graveolens* y *Brosimum alicastrum*). Para cada especie se eligieron 10 individuos en cada condición de bosque. La colecta de hojas fue al azar al inicio y final de la temporada de lluvias. Las variables independientes mostraron diferencias significativas: especie ( $F=264.4$ ; g.l:5  $P<0.0001$ ) presentando mayor herbivoría *C.vitifolium* y *S.purpurea* y condición ( $F=29.4$ ; g.l:1  $P<0.0001$ ) siendo el bosque conservado el que presento mayor herbivoría, excepto la temporada ( $F=2.8$ ; g.l:1  $P<0.0929$ ) la cual no presento diferencias significativas. Se concluye que la fragmentación del hábitat altera las interacciones bióticas caso puntual la herbivoría, la remoción del área foliar es diferente en las especies, individuos y temporadas.

**ABSTRACT**

In recent years, forest fragmentation is the result of anthropogenic activities, causing a myriad of detrimental changes in ecological processes and biotic interactions, like herbivory. Whereby, this paper aims to assess herbivory patterns of six species of tropical trees on a site conserved and fragmented (*Spondias purpurea*, *Guazuma ulmifolia*, *Bursera simaruba*, *Cochlospermum vitifolium*, *Astronium graveolens* y *Brosimum alicastrum*). For each species, 10 individuals were selected in each forest condition. The collection of leaves was randomly at the beginning and end of the rainy season. The independent variables showed significant differences: species ( $F=264.4$ ; g.l:5  $P<0.0001$ ) presenting greater herbivory *C.vitifolium* and *S.purpurea* and condition ( $F=29.4$ ; g.l:1  $P<0.0001$ ) being conserved forest which had higher herbivory, except the season ( $F=2.8$ ; g.l:1  $P<0.0929$ ) which showed no significant difference. We conclude that habitat fragmentation alters biotic interactions like herbivory. removal of leaf area in different species, individuals and seasons.

## INTRODUCCIÓN

En la naturaleza se llevan a cabo una infinidad de procesos en los que intervienen uno o más organismos con el fin de mantener en equilibrio el ecosistema, dentro de estos complejos procesos se llevan a cabo las llamadas interacciones bióticas, la cual consiste en la interacción entre dos individuos en un mismo lugar y tiempo. Una de las interacciones más común que se lleva a cabo en la naturaleza es la herbivoría, que se define como el consumo de cualquier tejido vegetal por un organismo (Coley y Barone 1996).

Algunos de los ecosistemas en donde se ha evaluado la herbivoría son los bosques tropicales secos, los cuales presentan miles de organismos, entre ellos los insectos que diariamente se alimentan de tejido vegetal, habiendo insectos generalistas o polívoros (insectos que consumen una gran cantidad de especies vegetales) e insectos especialistas o monóvoros, los que se restringen a una especie en particular y oligóvoros (insectos que se alimentan de plantas relacionadas taxonómicamente como: familia), consumiendo los insectos vorazmente el tejido de las plantas regularmente en mayor cantidad las hojas, esto para satisfacer sus necesidades nutricionales (Aide 1992, Cuevas Reyes 2004, Coley y Barone 1996).

Además, los bosques tropicales secos tienen una peculiar característica que es la estacionalidad, la cual involucra una distribución desigual de la precipitación a lo largo del año, diferenciando las temporadas de lluvias y secas (Murphy y Lugo 1986). Esta estacionalidad ocasiona variaciones en la disponibilidad de recursos necesarios para el crecimiento de las plantas y sus herbívoros lo cual impone en la mayoría de las especies de plantas un ritmo estacional en la producción de hojas, esto permite que el recurso para los insectos herbívoros se restrinja a un periodo del año (Opler *et al.* 1976). Debido a esto, la herbivoría es un factor importante en la estructuración de las comunidades de plantas en este tipo de ecosistemas (Reich y Borchert 1978). Se estima que en los bosques tropicales se da un consumo de área foliar por parte de los herbívoros del 10%, esta reducción del área foliar fotosintética se ha reportado en ocasiones

como negativa en el desempeño de las plantas (Huntly 1991, Stone y Bacon 1995). Las plantas que son inmóviles y por consecuencias incapaces de defenderse, aparentemente creeríamos que están destinadas a limitar su desarrollo y morir (Berembaum, 2001). Pero no es así. Las plantas a través de millones de años han evolucionado y desarrollado mecanismos que les sirven para contrarrestar el ataque de los herbívoros, mecanismos como: defensas morfológicas (tricomos y espinas), hojas duras, defensas químicas (metabolitos secundarios), verdecer tardío y producción sincrónica de hojas entre otras, llamadas de resistencia contra herbívoros, y de tolerancia como aumento de la fotosíntesis neta luego del daño, altas tasas de crecimiento relativo y aumento de ramificación, esto para escapar de los herbívoros y evitar ser consumidas (Coley 1998).

En los últimos años, se ha podido ver de manera repetitiva en diferentes partes del planeta, como las diversas actividades humanas relacionadas con la urbanización y explotación de recursos naturales han ocasionado, en diverso grado, un impacto en los bosques tropicales secos, propiciando la fragmentación del hábitat. En muchos casos, estas actividades han tenido como consecuencia: pérdida de hábitats para muchas especies vegetales y animales, alteración de la hidrografía, erosión de suelos, cambios climáticos, contaminación de cuerpos de agua y suelos, (Roth *et al.* 1994); en donde las interacciones bióticas, en especial la herbivoría no han estado exentas de estos daños, debido a las intensas presiones a las que se han visto sometidas (Saldarriaga *et al.*, 1988). Las respuestas a la fragmentación son muy variables; algunas especies de plantas son favorecidas y otras perjudicadas dependiendo de su historia de vida (Didham, 1997). En un estudio en *Astronium graveolens* realizado por Sánchez (2008) muestra que la fragmentación del bosque tropical seco puede alterar los niveles de herbivoría de las plantas y que puede ser esta una interacción biótica importante en la regulación poblacional, lo cual es necesario un conocimiento más claro sobre este tipo de interacciones para entender la dinámica de las plantas en sitios fragmentados, sobre todo para entender la historia natural de estas interacciones que habitan en selvas fragmentadas y su importancia en el funcionamiento

ecosistémico. Esto puede representar una desventaja en sistemas donde la competencia es importante y por lo tanto podría determinar una reducción en la adecuación biológica (Baskin y Baskin 1998, Vaughton y Ramsey 1998, Silvertown y Charlesworth 2001).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Sitio de estudio

El estudio se realizó en el municipio de Lázaro Cárdenas, Michoacán, en dos ranchos privados con diferente grado de conservación, la Bonetera (sitio conservado) y el Habillo (sitio fragmentado). Ambos ranchos presentan bosque tropical seco, caracterizado por una época lluviosa que comprende mediados de junio y finales de octubre, y una época seca que comienza en noviembre y finaliza a principios de junio. En el municipio predomina el clima Cálido subhúmedo con lluvias en verano con una precipitación anual promedio de 800 a 1300 mm y un rango de temperatura de 22 a 28 °C (INEGI 2009).

### Especies de estudio

*Astronium graveolens* (Anacardiaceae) Árbol dioico de hasta 25 m de altura, forma parte del estrato medio y superior del bosque tropical seco, su distribución va de México, hasta Brasil, Paraguay y Bolivia, tiran sus hojas al florecer en la época seca, de marzo a mayo, los frutos se encuentran en infrutescencias de hasta 15 cm, maduran de abril a junio, son dispersadas por viento (Sarukhán y Pennington 2005). En la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 se encuentra "Amenazado" (D.O.F. 2010), siendo las principales causas los efectos negativos de la fragmentación del hábitat de esta especie.

*Spondias purpurea* (Anacardiaceae) Árbol dioico de hasta 12 m de altura, forma parte del componente del estrato dominante del bosque tropical seco en una gran

variedad de suelos (Sarukhán y Pennington 2005). Los frutos son en forma de infrutescencia erectas de hasta 3cm de largo, drupas ovoides, comestibles, consecuentemente cultivados o protegidos en muchas partes del área tropical. Suele desarrollarse perfectamente en suelos pobres. Su distribución va de México hasta Brasil y Perú (Vázquez-Yanes 1999). Los arboles tiran las hojas entre noviembre y diciembre, florece de diciembre a marzo con flores en panículas cortas, los frutos maduran a finales de la época seca.

*Bursera simaruba* (Burseraceae) Árbol dioico de hasta 35 m de altura, abundante en los bosques tropicales secos de México (Sarukhán y Pennington 2005). Su distribución va de la Florida central hasta las Bahamas y las Antillas y desde el sur de México hasta Colombia, Venezuela y la Guayana (Vázquez-Yanes 1999). Tiran las hojas y florecen en la época seca, los frutos triangulares de color rojizo están en infrutescencias durante varios meses, madurando a finales de la época seca, de mayo a noviembre (Sarukhán y Pennington 2005). Tiene una corteza interna verde y brillante, con cloroplastos que ayudan en la fotosíntesis durante la estación seca. Es de crecimiento largo y también de vida larga. Especie muy usada como cerca viva en varias zonas tropicales de México (Sarukhán y Pennington 2005).

*Cochlospermum vitifolium* (Cochlospermaceae): Árbol de hasta 15 m y d.a.p de hasta 70cm. Hojas de 5 a 10mm de largo. Los arboles de esta especie pierden sus hojas cuando florecen, desde noviembre junio o julio. Frutos en capsulas. Especie distribuida en la vertiente del golfo desde el sur de Tamaulipas, San Luis Potosí y norte de Puebla. Hasta la península de Yucatán; en la vertiente del pacifico desde Sonora y Sinaloa. Hasta Chiapas., incluyendo la cuenca del rio balsas.

*Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae): Árbol de hasta 25m y d.a.p. de hasta 70 cm. Hojas alternas, simples; laminadas, ovadas, con el margen aserrado, ápice agudo o acuminado. En flores en panículas de 2 a 5cm de largo. Florece casi todo el año, especialmente de abril a octubre. Frutos capsula de 3 a 4cm de largo, en

infrutescencias de hasta 10cm, maduran casi todo el año, especialmente de septiembre a abril y permanecen durante largo tiempo en el árbol. Especie muy abundante en la vegetación secundaria, especialmente en zonas con la temporada seca bien marcada o en zonas con vegetación sabanoide, o potreros de casi toda el área cálido-húmeda.

*Brosimum alicastrum* (Moraceae): Es una especie sub-caducifolia de sotobosque, monoica, de lento crecimiento, y de larga vida, crece normalmente de 20-25 m de altura y 50-90 cm de DAP. La corteza es áspera, gris negruzca y frecuentemente con escamas grandes y cuadradas. La corteza interna exuda una savia o látex pegajoso y rosado en contacto con el aire. Las hojas son simples. Las flores se producen en inflorescencias verdosas de 1 cm de diámetro. El fruto se produce en solitario o en racimos. Se distribuye desde el sur de México hasta Colombia, Perú y Venezuela y en las Islas del Caribe. En México se encuentra desde la vertiente del Golfo de México, que va desde Tamaulipas a Yucatán. (Pardo-Tejeda, *et al.* 1977).

Muestreo de individuos.

Se seleccionaron 10 individuos adultos de cada una de las especies de estudio (*Guazuma ulmifolia*, *Spondias purpurea*, *Brosimum alicastrum*, *Astronium graveolens*, *Bursera simaruba* y *Cochlospermum victifolium*) en cada tipo de condición de bosque (conservado vs fragmentado) al inicio y al final de la temporada de lluvias (60 individuos por condición por temporada).

En cada individuo, se colectaron 15 hojas al azar para determinar los patrones de herbivoría. Para cada uno de los sitios (conservado y fragmentado) seleccionados se realizaran dos colectas de hojas, una en la temporada de lluvias (Agosto) y otra en la temporada de final lluvias (Noviembre) (Figura 1).

Julio-Noviembre

Noviembre-Junio

Lluvias

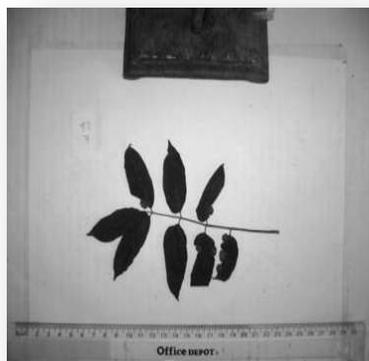
Secas



Figura 1. Diferencia de las temporadas de la Selva mediana de la Costa Michoacana.

#### Medición del área consumida

En cada hoja, se estimó el porcentaje de área foliar perdida tomando una fotografía digital de cada hoja y se calculó el área foliar total y el área removida por herbívoros utilizando el “software” Sigma Scan Pro. (Systat: SPSS 2000), (Figura 2).



a)



b)

Figura 2. Fotografías de 2 hojas diferentes usadas para medir el daño foliar *A. graveolens* y b) *B. alicastrum*.

Para determinar los niveles de herbivoría foliar en las diferentes condiciones, temporadas y especies, se realizó un análisis de varianza (ANOVA). Donde la condición, temporada, especies y las interacciones condición\*temporada, condición especie, temporada especie y condición\*temporada\*especie fueron los factores de variación y la variable dependiente fue la herbivoría foliar. Debido a que la variable dependiente fue una proporción (proporción de área consumida=área consumida/área total de la hoja), y presentó una distribución binomial se realizó la transformación del arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción.

## RESULTADOS

Los resultados mostraron diferencias significativas en los niveles de herbivoría entre las condiciones de bosque ( $F= 29.4$ ; g.l.= 1  $P<0.0001$ ) (Figura 3). Presentándose mayor herbivoría en la condición de bosque conservado. En relación a las temporadas no se encontraron diferencias significativas entre el inicio y final de lluvias ( $F= 2.8$ ; g.l.= 1  $P < 0.09$ ), Figura 4. Dentro del bosque, se encontraron diferencias significativas en los niveles de herbivoría entre las especies de plantas ( $F= 264.4$  ; g.l.=5  $P< 0.0001$ ) presentando mayor herbivoría las especies *C.vitifolium* y *S.purpurea* y menor consumo foliar *B.alicastrum* y *B.simaruba* (Figura 5).

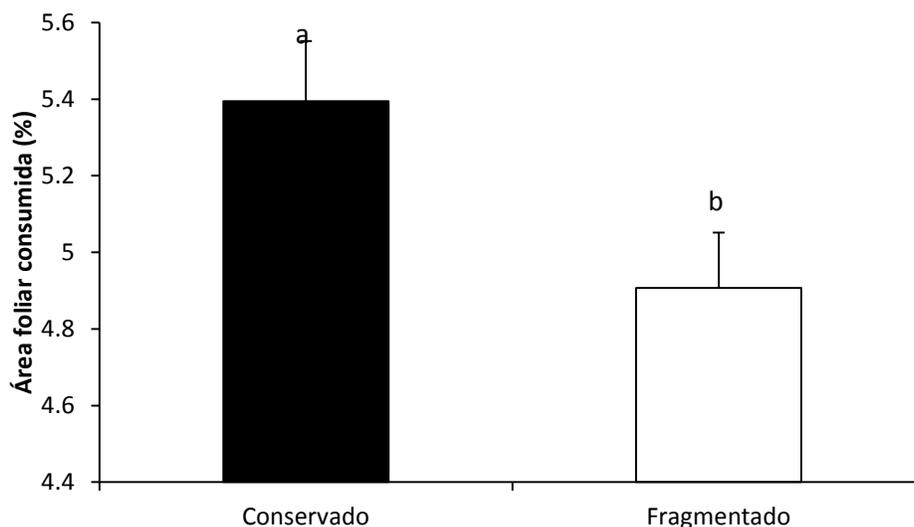


Figura 3. Patrones de herbivoría por insectos folívoros entre condiciones (Condición:  $F=29.4$ ; g.l.=1  $P<0.0001$ ). Letras diferentes indican medias significativas distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

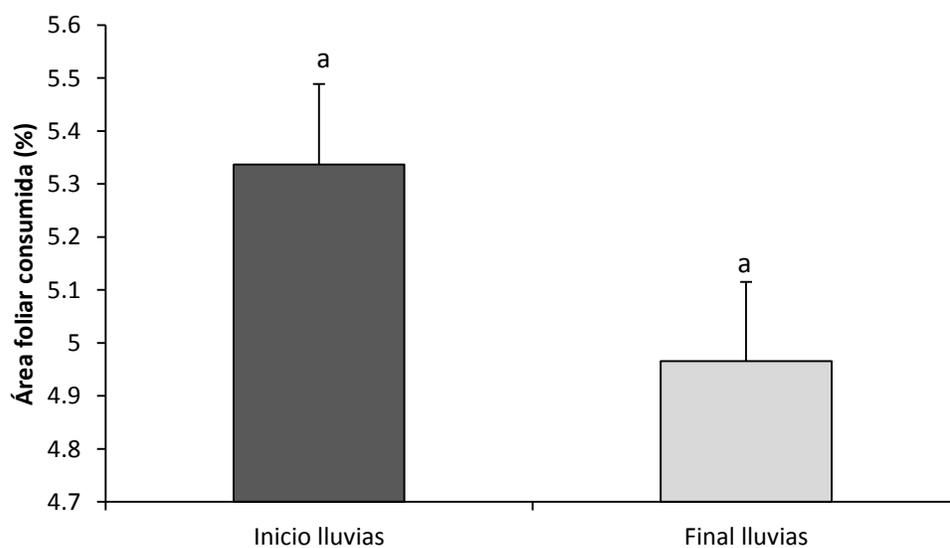


Figura 4. Patrones de herbivoría por insectos folívoros entre temporadas (Temporadas:  $F= 2.8$ ; g.l.= 1  $P< 0.0929$ ). Letras diferentes indican medias significativas distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

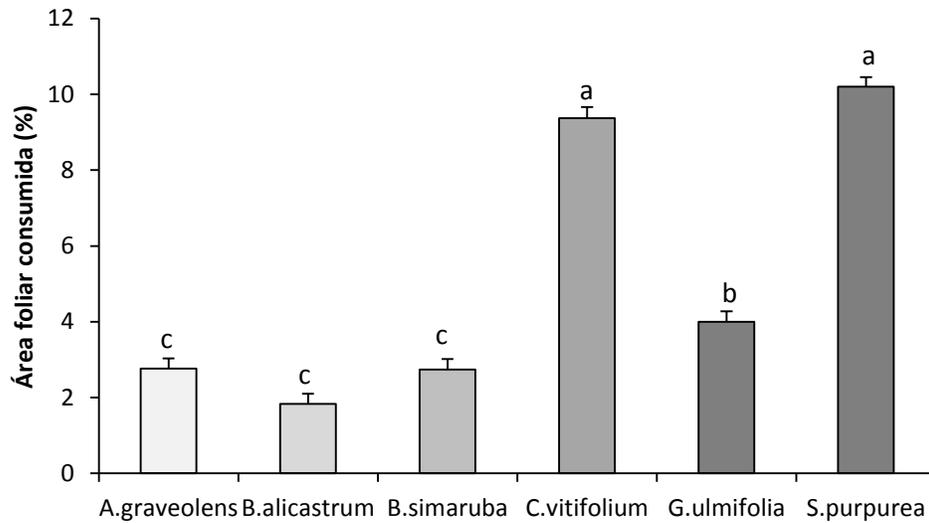


Figura 5. Patrones de herbivoría por insectos folívoros entre especies ( $F= 264.4$ ; g.l.=5  $P< 0.0001$ ). Letras diferentes indican medias significativas distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

En cuanto a las interacciones los resultados muestran diferencias significativas ( $F= 72.2$ ; g.l.= 1  $P< 0.0001$ ) observándose mayor herbivoría en el sitio conservado en inicio de lluvias (Figura 6). La interacción condición\*especie mostro diferencias significativas ( $F=6.5$ ; g.l.=5  $P<0.0001$ ) siendo las especies de *C.vitifolium* en el bosque fragmentado y *S.purpurea* en el bosque conservado las de mayor cantidad de herbivoría (Figura 7). La interacción temporada\*especie mostro diferencias significativas ( $F= 49.0$ ; g.l.=5  $P< 0.0001$ ) al igual que la triple interacción (condición\*temporada\*especie) Figuras 8 y 9.

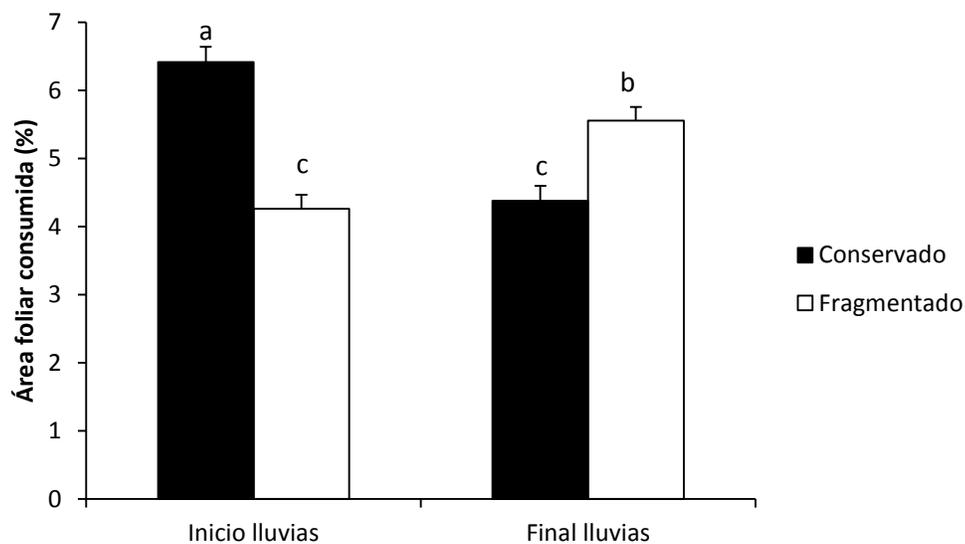


Figura 6. Patrones de herbivoría por insectos folívoros entre condición\*temporada ( $F=72.2$ ; g.l.= 1  $P<0.0001$ ). Letras diferentes indican medias significativas distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

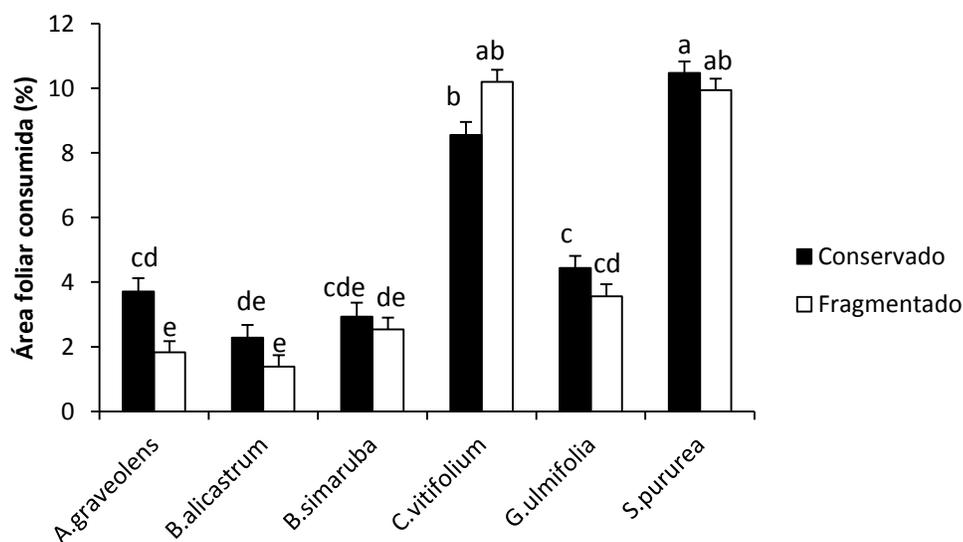


Figura 7. Patrones de herbivoría por insectos folívoros entre condición\*especie ( $F=6.5$ ; g.l.=5  $P<0.0001$ ). Letras diferentes indican medias significativas distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

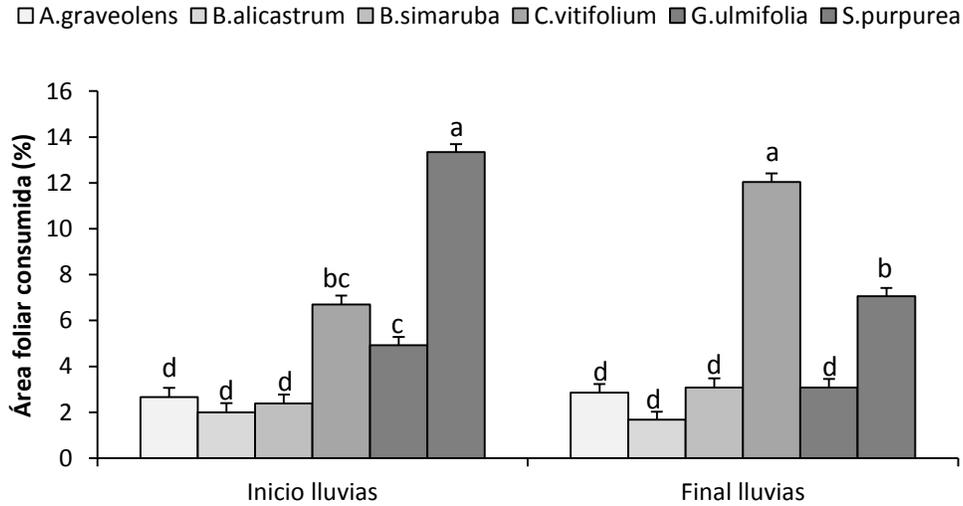


Figura 8. Patrones de herbivoría por insectos folívoros entre temporada\*especie (F= 49.0; g.l.=5 P< 0.0001). Letras diferentes indican medias significativas distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer (P<0.05)

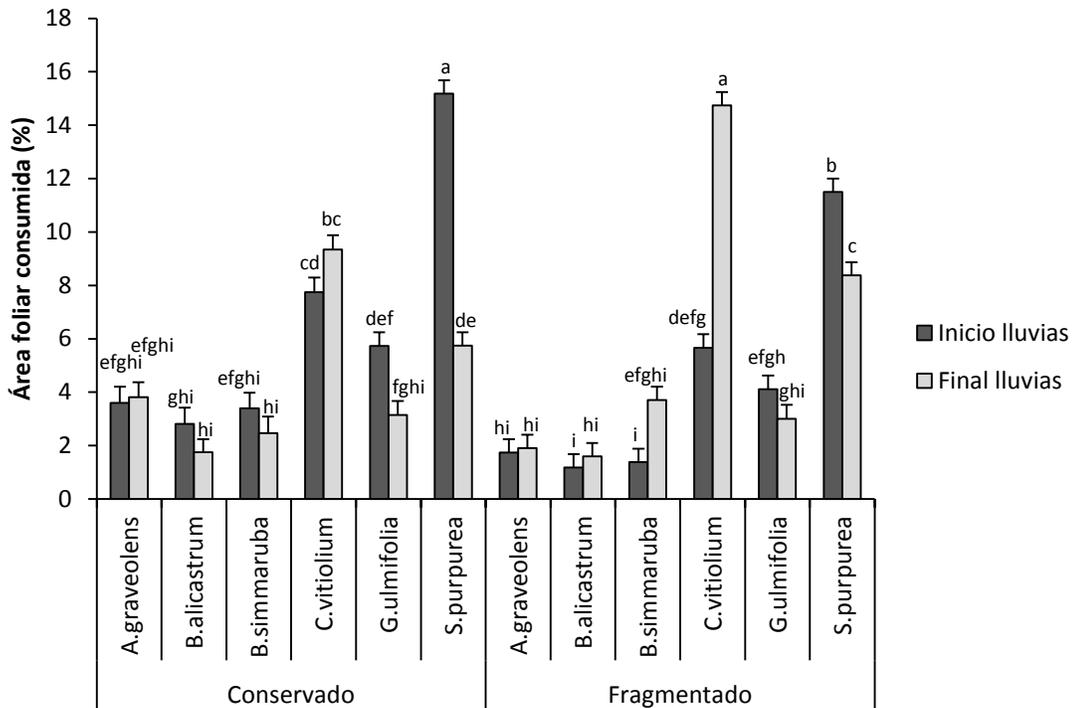


Figura 9. Patrones de herbivoría por insectos folívoros entre condicion\*temporada\*especie (F= 4.7 ; g.l.=5 P< 0.0002). Letras diferentes indican medias significativas distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer (P<0.05).

Al analizar la frecuencia de daño por herbivoría de las hojas en el bosque conservado, se encontraron diferencias significativas en las temporadas (Temporada:  $X^2=4.795995$  g.l.=1  $P < 0.0285$ ) al igual que las especies (Especie:  $X^2=232.1967$  g.l.=5  $P < 0.0001$ , Figura 10).

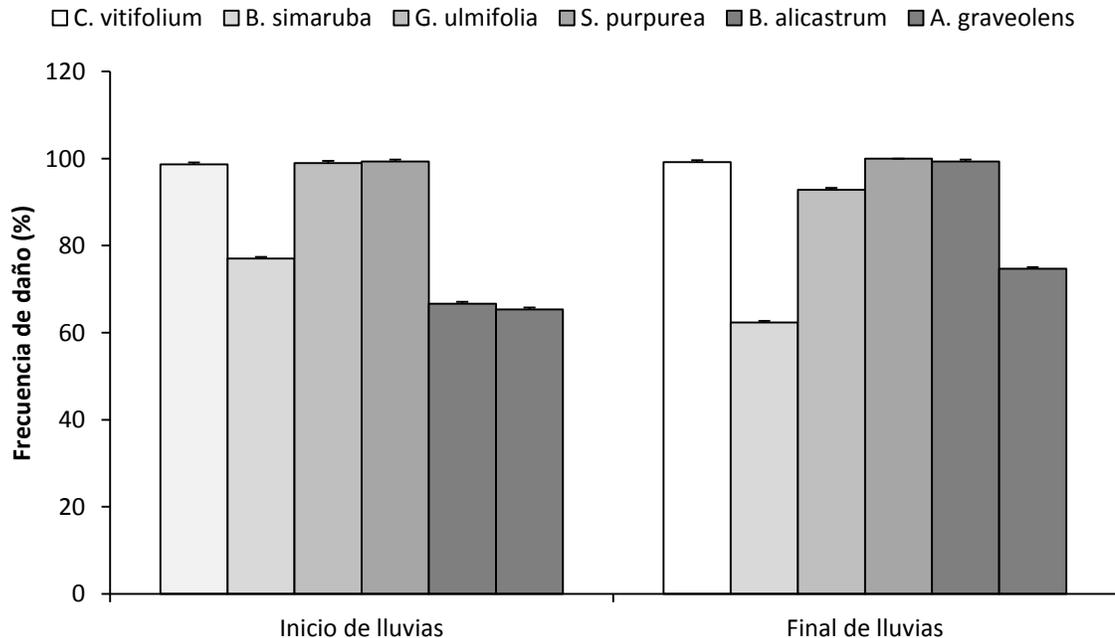


Figura 10. Diferencias de la frecuencia de daño de hoja entre temporadas (Temporada:  $X^2=4.795995$  g.l.=1  $P < 0.0285$ ) y entre especies (Especie:  $X^2=232.1967$  g.l.=5  $P < 0.0001$ ).

Las frecuencia de daño por herbivoría de las hojas en el bosque fragmentado, se encontraron diferencias significativas en las temporadas (Temporada:  $X^2=48.3$  g.l.=1  $P < 0.0001$ ) al igual que las especies (Especie:  $X^2=175.89977$  g.l.=5  $P < 0.0001$ , Figura 11). La frecuencia de daño por herbivoría de las hojas en las condiciones no muestran diferencias significativas (Condición:

$X^2=2.868515$  g.l.=1  $P <0.0903$ ) al igual que las temporadas (Temporada:  $X^2=42.033012$  g.l.=1  $P <0.0001$ , Figura 12)

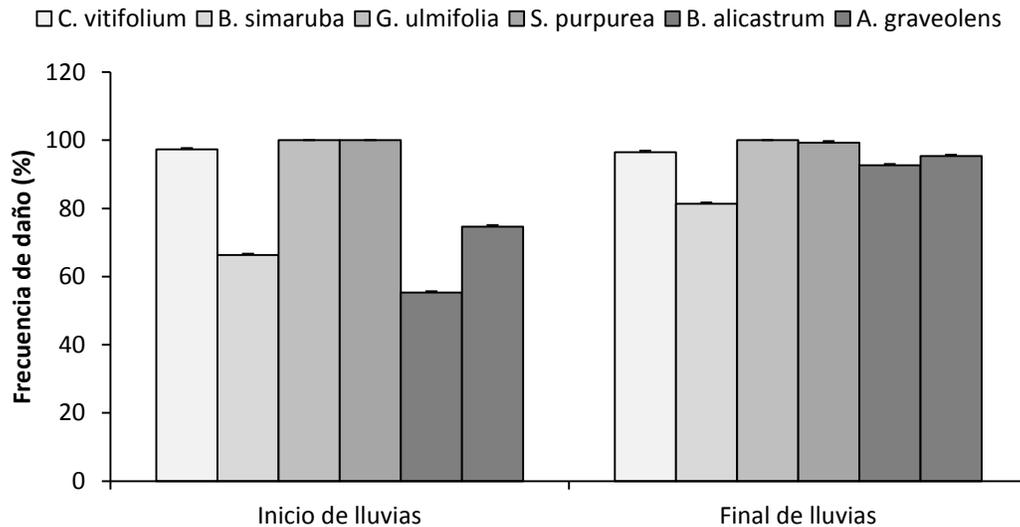


Figura 11. Diferencias de la frecuencia de daño de hoja entre temporadas (Temporada:  $X^2=48.334042$  g.l.=1  $P <0.0001$ ) y entre especies (Especie:  $X^2=175.89977$  g.l.=5  $P <0.0001$ ).

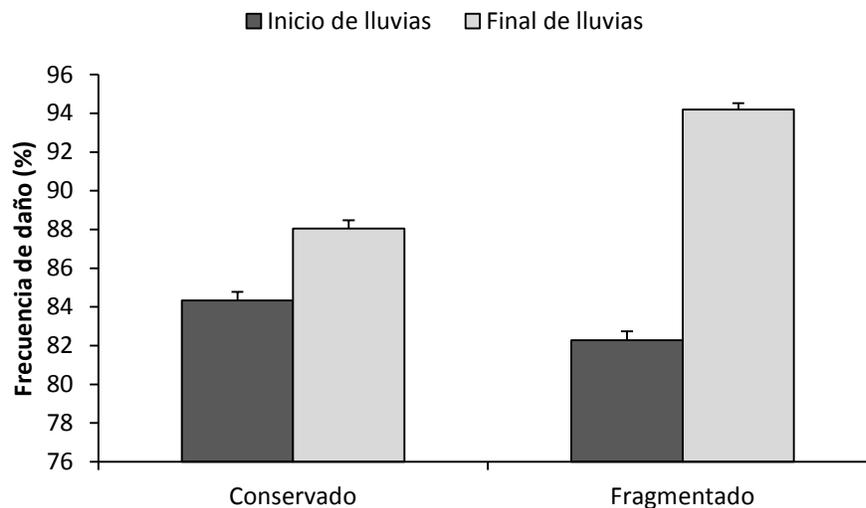


Figura 12. Diferencias de la frecuencia de daño de hoja entre condición (Condición:  $X^2=2.868515$  g.l.=1  $P <0.0903$ ) y entre temporada (Temporada:  $X^2=42.033012$  g.l.=1  $P <0.0001$ ).

## DISCUSIÓN

La riqueza de insectos fitófagos está fuertemente correlacionada con la abundancia relativa de las plantas que ocurren en un determinado ecosistema (Strong *et al.*, 1984; Opler, 1974). En este estudio se encontraron mayores niveles de herbivoría en el bosque conservado. Este patrón puede explicarse a que el bosque conservado ofrece una mayor variedad de nichos ecológicos potenciales para ser colonizados por las diferentes especies de plantas en comparación con una comunidad estructuralmente más simple como la que presentan los sitios fragmentados (Ville, 1978; Cuevas-Reyes *et al.* 2004a, b). Kalacska *et al.* (2004) reportaron mayores niveles de diversidad de especies para formas de crecimiento leñosas en bosques conservados. Wright y Samways (1996, 1998) indican que la riqueza de especies de plantas puede producir diferencias en los patrones locales porque mas especies de plantas representa mayor diversidad de nichos potenciales para ser colonizados por insectos herbívoros. Otra explicación alternativa a este patrón es que en los sitios fragmentados se ha reportado que se pierden diferentes microhábitats para los herbívoros, abriéndose claros que exponen a los insectos herbívoros ante sus depredados ya sea aves o insectos parasitoides, lo cual provoca que disminuyan las poblaciones de insectos herbívoros y que ocurran procesos top down donde se disparan otros niveles tróficos como insectos depredadores que podrían ser enemigos naturales potenciales de los insectos herbívoros (Achá y Fontúrbel 2006).

Los mayores niveles de herbivoría en el bosque conservado también podrían deberse a factores denso dependientes como la alta disponibilidad de nutrientes presentes en el suelo que las plantas aprovechan para su crecimiento, producción de flores, semillas, frutos y reproducción invirtiendo más en estas etapas ontogénicas que en la defensa de sus hojas ya sea físicas (espinas, tricomas, pubescencia) o químicas (metabolitos secundarios como terpenos, fenoles y taninos) para disuadir a los insectos folívoros (Coley y Barone 1996). Se tiene documentado que algunas especies de plantas tropicales en ambientes desfavorables (baja disponibilidad de nutrientes) por ejemplo fosforo y magnesio

las plantas invierten todo su recurso a la defensa de sus hojas lo cual repercute en niveles bajos de herbivoría como se observa en este trabajo ya que cuentan con baja disponibilidad de nutrientes para su crecimiento y adecuación las cuales ya no pueden darse el lujo de perder tejido foliar debido a la herbivoría y así disminuir sus tasas fotosintéticas(Cuevas-Reyes *et al* 2004).

En los bosque tropicales secos el tiempo durante el cual ocurre el daño foliar es particularmente importante debido a que este tipo de ecosistema presenta una estacionalidad muy marcada en los patrones de lluvia que afectan los procesos fenológicos de producción de hojas y flores (Bullock, 1990), y por lo tanto también afectan la abundancia relativa de herbívoros (Wolda, 1978). En este tipo de bosques la abundancia de la mayoría de los herbívoros es relativamente baja ocurriendo un incremento en la temporada húmeda (Wolda, 1978, 1980; Lowman 1985; Murali y Sukumar 1993; Filip *et al.*, 1995). En este estudio no se encontró variación en los patrones temporales de herbivoría por parte de los insectos folívoros. Estos resultados no concuerdan con lo reportado en la literatura donde se indican mayores niveles de herbivoría al inicio de la temporada de lluvias (Filip *et al.*, 1995; Dirzo y Domínguez, 1995) debido a que en los bosques tropicales secos, existe una sincronía en la mayoría de las especies de plantas en sus patrones fenológicos foliares al inicio de la temporada húmeda (Lott *et al.*, 1985, 1987). Sin embargo, considerando la condición del bosque (conservado y fragmentado) se observan diferencias, siendo el sitio conservado el que presenta una mayor herbivoría al inicio de lluvias, mientras que por el contrario, el bosque fragmentado presento mayores niveles de herbivoría al final de lluvias. Una posible explicación a este patrón es que algunas especies de plantas presentan dos picos de producción foliar como lo señalan Bullock y Solís (1990) en un estudio sobre fenología de árboles realizado en la selva baja caducifolia de Chamela. Estos autores reportaron que la defoliación estuvo altamente concentrada en los meses de junio y julio; presentándose un segundo pico de defoliación en los meses de noviembre y diciembre. Es muy probable que en bosques estacionales los herbívoros sincronicen sus ciclos de vida con los

patrones fenológicos foliares de manera que la aparición de hembras reproductoras y fecundadas este sincronizada con la aparición de brotes de nuevas ramas, hojas y meristemas indiferenciados, y así obtener alimento de alta calidad nutricional (Weis y Walton, 1988; Coley y Barone, 1996; Yucawa, 2000). Por lo que un incremento en los niveles de herbivoría al final de la estación húmeda por parte de los herbívoros sugiere la existencia de especies bivoltinas que pueden colonizar dos temporadas de producción de hojas en el mismo año (Cuevas-Reyes *et al.*, 2006). Los factores abióticos pueden estar determinando directamente la cantidad y calidad de recursos disponibles para los herbívoros e indirectamente afectan la densidad de las poblaciones de herbívoros en este tipo de sistemas tropicales (Kerslake y Hartley, 1997; Yukawa, 2000).

En cuanto a los niveles de herbivoría para cada una de las especies de árboles tropicales se observa claramente una mayor preferencia por parte de los insectos herbívoros hacia las plantas de rápido crecimiento *C. vitifolium*, *G. ulmifolia* y *S. purpurea* que las de lento crecimiento *A. graveolens*, *B. alicastrum* y *B. simaruba* las cuales estas últimas presentan una mayor cantidad de defensas químicas (metabolitos secundarios) como taninos, terpenos, fenoles entre otros y defensas físicas (tricomas, espinas y látex) que las hacen menos palatables a los insectos a diferencia de las de rápido crecimiento que descuidan en la producción de defensas debido a que invierten mayor recurso a el crecimiento.

Las frecuencias de daño de herbivoría para las diferentes condiciones (conservado y fragmentado) no mostraron diferencias significativas, lo cual quiere decir que existe una proporción equivalente de daño en las 6 especies de árboles tropicales en ambos sitios, solo proporciones de daño ya que los niveles de herbivoría si fueron diferentes. Las frecuencias de daño son mayores en las especies de árboles *C. vitifolium*, *S. purpurea* y *G. ulmifolia* especies de rápido crecimiento en comparación de las otras tres especies de lento crecimiento tal y como ocurre con los niveles de herbivoría. Sugiriendo que además de ser dañadas la mayoría de las hojas en los diferentes individuos también existe relación con los niveles altos de herbivoría. Para las temporadas se observa mayor frecuencia de daño en la estación de secas, patrón contrario a lo que ocurre con los niveles de

herbivoría, donde fueron mayores en inicio de lluvias. Lo cual nos lleva a pensar que en final de lluvias también existe herbivoría pero en menor cantidad y mas distribuida en todas las hojas e individuos. Como conclusiones se obtiene que los niveles de herbivoría muestran patrones temporales contrastantes entre condiciones, en el sitio conservado la herbivoría es mayor al inicio de lluvias, mientras que en el sitio fragmentado se observa un patrón contrario. *C. vitifolium* y *S. purpurea* fueron las especies que presentaron mayor herbivoría en ambas temporadas y en ambas condiciones en relación al resto de las especies estudiadas. Además de que la fragmentación de bosque afecta la herbivoría reduciendo los niveles de herbivoría en el fragmento.

---

**LITERATURA CITADA**

- Aide T.M.1992.**Dry season leaf production: an escape from herbivory.** *Biotropica* 24(4): 532-537.
- Benítez-Malvido J, García-Guzmán G y Kossmann-Ferraz I.D.1999.**Leaf-fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rainforest fragments: an experimental study.** *Biological Conservation* 91 (1999) 143-150
- Berembaum, M.R. 2001. **Relaciones entre frugívoros y plantas: intermediación química en la dispersión de frutos.** En: Anaya A.L., Espinosa-García F. y Cruz Ortega R. (eds.) *Relaciones químicas entre organismos; aspectos básicos y perspectivas de su aplicación.* Ed Plaza y Valdes, México. pp 377-399.
- Coley 1988.**Possible effects of climate change on lant/herbivore interaction in moist tropical forest.***Climaric change* 39:455-72, 1998.
- Coley, P. D. y Barone, J. A. 1996. **Herbivory and plant defenses in tropical forests.***Annual Review of Ecology and Systematics* 27:305–335.
- Cuevas-Reyes, P., Quesada,M., Hanson, P., Dirzo, R. y Oyama,K. 2004a. **Diversity of gall-forming insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life forms, host plant age and plant density.** *Journal of Ecology* 92:707–716.
- Dirzo R. y Harper J.L. 1980. **Experimental studies on slug-plant interactions. The effect of grazing by slugs on high density monocultores of Capsella bursapastoris and Poa annua.** *Journal of Ecology* 68:999-1011.
- Dirzo R. y C.A. Dominguez. 1995. **Plant-herbivory interactions in mesoamerica tropical dry forest.**En: Bullock,S.,H.A. Mooney y E. Medina, eds. *Seasonally dry tropical forest.* Cambridge University Press.New York.
- D.O.F. (Diario Oficial De La Federación), 30-12-10. 2010. Norma Oficial MexicanaNOM-059-SEMARNAT-2010. **Protección ambiental-Especies nativas de México deflora y fauna silvestres-Categorías de riesgospecificaciones para su inclusión,exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo.**
- Filip, V., Dirzo R., Mass J.M y Sarukhán J. 1995. **Within-and among-year variation in the levels or herbivory on the foliage of tress from a Mexican tropical deciduous forest.** *Biotropical* 27:78-86.
-

- Hartley, S.E. 2000. **Plant interaction with biotic factors. Nature Encyclopedia of Life Sciences.** London: Nature Publishing Group. <http://www.els.net/>
- Loya R. E. 2009. **Depredación de semillas de *Astronium graveolens* en un Bosque tropical seco.** Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán.
- Mandujano, S. 2002. ***Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae). Ciruelo.** In F. A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete, and M. Quesada (Eds.) **Historia Natural de Chamela.** pp. 145-150, Instituto de Biología, UNAM, México.
- Murphy, P.G., Lugo, A.E., 1986. **Ecology of tropical dry forest.** *Annual Review Ecology and Systematic* 17, 67±88.
- Sarukhán, J., Y T. D. Pennington. 2005. **Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies.** 3rd ed., Fondo de Cultura Económica, México.
- Stanley E. 2010. **herbivoría y características foliares en función de la edad en hojas de piper sp. (piperaceae).** Curso de Pós-Graduação em Ecologia – Universidade de São Paulo.
- Villaseñor-Sánchez, E.I., R. Dirzo, Y K. Renton. 2010. **Importance of the lilac-crowned parrot in pre-dispersal seed predation of *Astronium graveolens* in a Mexican tropical dry forest.** *Journal of Tropical Ecology* 26: p.227.
- Zamora R, P. G. Fayos y L. Gaparicio. 2004. **Las interacciones planta-planta y planta animal en el contexto de la sucesión ecológica.** En: Valladares, F. **Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante.** Páginas 371-393. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. ISBN: 84-8014-552-8.

---

## CAPITULO 2. PATRONES DE ASIMETRÍA FLUCTUANTE Y MORFOLOGÍA FOLIAR BAJO EL EFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN EN UN BOSQUE TROPICAL SECO

### RESUMEN

La asimetría fluctuante y la morfología en las últimas décadas ha sido una herramienta novedosa, y poco costosa de medir el estado de salud de un ecosistema. El estrés ambiental se identifica con la asimetría fluctuante (AF) y los cambios en atributos morfológicos con la morfometría geométrica. El trabajo tuvo como objetivo evaluar la morfología foliar y asimetría fluctuante de 6 especies de árboles tropicales en un sitio conservado y fragmentado. Se seleccionaron 6 especies diferentes de arboles (*Spondias purpurea*, *Guazuma ulmifolia*, *Bursera simaruba*, *Cochlospermum vitifolium*, *Astronium graveolens* y *Brosimum alicastrum*). Para cada especie se eligieron 10 individuos para los diferentes sitios. La colecta de hojas fue selectiva buscando tener las hojas mas intactas y completas en la temporada de lluvias y final de lluvias para cada individuo con un número de 15 hojas para morfometría y asimetría fluctuante. Para realizar el trabajo se utilizaron los programas, TpsDig y el programa CoordGen6. Los resultados de AF (Asimetría fluctuante) en la temporada (F=40.3; g.l:1 P<0.0001) indican mayores niveles en final de lluvias y las especies (F=117.4 ; g.l:5 P<0.0001) muestran diferencias significativas, siendo *B.simaruba* y *S.purpurea* las mas asimétricas, en tanto la condición(F=0.0030; g.l:1 P<0.9566) no presento diferencias. Además, la Morfología presentó diferencias entre especies. Se concluye que la fragmentación del hábitat altera las formas de las hojas.

**ABSTRACT**

Fluctuating asymmetry and morphology in recent decades has been a novel tool, and inexpensive to measure the health of an ecosystem. Environmental stress is identified with the fluctuating asymmetry (FA) and changes in morphological attributes with geometric morphometric. The study aimed to evaluate the foliar morphology and fluctuating asymmetry of 6 species of tropical trees on a site conserved and fragmented. 6 different tree species were selected (*Spondias purpurea*, *Guazuma ulmifolia*, *Bursera simaruba*, *Cochlospermum vitifolium*, *Astronium graveolens* y *Brosimum alicastrum*). For each species, 10 individuals were selected for the different sites. The selective collection of leaves was looking to have the most complete and intact leaves in the rainy season and end of rainfall for each individual with a total of 15 leaves for morphometry and fluctuating asymmetry. To make the program work, and CoordGen6 tpsDig program used. The results of AF (fluctuating asymmetry) in season ( $F = 40.3$ ,  $df: 1$   $P < 0.0001$ ) indicate higher levels of rainfall final and species ( $F=117.4$  ;  $g.l:5$   $P < 0.0001$ ) show significant differences, and *S.purpurea* *B.simaruba* being the most asymmetric, while the condition ( $F = 0.0030$ ,  $df: 1$   $P < 0.9566$ ) do not show differences. Furthermore, morphology showed differences between species. We conclude that habitat fragmentation alters the shapes of leaves.

## INTRODUCCIÓN

La asimetría fluctuante y la morfología en las últimas décadas ha sido una herramienta novedosa, rápida y poco costosa de medir el estado de salud de un ecosistema (Møller y Swaddle 1997; Zvereva *et al.* 1997). Definiéndose la asimetría fluctuante como la magnitud de las diferencias en tamaño y forma de ambos lados de un carácter bilateral de un organismo (Rasmuson 2002). La asimetría fluctuante o cambios en la morfología pueden presentarse en diferentes organismos como peces, mamíferos, aves, insectos, plantas e inclusive humanos (Møller y Shykoff 1999, Møller y Swaddle 1997, Zvereva *et al.* 1997, Leamy y Klingenberg 2005). Las causas de la asimetría fluctuante o morfología en los organismos pueden deberse a diferentes factores: a) genéticos: como son mutaciones, hibridación (Gonzales-Rodríguez y Oyama K, 2005), endogamia y baja variabilidad genética (Leary y Allendorf 1989); b) ambientales: condiciones climáticas extremas, insolación, radiación, temperatura, humedad entre otras (Møller 1996; Møller y Swaddle 1997; Møller y Shykoff 1999) y c) interacciones intra e interespecífica como: parasitismo, competencia y herbivoría. Además la asimetría fluctuante puede presentarse bajo efectos de estrés hídrico, baja disponibilidad de nutrientes y niveles de insolación altos, factores que son provocados por la fragmentación del hábitat (Díaz *et al* 2004). En particular en las plantas la asimetría fluctuante puede medirse en las diferencias de los lados de un carácter bilateral de una hoja, la cual puede deberse a factores descritos anteriormente (Møller y Shykoff 1999; Cuevas-Reyes *et al.* 2012).

La fragmentación aunado a factores bióticos como la herbivoría pueden producir estrés en las plantas, la cual se refleja en el desarrollo de diferentes formas de hojas, flores u otras estructuras dentro de un mismo individuo, dependiendo de la plasticidad (Stearn 1992; Creighton 2005) las cuales estas diferencias pueden traer un bajo desempeño en el éxito reproductivo de las plantas. Estos cambios en atributos morfológicos pueden ser identificados mediante el uso de herramientas como la morfometría geométrica (Klingenberg y McIntyre 1998) la cual estudia el cambio en las formas de los organismos, mientras que el estrés ambiental puede ser monitoreado utilizando la asimetría

---

fluctuante (AF) que es una medida particular de la estabilidad durante el desarrollo de algún atributo fenotípico en rasgos bilaterales o radialmente simétricos óptimos (Møller y Shykoff 1999). La inestabilidad del desarrollo de los organismos surge de la genética o por factores de estrés por el medio ambiente que alteran las vías del desarrollo normal de los diferentes caracteres continuos, produciendo un desarrollo inestable que comúnmente se mide como la asimetría fluctuante en las características fenotípicas (Van Valen, 1962, Palmery Strobeck 1986, Leamy y Klingenberg 2005). Siendo la asimetría fluctuante la varianza en las diferencias entre el lado izquierdo y derecho en organismos simétricamente bilaterales, además de proporcionar una medida de la capacidad de un individuo para amortiguar el estrés interno (genético) y el externo (ambiental) durante su ontogenia (Van Valen 1962, Palmer 1996).

Algunos trabajos han demostrado que existe una relación positiva entre la herbivoría y asimetría fluctuante foliar en especies del bosque tropical seco (Cuevas-Reyes *et al* 2011, 2013). Por otro lado Cornelissen y colaboradores (2005), encuentran que hay una tendencia de preferencia por parte de los herbívoros a elegir hojas asimétricas, ellos asocian estas preferencias a el aumento de una mayor calidad nutricional de estas como nitrógeno y una disminución de metabolitos secundarios, taninos. Debido a la evidencia empírica existente el presente capítulo tiene como objetivo determinar la variación en los patrones de asimetría fluctuante y morfometría geométrica en el bosque conservado y fragmentado en diferentes temporadas y especies de árboles tropicales.

.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Sitio de estudio

El estudio se realizó en el municipio de Lázaro Cárdenas, Michoacán, en dos ranchos privados con diferente grado de conservación, la Bonetera (sitio conservado) y el Habillo (sitio fragmentado). Ambos ranchos presentan bosque tropical seco, caracterizado por una época lluviosa que comprende mediados de junio y finales de octubre, y una época seca que comienza en noviembre y finaliza a principios de junio. En el municipio predomina el clima Cálido subhúmedo con lluvias en verano con una precipitación anual promedio de 800 a 1300 mm y un rango de temperatura de 22 a 28 °C (INEGI 2009).

### Especies de estudio

*Astronium graveolens* (Anacardiaceae) Árbol dioico de hasta 25 m de altura, forma parte del estrato medio y superior del bosque tropical seco, su distribución va de México, hasta Brasil, Paraguay y Bolivia, tiran sus hojas al florecer en la época seca, de marzo a mayo, los frutos se encuentran en infrutescencias de hasta 15 cm, maduran de abril a junio, son dispersadas por viento (Sarukhán y Pennington 2005). En la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 se encuentra "Amenazado" (D.O.F. 2010), siendo las principales causas los efectos negativos de la fragmentación del hábitat de esta especie.

*Spondias purpurea* (Anacardiaceae) Árbol dioico de hasta 12 m de altura, forma parte del componente del estrato dominante del bosque tropical seco en una gran variedad de suelos (Sarukhán y Pennington 2005). Los frutos son en forma de infrutescencia erectas de hasta 3cm de largo, drupas ovoides, comestibles, consecuentemente cultivados o protegidos en muchas partes del área tropical. Suele desarrollarse perfectamente en suelos pobres. Su distribución va de México hasta Brasil y Perú (Vázquez-Yanes 1999). Los arboles tiran las hojas entre

noviembre y diciembre, florece de diciembre a marzo con flores en panículas cortas, los frutos maduran a finales de la época seca.

*Bursera simaruba* (Burseraceae) Árbol dioico de hasta 35 m de altura, abundante en los bosques tropicales secos de México (Sarukhán y Pennington 2005). Su distribución va de la Florida central hasta las Bahamas y las Antillas y desde el sur de México hasta Colombia, Venezuela y la Guayana (Vázquez-Yanes 1999). Tiran las hojas y florecen en la época seca, los frutos triangulares de color rojizo están en infrutescencias durante varios meses, madurando a finales de la época seca, de mayo a noviembre (Sarukhán y Pennington 2005). Tiene una corteza interna verde y brillante, con cloroplastos que ayudan en la fotosíntesis durante la estación seca. Es de crecimiento largo y también de vida larga. Especie muy usada como cerca viva en varias zonas tropicales de México (Sarukhán y Pennington 2005).

*Cochlospermum vitifolium* (Cochlospermaceae): Árbol de hasta 15 m y d.a.p de hasta 70cm. Hojas de 5 a 10mm de largo. Los arboles de esta especie pierden sus hojas cuando florecen, desde noviembre junio o julio. Frutos en capsulas. Especie distribuida en la vertiente del golfo desde el sur de Tamaulipas, San Luis Potosí y norte de Puebla. Hasta la península de Yucatán; en la vertiente del pacifico desde Sonora y Sinaloa. Hasta Chiapas., incluyendo la cuenca del rio balsas.

*Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae): Árbol de hasta 25m y d.a.p. de hasta 70 cm. Hojas alternas, simples; laminadas, ovadas, con el margen aserrado, ápice agudo o acuminado. En flores en panículas de 2 a 5cm de largo. Florece casi todo el año, especialmente de abril a octubre. Frutos capsula de 3 a 4cm de largo, en infrutescencias de hasta 10cm, maduran casi todo el año, especialmente de septiembre a abril y permanecen durante largo tiempo en el árbol.

Especie muy abundante en la vegetación secundaria, especialmente en zonas con la temporada seca bien marcada o en zonas con vegetación sabanoide, o potreros de casi toda el área cálido-húmeda.

*Brosimum alicastrum* (Moraceae): Es una especie sub-caducifolia de sotobosque, monoica, de lento crecimiento, y de larga vida, crece normalmente de 20-25 m de altura y 50-90 cm de DAP. La corteza es áspera, gris negruzca y frecuentemente con escamas grandes y cuadradas. La corteza interna exuda una savia o látex pegajoso y rosado en contacto con el aire. Las hojas son simples. Las flores se producen en inflorescencias verdosas de 1 cm de diámetro. El fruto se produce en solitario o en racimos. Se distribuye desde el sur de México hasta Colombia, Perú y Venezuela y en las Islas del Caribe. En México se encuentra desde la vertiente del Golfo de México, que va desde Tamaulipas a Yucatán. (Pardo-Tejeda, *et al.* 1977).

Muestreo de individuos.

Se seleccionaron 10 individuos adultos de cada una de las especies de estudio (*Guazuma ulmifolia*, *Spondias purpurea*, *Brosimum alicastrum*, *Astronium graveolens*, *Bursera simaruba* y *Cochlospermum victifolium*) en cada tipo de condición de bosque (conservado vs fragmentado) al inicio y al final de la temporada de lluvias (60 individuos por condición por temporada)

En cada individuo, se colectaron 15 hojas al azar para determinar los patrones de Morfología y Asimetría fluctuante. Para cada uno de los sitios (conservado y fragmentado) seleccionados, se realizaron dos colectas de hojas, una en la temporada de lluvias (Agosto) y otra en la temporada de final lluvias (Noviembre).

## Análisis de asimetría fluctuante

Para determinar los niveles de AF (Asimetría Fluctuante) en las diferentes condiciones, temporadas y especies, se realizó un análisis de varianza (ANOVA). Donde la condición, temporada, especies y las interacciones condición\*temporada, condición especie, temporada especie y condición\*temporada\*especie fueron los factores de variación y la variable dependiente fue la AF

La asimetría fluctuante (AF) fue calculada a partir de cada imagen digital, de un total de 15 hojas por individuo. La asimetría fluctuante se calculo como el valor absoluto de la diferencia entre las distancias de la vena media a la derecha e izquierda del margen de la hoja ( $|A_i - B_i|$ ), dividido por la distancia media  $(A_i + B_i / 2)$  (Figura 1), para corregir el hecho de que la asimetría puede ser dependiente del tamaño se uso el programa Sigma Scan Pro 5 donde se realizaron todos los análisis con sus debidas repeticiones. Se tomo el diámetro en la mitad de la hoja como covariable de la asimetría fluctuante.

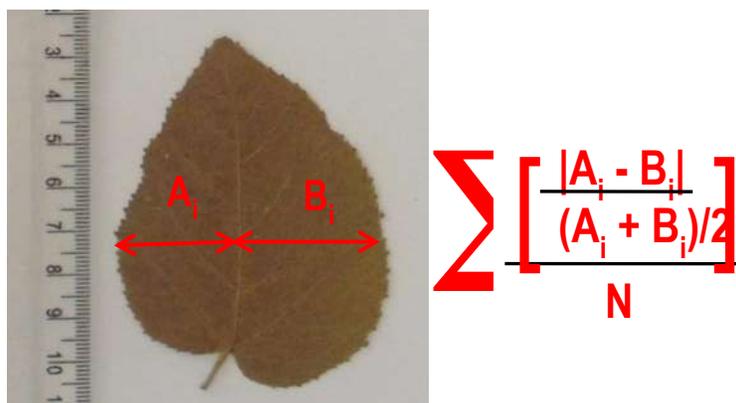


Figura 1. Medición de la asimetría fluctuante foliar

## Análisis de morfometría geométrica foliar

Para determinar si las plantas difieren en su morfología y en el sitio conservado y fragmentado, se obtuvieron imágenes digitales de 15 hojas de cada árbol. En cada imagen de la hoja se colocaron de 13 a 17 puntos homólogos

según el tamaño de la hoja y la especie además de dos marcas adicionales como referencia del tamaño (Figura 2a). El programa TpsDig se utilizó para registrar las coordenadas (x, y) de los 13 ó 17 puntos homólogos en cada imagen de la hoja. Cada sitio homólogo (i.e. landmarks) representa la forma de las hojas. Un análisis de superposición de Procrustes se realizó para configurar las coordenadas de cada landmark usando el programa CoordGen6, el cual calcula las formas variables a partir de la superposición de coordenadas, lo que nos permite evaluar el efecto del estatus en el sitio conservado y fragmentado sobre la morfología foliar para observar cambios en la morfología de la hoja como el punto de referencia de la deformación de los hábitats. Para el caso de las hojas compuestas se utilizó el folio superior izquierdo como una medida de homogeneidad y facilidad de calcular la morfometría para todas las hojas compuestas (Figura 2b).

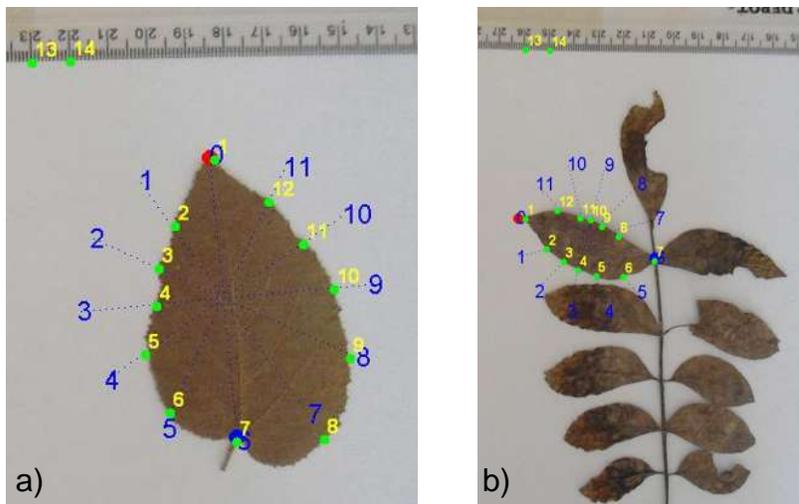


Figura 2. Marcas anatómicas de sitios homólogos que establecen la forma de las hojas (a) y folíolos (b).

## RESULTADOS

Los resultados para AF (Asimetría Fluctuante) no mostraron diferencias significativas para la condición ( $F=0.0030$ ; g.l.=1  $P<0.9566$ ) (Figura 3). Sin embargo, para las temporadas existieron diferencias significativas ( $F= 40.3$ ; g.l.=1  $P<0.0001$ ) (Figura 4) presentándose mayor AF en la temporada de final lluvias. Las especies presentaron diferencias significativas ( $F= 117.4$ ; g.l.=5  $P< 0.0001$ ) presentando más AF en las especies de *B.simaruba* y *S.purpurea* para el bosque tropical (Figura 5). La interacción condición\*temporada no mostró diferencias significativas ( $F= 0.4$  ; g.l.=1  $P< 0.4947$ ) (Figura 6).

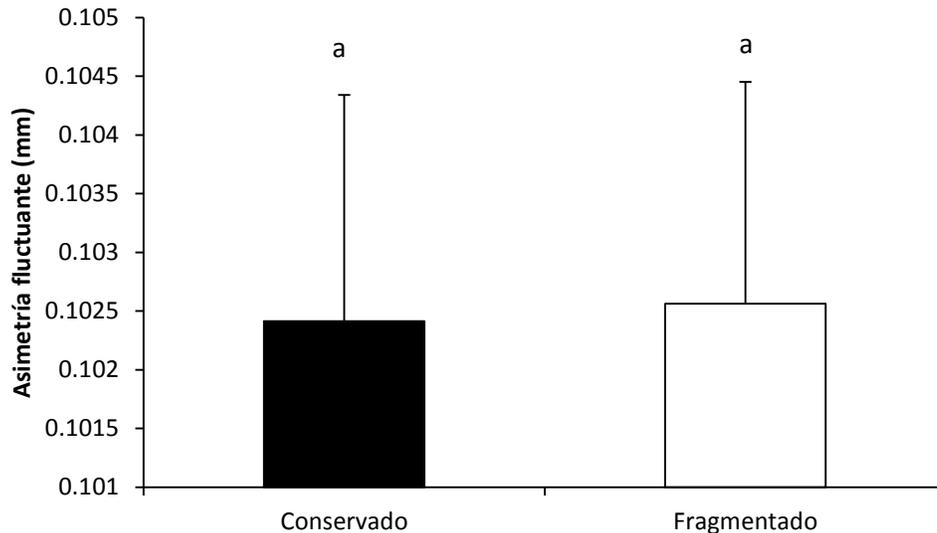


Figura 3. Diferencias en los niveles de asimetría fluctuante entre condición (Condición:  $F=0.0030$ ; g.l.=1  $P<0.9566$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

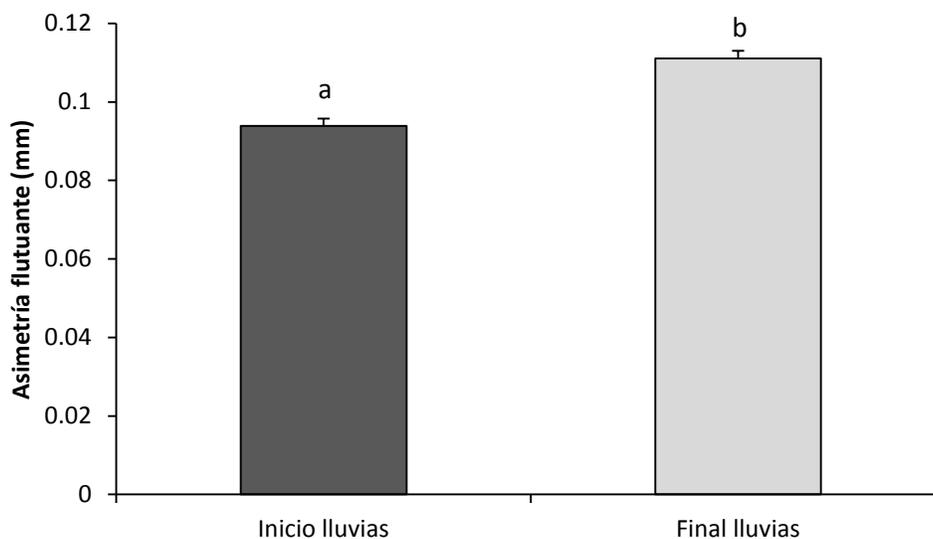


Figura 4. Diferencias en los niveles de asimetría fluctuante entre temporadas (Temporada:  $F= 40.3$ ; g.l.=1  $P< 0.0001$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ )

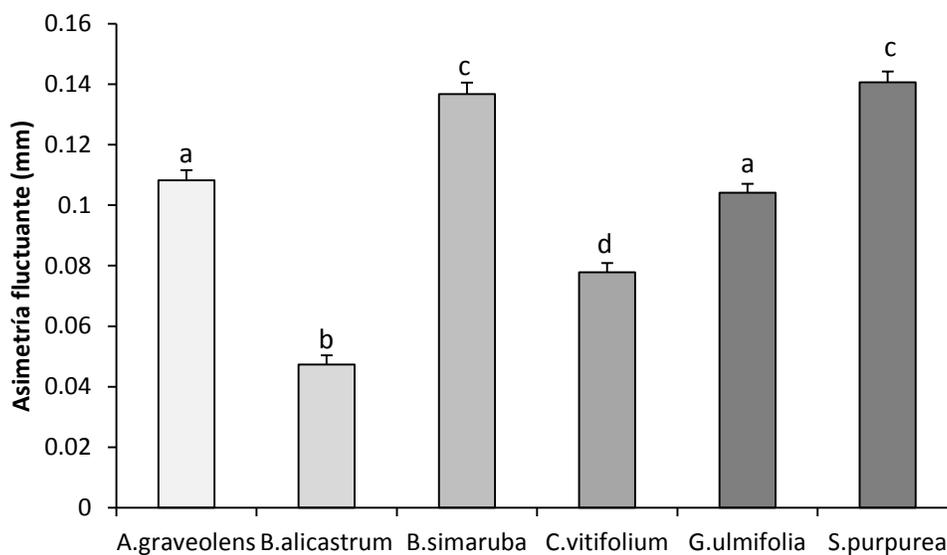


Figura 5. Diferencias en los niveles de asimetría fluctuante entre especies ( $F= 117.4$ ; g.l.=5  $P< 0.0001$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

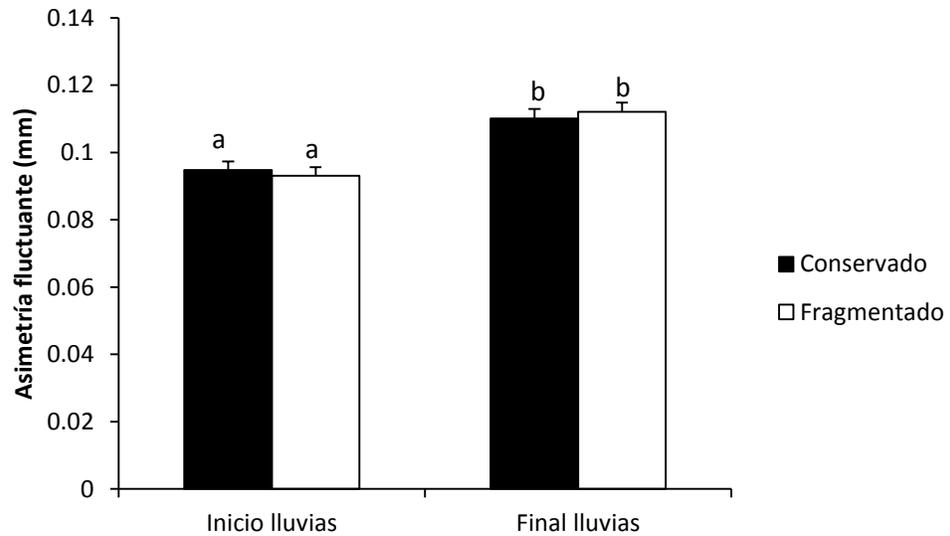


Figura 6. Diferencias en los niveles de asimetría fluctuante entre condición\*temporada ( $F= 0.4$  ; g.l.=1  $P< 0.4947$  ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

La interacción condición\*especie mostró diferencias significativas ( $F=3.0$ ; g.l.=5  $P<0.0103$ ) (Figura 7). Para la interacción temporada\*especie de igual forma existen diferencias significativas ( $F=3.7$ ; g.l.=5  $P<0.0020$ ) (Figura 8). La triple interacción (condición\*temporada\*especie) también muestra diferencias significativas ( $F= 5.8$ ; g.l.=5  $P< 0.0001$ ) Observándose claramente mayor AF en final de lluvias para la mayoría de las especies en ambas condiciones (conservado y fragmentado) (Figura 9).

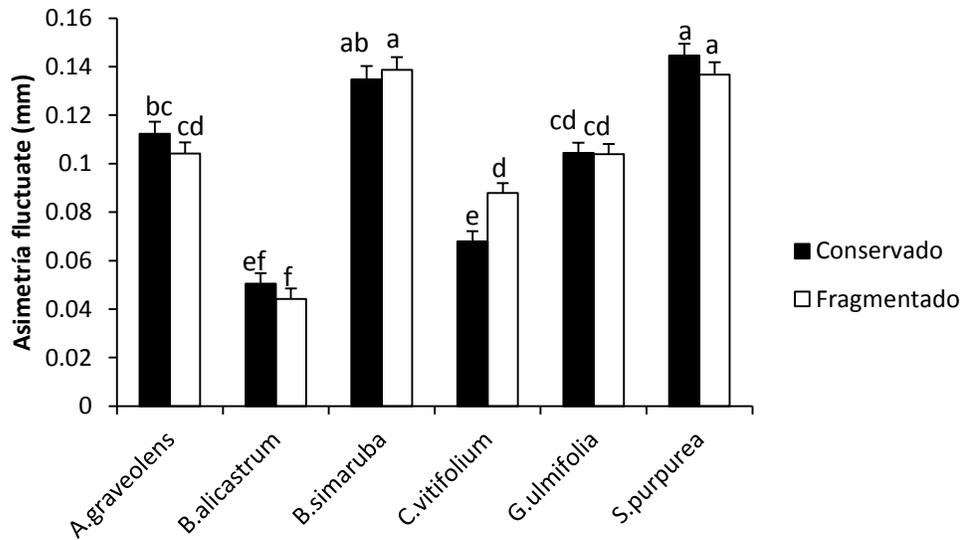


Figura 7. Diferencias en los niveles de asimetría fluctuante entre condición\*especie ( $F=3.0$ ; g.l.=5  $P<0.0103$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

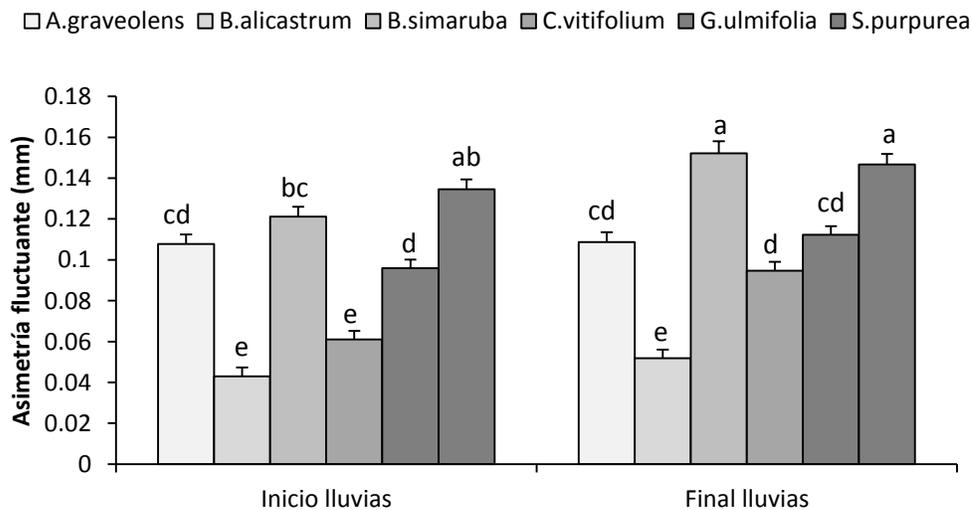


Figura 8. Diferencias en los niveles de asimetría fluctuante entre temporada\*especie ( $F= 3.7$ ; g.l.=5  $P< 0.0020$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

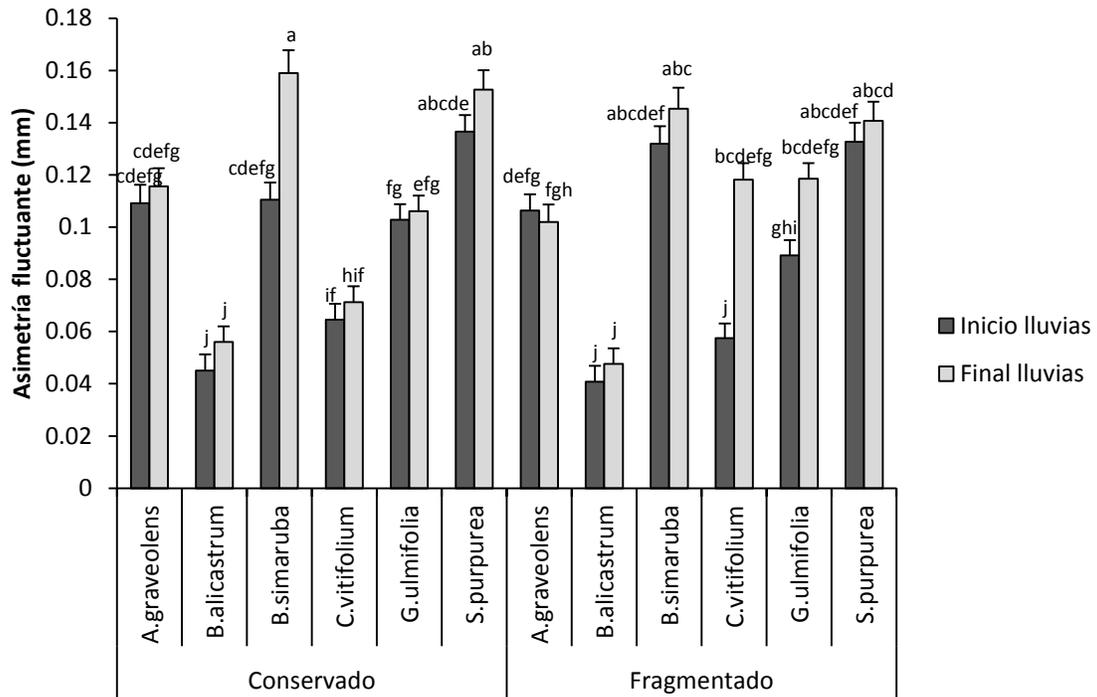


Figura 9. Diferencias en los niveles de asimetría fluctuante entre condición\*temporada\*especie ( $F = 5.8$ ; g.l.=5  $P < 0.0001$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P < 0.05$ ).

Los resultados para el tamaño de las hojas muestran diferencias significativas para la condición ( $F=4.3$ ; g.l:1  $P<0.0370$ ) (Figura 10). Siendo las hojas del bosque conservado las más grandes. Las temporadas también presentaron diferencias significativas ( $F=13.5$ ; g.l:1  $P<0.0002$ ) (Figura 11) presentando mayor tamaño las hojas en la temporada de inicio de lluvias. La interacción condición\*especie mostro diferencias significativas ( $F=26.8$ ; g.l:5  $P<0.0001$ ) (Figura 12). Para la interacción temporada\*especie de igual forma existen diferencias significativas ( $F=8.5$ ; g.l:5  $P<0.0001$ ) (Figura 13). La triple interacción (condición\*temporada\*especie) también muestra diferencias significativas ( $F=5.5$ ; g.l:5  $P<0.0001$ ) Observándose claramente que las hojas de *B.simaruba* y *C.vitifolium* fueron las de mayor tamaño en ambas condiciones y temporadas (Figura 14).

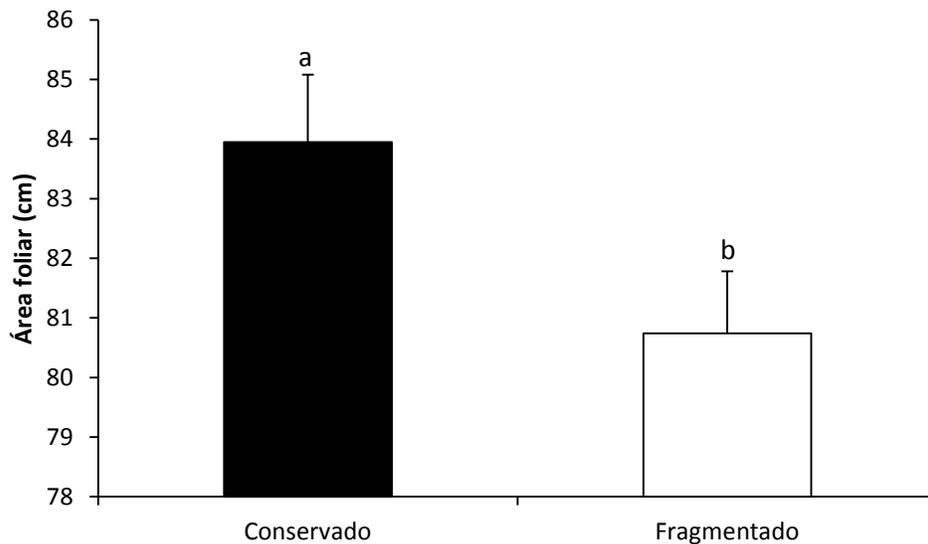


Figura 10. Diferencias en los tamaños de hoja entre condición (Condición:  $F=4.3$ ; g.l:1  $P<0.0370$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

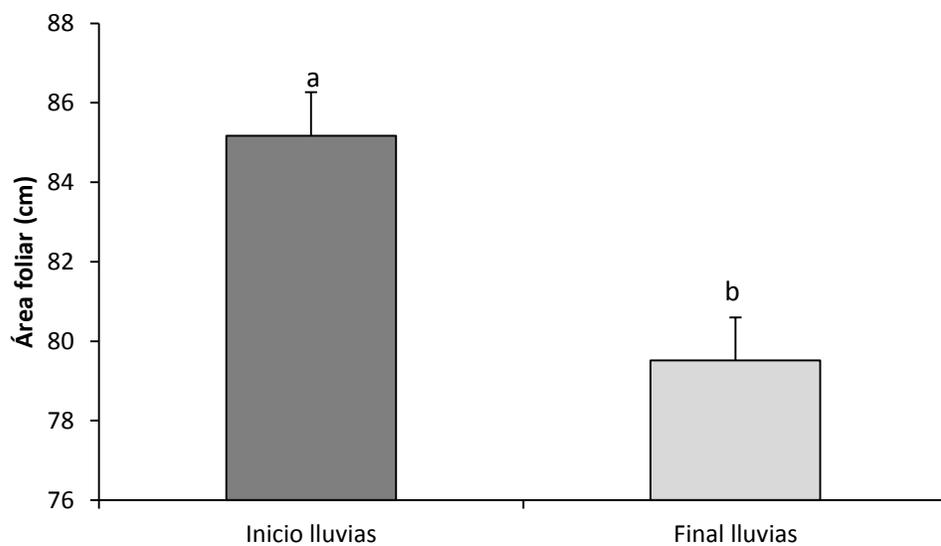


Figura 11. Diferencias en los tamaños de hojas entre temporadas (Temporada:  $F=13.5$ ; g.l:1  $P<0.0002$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ )

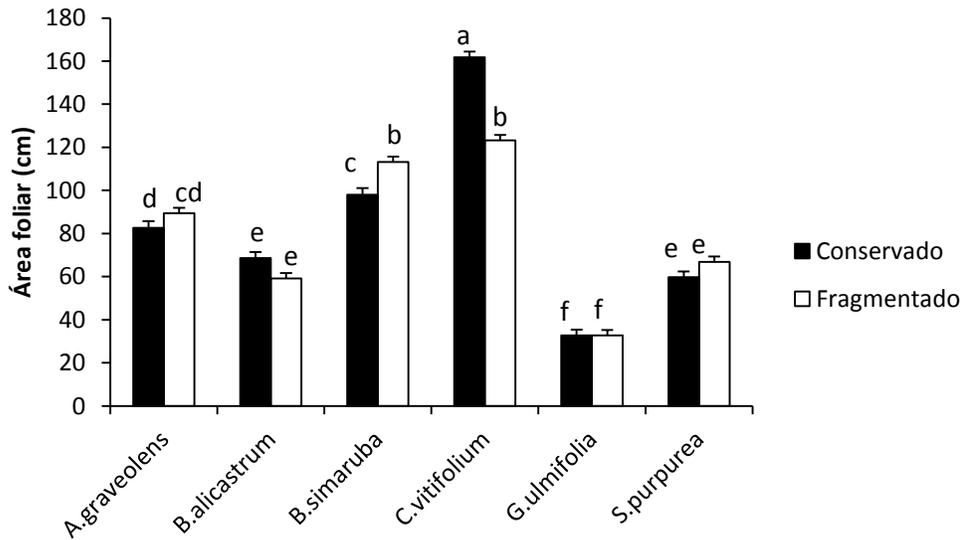


Figura 12. Diferencias en los tamaños de hojas entre condición\*especie ( $F=26.8$ ;  $g.l:5$   $P<0.0001$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

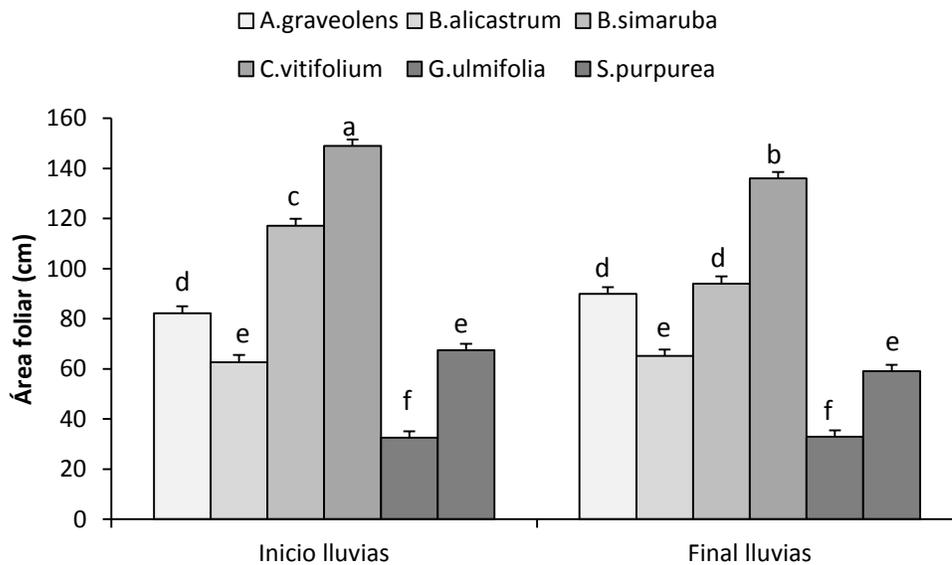


Figura 13. Diferencias en los tamaños de hojas entre temporada\*especie ( $F=8.5$ ;  $g.l:5$   $P<0.0001$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

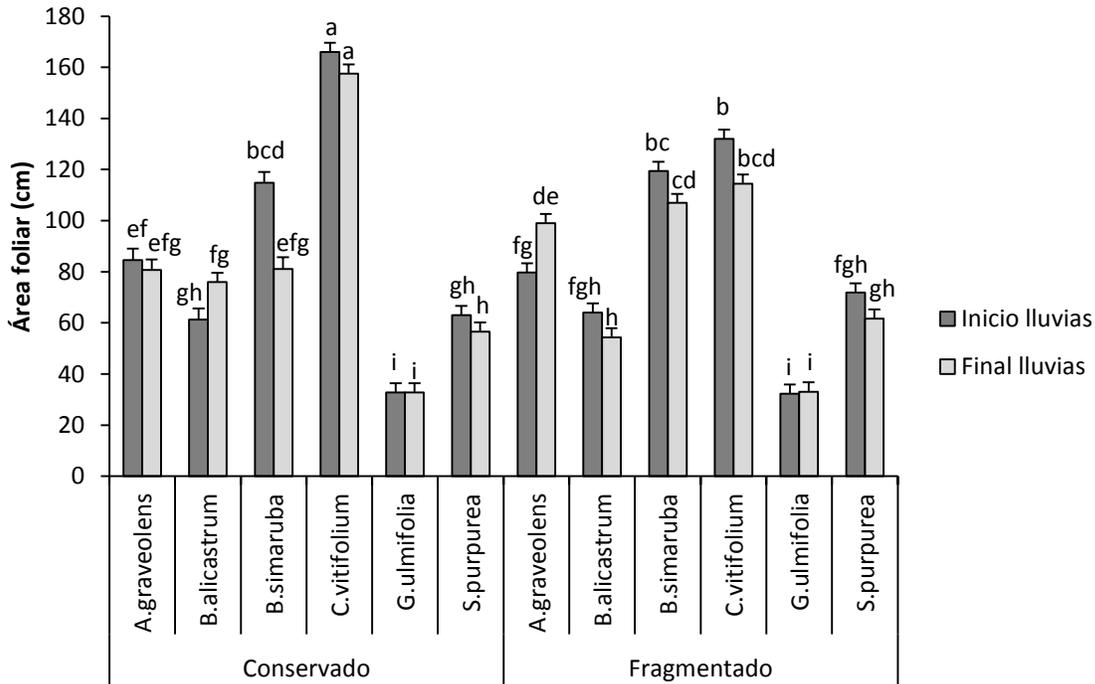


Figura 14. Diferencias en los tamaños de hojas entre condición\*temporada\*especie ( $F=5.5$ ;  $g.l:5$   $P<0.0001$ ). Letras diferentes indican medias distintas acorde a la prueba de Tukey-Kramer ( $P<0.05$ ).

Análisis de variación canónica, usando las coordenadas Procrustes muestran que la morfología de las hojas de *Cochlospermum vitifolium* para la temporada de lluvias fueron significativamente diferentes entre los individuos que ocurrieron en bosque conservado y fragmentado ( $X^2=110.35$   $df=16$   $p=3.3e-016$ , Figura 15a) al igual que para final de lluvias ( $X^2=114.7103$   $df=16$   $p<2.22045e-016$  Figura 15b).

a)

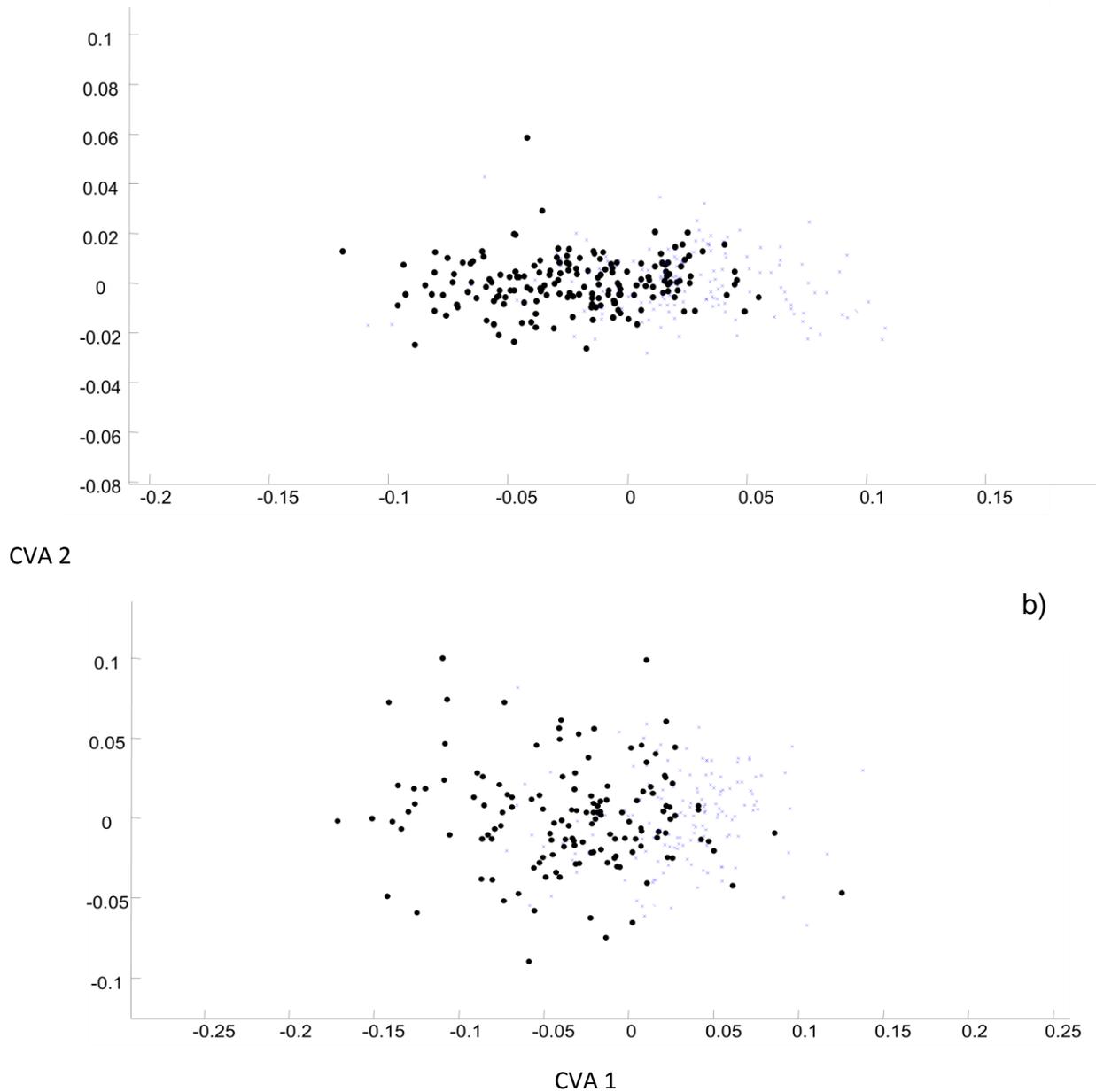


Figura 15. Diferencias en la morfología de la forma de la hoja entre sitios conservados y fragmentados en lluvias(a) y final lluvias (b) acorde al análisis de variación canónica

La placa delgada de análisis basado en la configuración media de la superposición de coordenadas mostró que las hojas del sitio fragmentado en lluvias y final de lluvias tienden a ser diferentes con respecto al conservado y el total de hojas para ambos sitios (Figura 16).

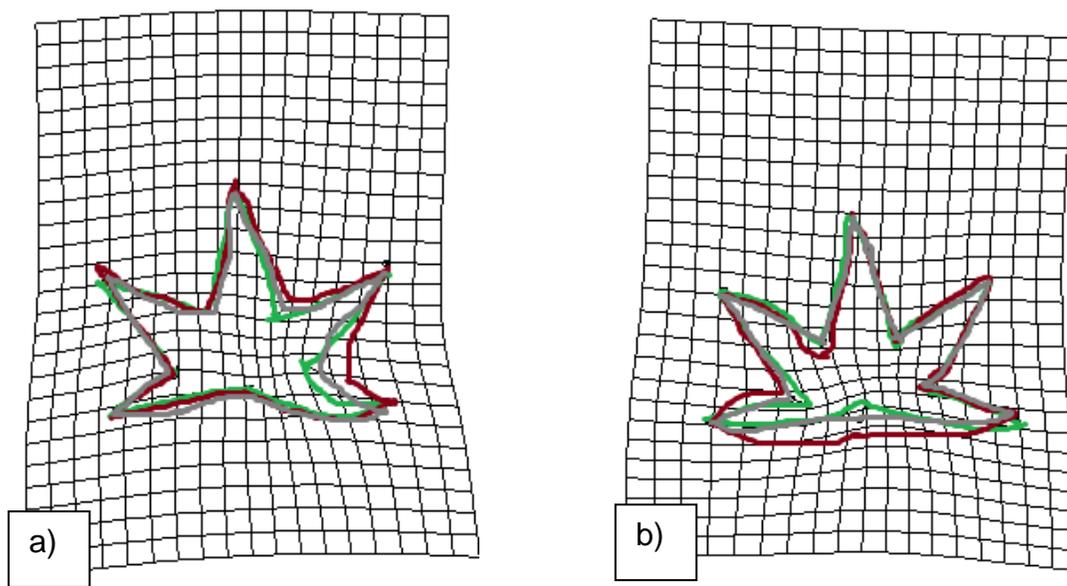


Figura 16. Cuadrícula de deformación que muestra la variación media de la forma de la hoja en el sitio conservado en lluvias(a) y final lluvias (b) relativa a los hábitats de hoja en sitio fragmentado (líneas verdes indican hojas conservadas, líneas rojas fragmentadas y línea gris total de hojas).

*Bursera simaruba* para la temporada de lluvias fue significativamente diferentes entre los individuos que ocurrieron en bosque conservado y fragmentado ( $X^2=83.0076$   $df=22$   $p=5.15155e-009$ , Figura 17a) al igual que para final de lluvias ( $X^2=81.6543$   $df=22$   $p=8.64027e-009$ , Figura 17b).

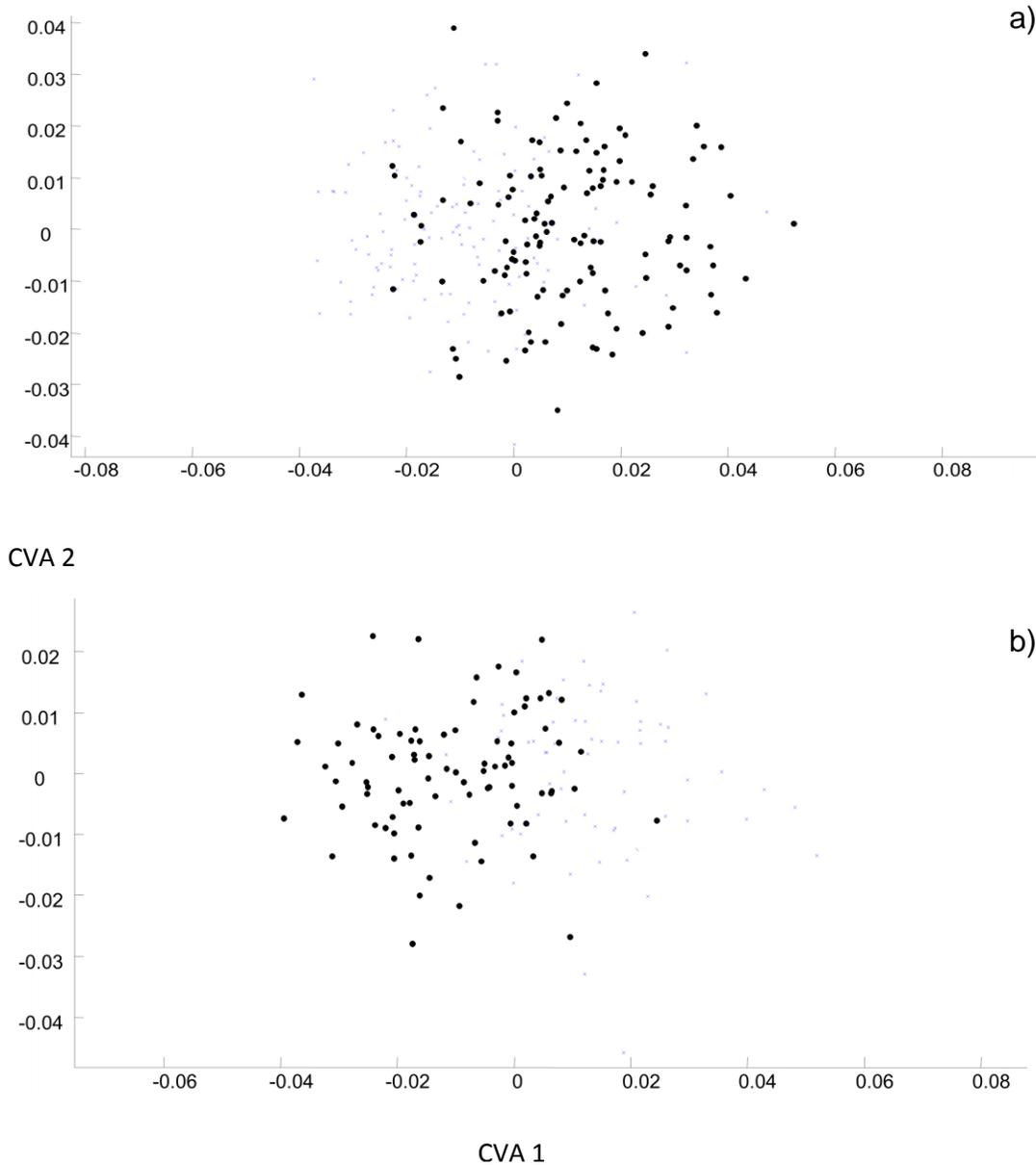


Figura 17. Diferencias en la morfología de la forma de la hoja entre sitios conservados y fragmentados en lluvias(a) y final lluvias (b) acorde al análisis de variación canónica.

La placa delgada de análisis basado en la configuración media de la superposición de coordenadas mostró que las hojas del sitio fragmentado en lluvias y final de lluvias tienden a ser diferentes con respecto al conservado y el total de hojas para ambos sitios (Figura 18).

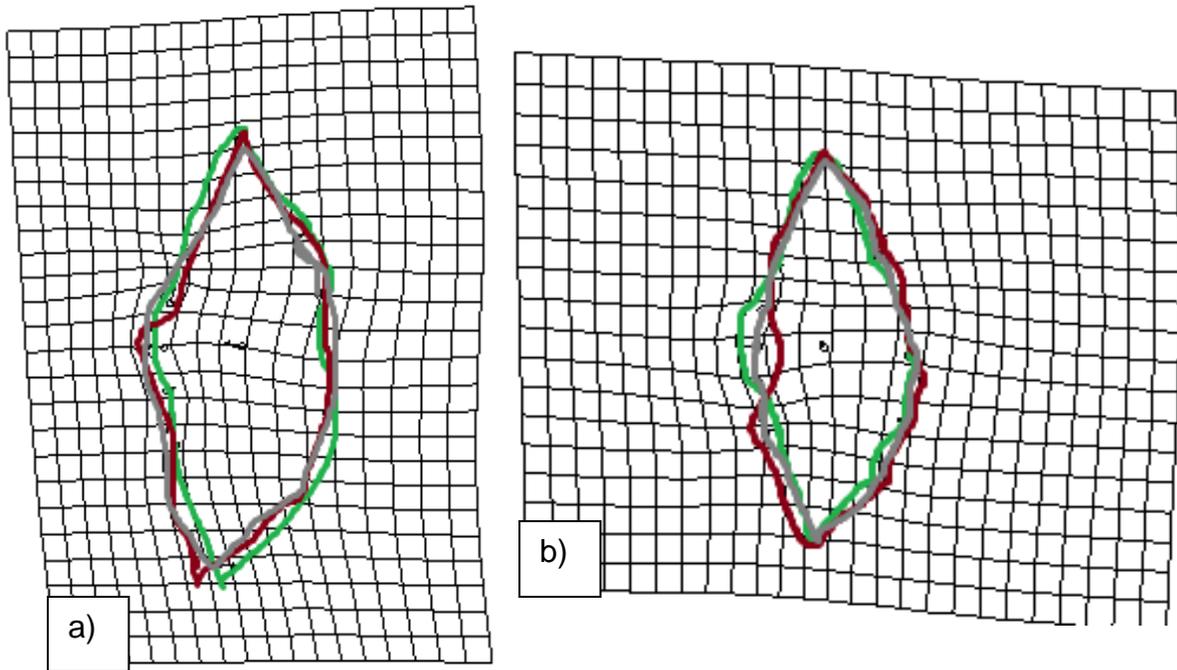


Figura 18. Cuadrícula de deformación que muestra la variación media de la forma de la hoja en el sitio conservado en lluvias(a) y final lluvias (b) relativa a los hábitats de hoja en sitio fragmentado (líneas verdes indican hojas conservadas, líneas rojas fragmentadas y línea gris total de hojas).

*Guazuma ulmifolia* para la temporada de lluvias fue significativamente diferentes entre los individuos que ocurrieron en bosque conservado y fragmentado ( $X^2=73.9553$   $df=30$   $p=0.005$ , Figura 19a) al igual que para final de lluvias ( $X^2=73.0115$   $df=30$   $p=0.005$  Figura 19b)

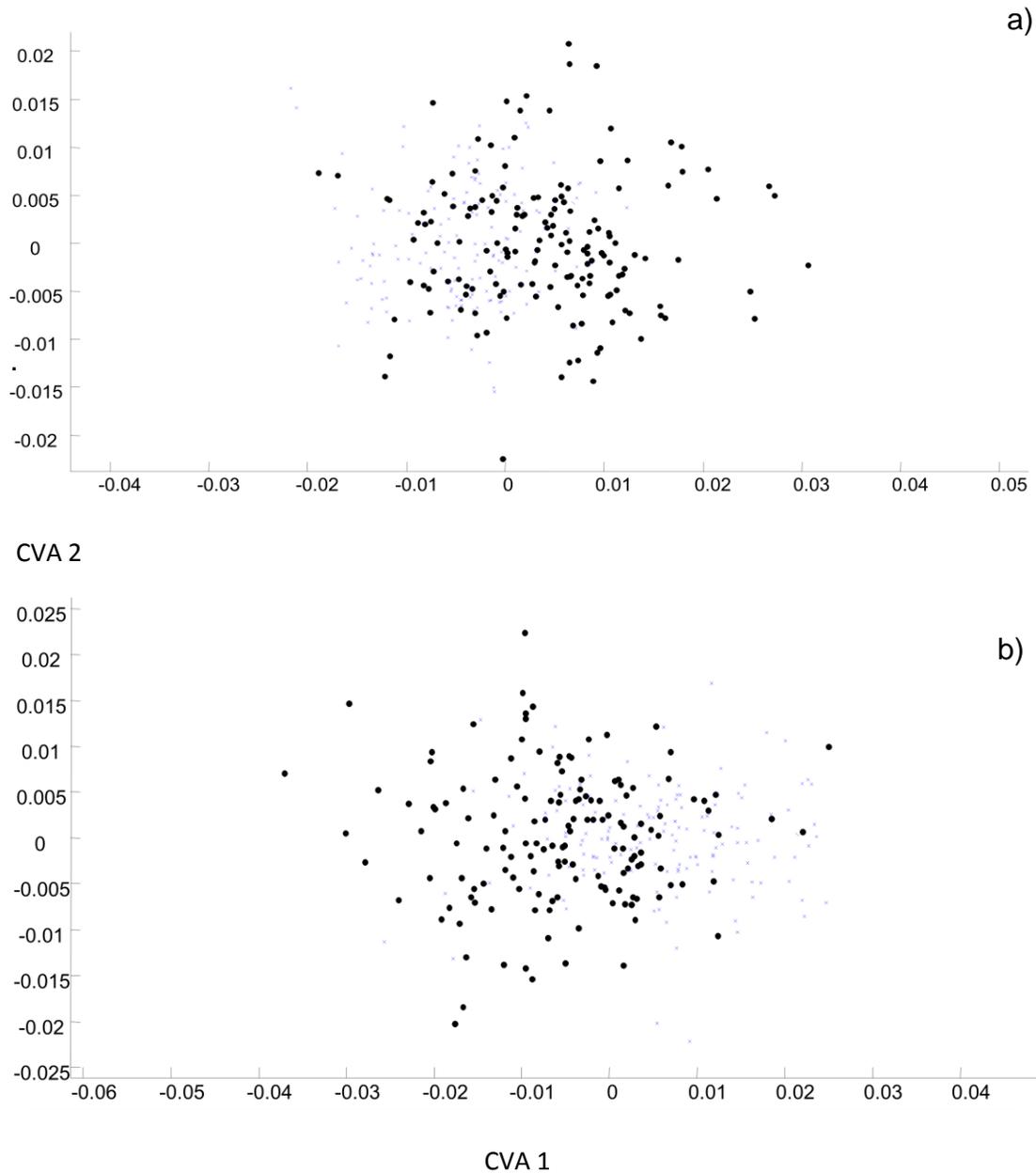


Figura 19. Diferencias en la morfología de la forma de la hoja entre sitios conservados y fragmentados en lluvias(a) y final lluvias (b) acorde al análisis de variación canónica.

La placa delgada de análisis basado en la configuración media de la superposición de coordenadas en lluvias mostró que las hojas del sitio fragmentado tienden a encogerse del ápice y alargarse de la base. Las del conservado se alargan del ápice y se encogen de la base con respecto a la referencia (total de hojas para ambos sitios) (Figura 20a). En cuanto al final de lluvias se muestra que las hojas del sitio fragmentado tienden a alargarse en dirección al ápice y las del conservado a encogerse con respecto a la referencia (total de hojas para ambos sitios) (Figura 20b)

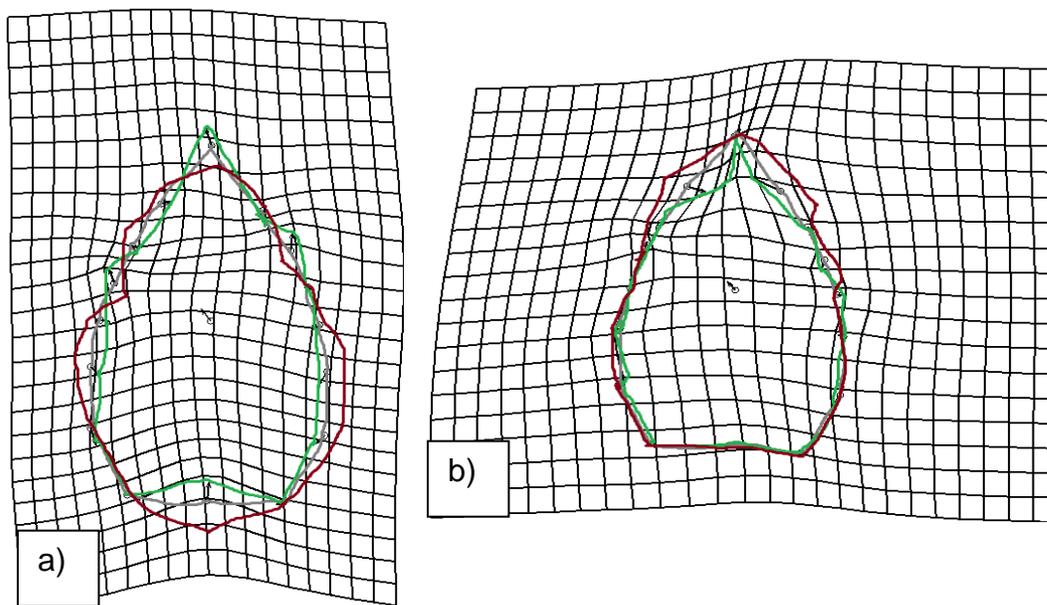


Figura 20. Cuadrícula de deformación que muestra la variación media de la forma de la hoja en el sitio conservado en lluvias(a) y final lluvias (b) relativa a los hábitats de hoja en sitio fragmentado (líneas verdes indican hojas conservadas, líneas rojas fragmentadas y línea gris total de hojas).

*Spondias purpurea* para la temporada de lluvias fue significativamente diferentes entre los individuos que ocurrieron en bosque conservado y fragmentado ( $X^2=88.6821$   $df=22$   $p=5.73854e-010$ , Figura 21a) al igual que para final de lluvias ( $X^2=50.5872$   $df=22$   $p=0.000488238$  Figura 21b)

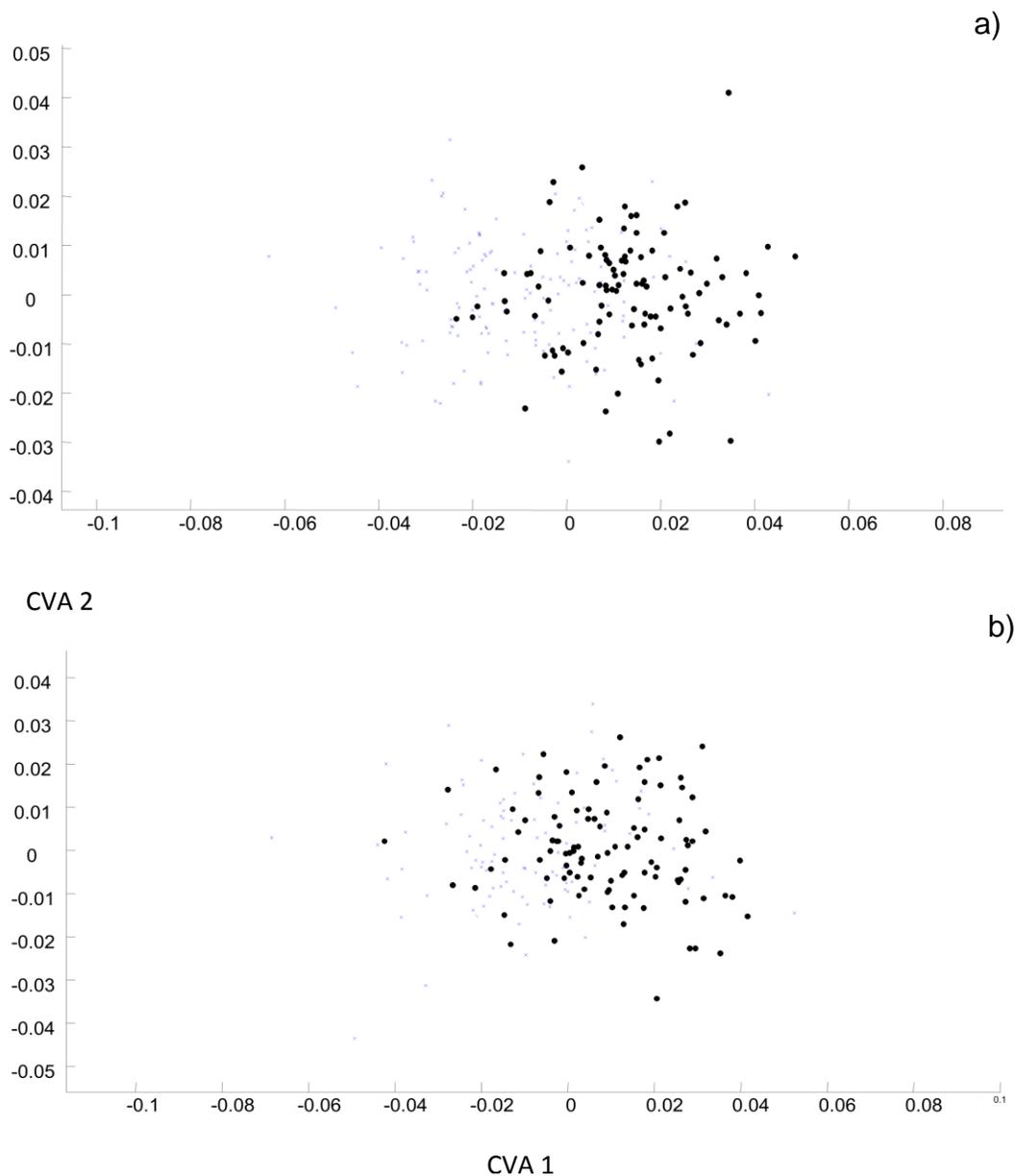


Figura 21. Diferencias en la morfología de la forma de la hoja entre sitios conservados y fragmentados en lluvias(a) y final lluvias (b) acorde al análisis de variación canónica.

La placa delgada de análisis basado en la configuración media de la superposición de coordenadas para inicio de lluvias y final de lluvias mostró que las hojas del sitio fragmentado tienden a ser diferentes con respecto al conservado y el total de hojas para ambos sitios (Figura 22).

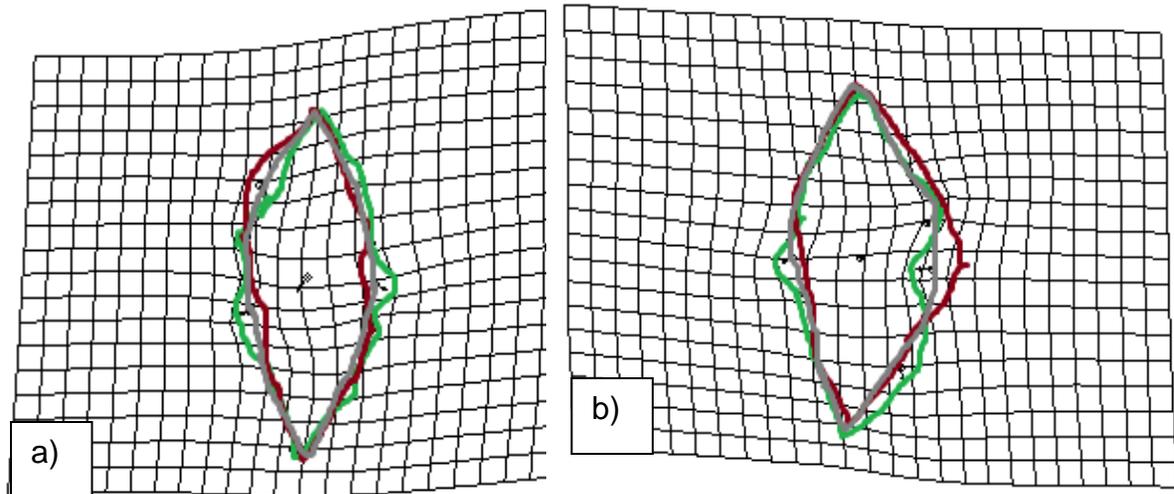


Figura 22. Cuadrícula de deformación que muestra la variación media de la forma de la hoja en el sitio conservado en lluvias(a) y final lluvias (b) relativa a los hábitats de hoja en sitio fragmentado (líneas verdes indican hojas conservadas, líneas rojas fragmentadas y línea gris total de hojas)

*Brosimum alicastrum* para la temporada de lluvias fue significativamente diferentes entre los individuos que ocurrieron en bosque conservado y fragmentado ( $X^2=99.9972$   $df=30$   $p=1.85869e-009$ , Figura 23a) al igual que para final de lluvias ( $X^2=98.6137$   $df=30$   $p=3.07e-009$  Figura 23b)

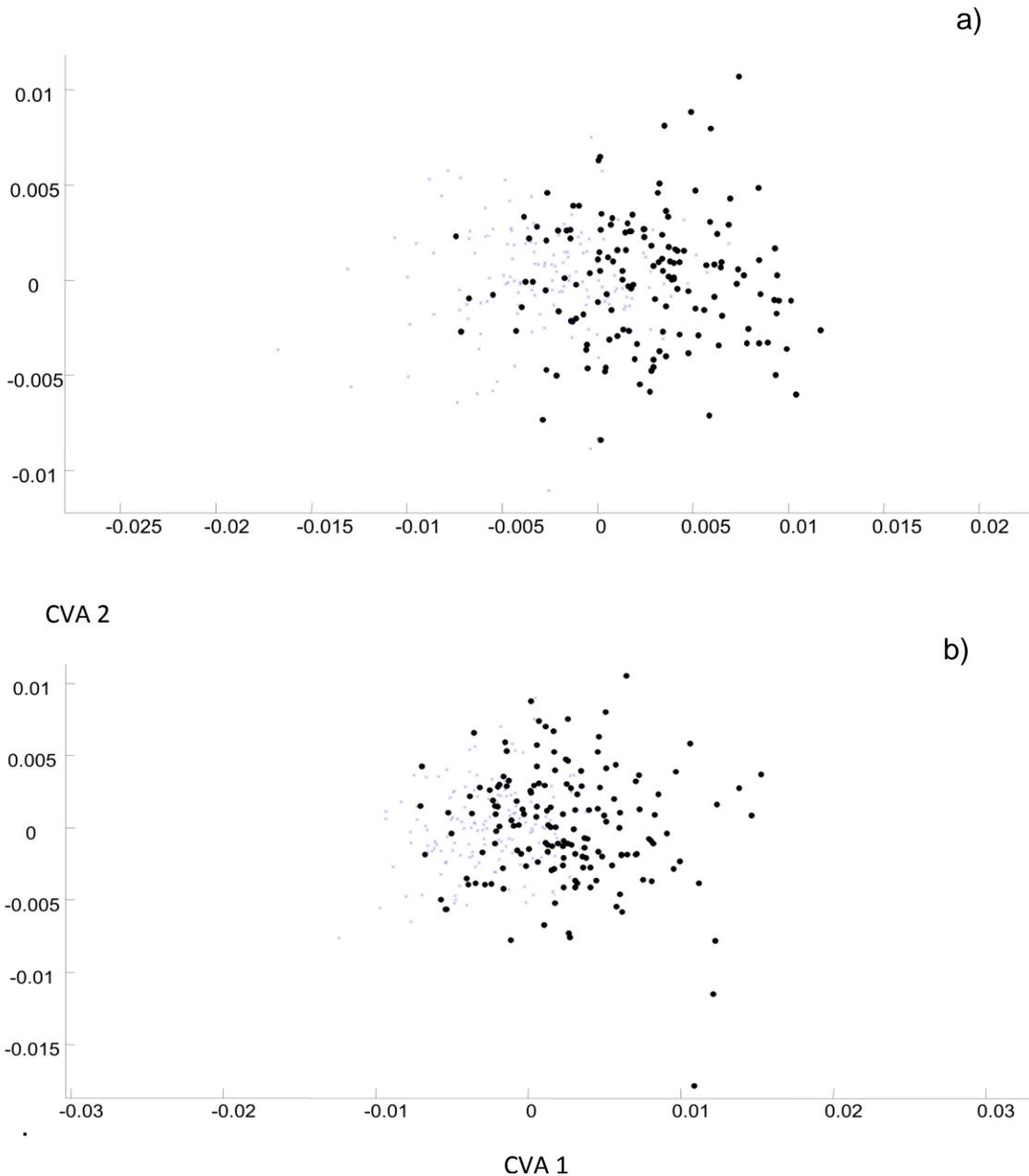


Figura 23. Diferencias en la morfología de la forma de la hoja entre sitios conservados y fragmentados en lluvias(a) y final lluvias (b) acorde al análisis de variación canónica.

La placa delgada de análisis basado en la configuración media de la superposición de coordenadas mostró que las hojas del sitio fragmentado en inicio de lluvias y final de lluvias tienden a ser diferentes con respecto al conservado y el total de hojas para ambos sitios (Figura 24)

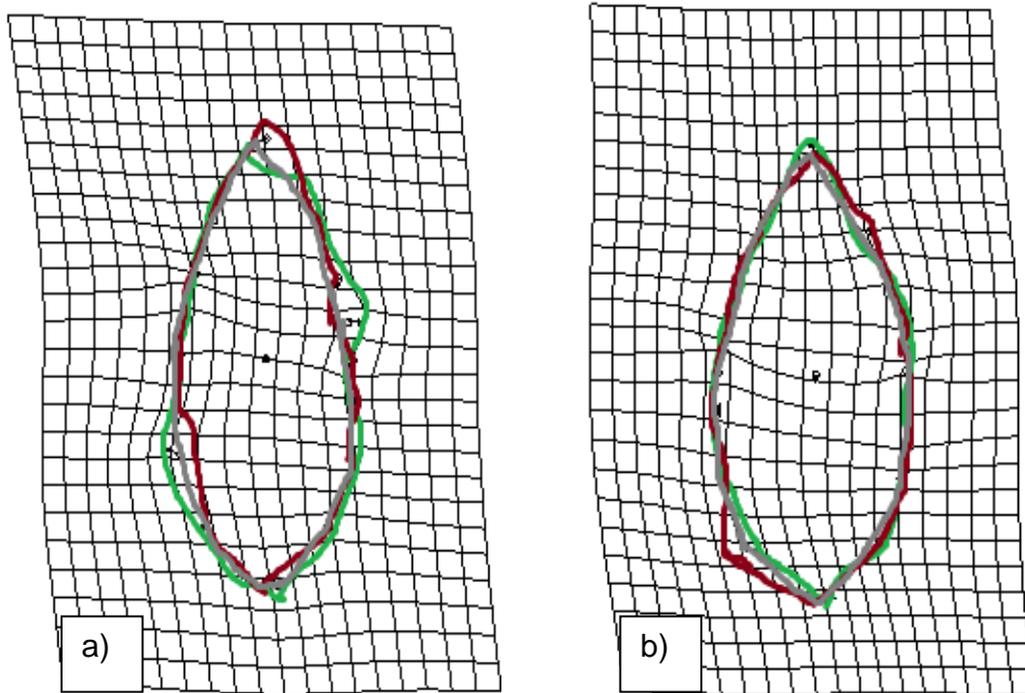


Figura 24. Cuadrícula de deformación que muestra la variación media de la forma de la hoja en el sitio conservado en lluvias(a) y final lluvias (b) relativa a los hábitats de hoja en sitio fragmentado (líneas verdes indican hojas conservadas, líneas rojas fragmentadas y línea gris total de hojas)

*Astronium graveolens* para la temporada de lluvias fue significativamente diferentes entre los individuos que ocurrieron en bosque conservado y fragmentado ( $X^2=152.3121$   $df=22$   $p<2.22045e-016$  Figura 25a) al igual que para final de lluvias ( $X^2=118.2651$   $df=22$   $p=3.55271e-015$ Figura 25b)

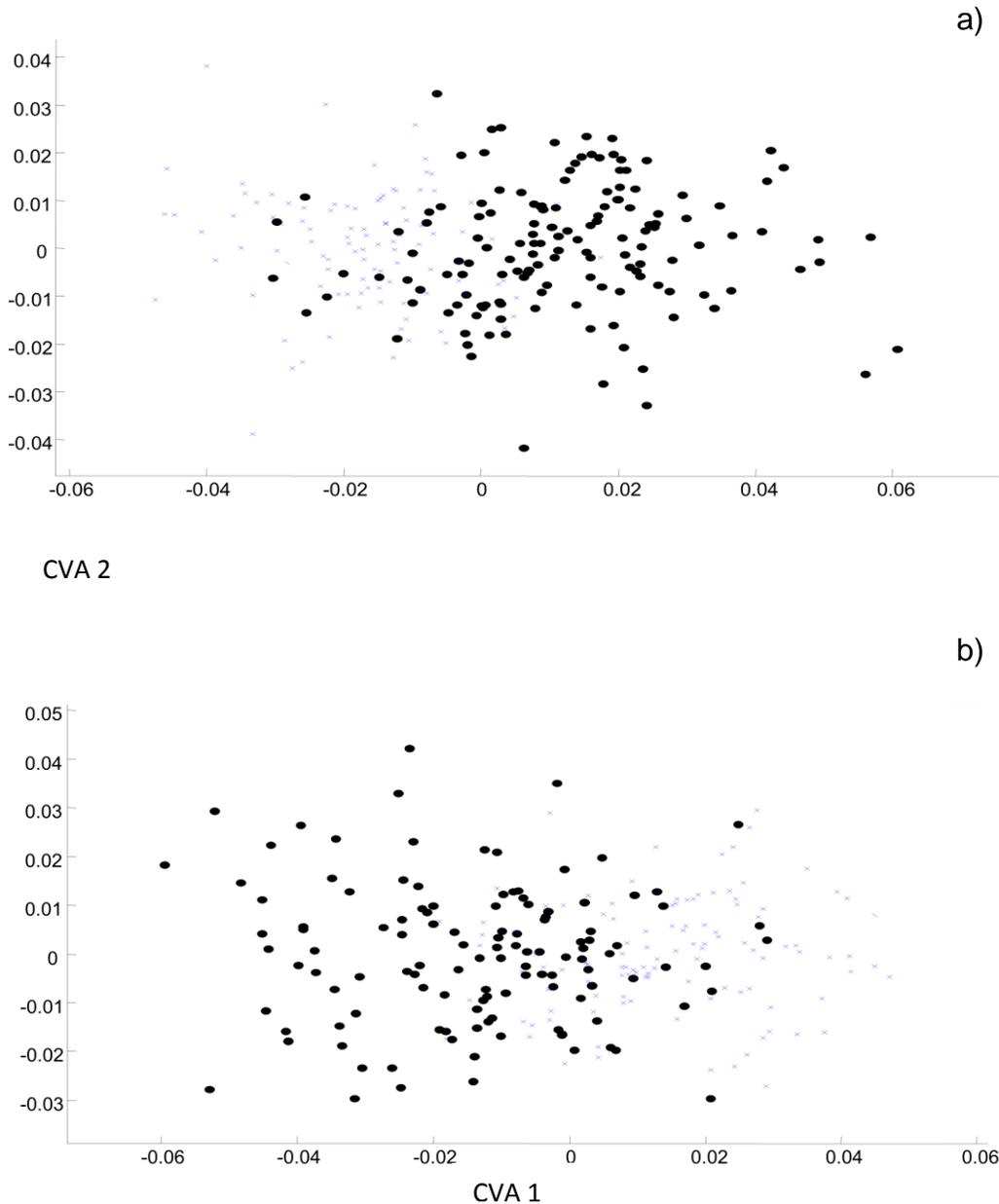


Figura 25. Diferencias en la morfología de la forma de la hoja entre sitios conservados y fragmentados en lluvias(a) y final lluvias (b) acorde al análisis de variación canónica.

La placa delgada de análisis basado en la configuración media de la superposición de coordenadas mostró que las hojas del sitio fragmentado en lluvias y final de lluvias tienden a ser diferentes con respecto al conservado y el total de hojas para ambos sitios (Figura 26)

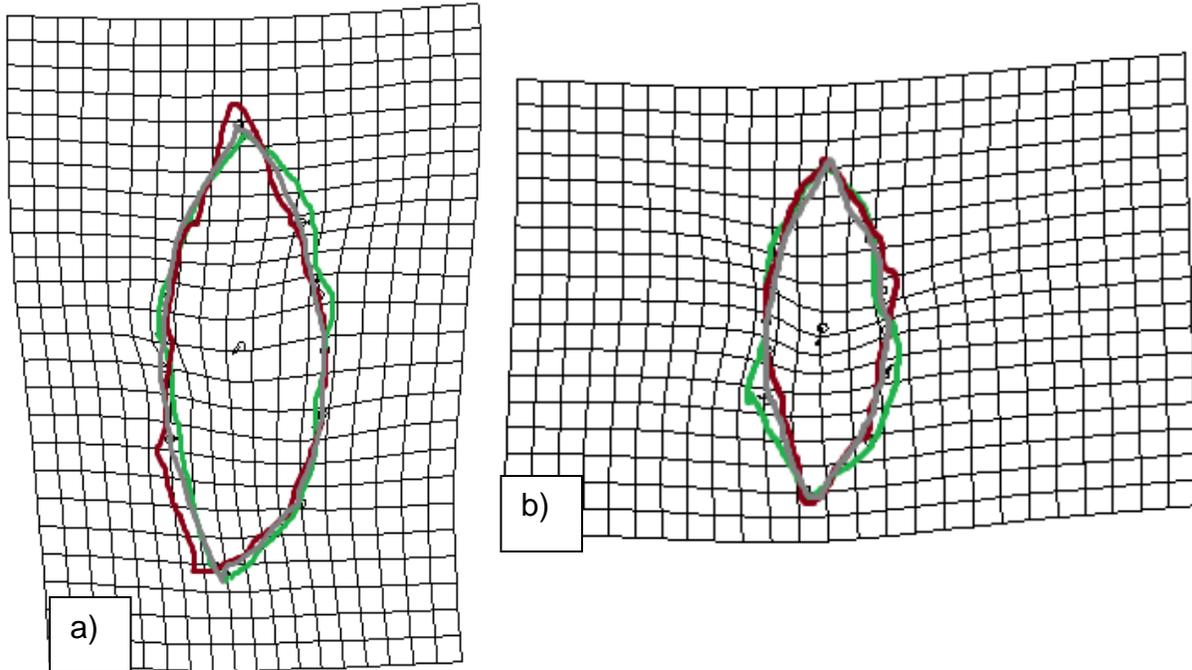


Figura 26. Cuadrícula de deformación que muestra la variación media de la forma de la hoja en el sitio conservado en lluvias(a) y final lluvias (b) relativa a los hábitats de hoja en sitio fragmentado (líneas verdes indican hojas conservadas, líneas rojas fragmentadas y línea gris total de hojas)

## DISCUSIÓN

Los resultados para AF (Asimetría fluctuante) no mostraron diferencias significativas en los sitios conservado y fragmentado, lo cual nos lleva a pensar que la fragmentación en las especies y temporadas no está ocasionando asimetría en las hojas de los individuos. Se esperaba que como consecuencia a la baja disponibilidad de nutrientes, alto grado de insolación, baja humedad en el suelo y estrés hídrico que ocurren en estos sitios, las hojas presentaran un mayor nivel de asimetría, como lo reportado por Fair y Breshears (2005). Sin embargo, los resultados obtenidos en este trabajo pueden deberse a diferentes factores que podrían estar operando en el bosque conservado, como son los mayores niveles de herbivoría, la cual también ocasiona asimetría fluctuante en las hojas, esto se podría estar equilibrando con la deformación de las hojas como se tiene documentado que ocurre en el bosque fragmentado debido al estrés hídrico (Kruess y Tschardtke 2000).

En cuanto a las temporadas, la asimetría es mayor al final de lluvias para ambas condiciones en este estudio, indicando que la inestabilidad del desarrollo que se muestra en las hojas (mayores niveles de asimetría fluctuante) pudiera deberse al estrés hídrico sufrido en esta temporada, además de que los árboles del bosque tropical seco se preparan para tirar las hojas y así poder optimizar sus requerimientos hídricos indispensables para su supervivencia, crecimiento y reproducción (Murphy y Lugo 1986).

Las especies más asimétricas fueron *Astronium graveolens*, *Bursera simaruba* y *Spondias purpurea* sugiriéndonos que las hojas compuestas en especial los folíolos son más inestables en ambas condiciones del bosque tropical seco debido a la expansión rápida y traslocación de recursos que sufren, en comparación de las hojas simples en donde se observaron bajos niveles de AF.

Como ya se mencionó los altos niveles de AF no sólo pueden deberse a factores abióticos como la fragmentación, sino también a factores bióticos como la competencia, parasitismo, depredación y herbivoría (Møller y Shykoff 1999). En este trabajo se observó claramente que una de las especies de árboles tropicales que presentó mayor herbivoría *Spondias purpurea* presentó mayores niveles de AF, lo que nos sugiere que la herbivoría está generando AF en esta especie debido al estrés biótico (Cuevas-Reyes *et al* 2011, Cornelissen y Stiling 2005, Telhado *et al* 2010).

Por otro lado, de acuerdo a los resultados de morfometría geométrica, la fragmentación está cambiando la forma de las hojas para las seis especies de árboles tropicales estudiados, presentándose niveles de deformación significativa, en algunas especies más que en otras, esto basado en la resistencia (Schlichting y Pigliucci, 1998) o plasticidad fenotípica (Valladares *et al* 2000) de cada especie a las condiciones adversas del ambiente (Agrawal, 2001). La fragmentación del hábitat en algunos casos está provocando que las hojas se alarguen, acorten y ensanchen inclusive sin importar la temporada de inicio de lluvias y final de lluvias, lo que nos habla de la fuerte presión que ejerce la fragmentación en las comunidades de árboles tropicales, produciendo rasgos fenotípicos endebles que van a repercutir de forma directa en el crecimiento, desarrollo y adecuación de los individuos (Anciaes y Marini 2000). Trabajos como los de Fair y Breshears (2005) mencionan que las hojas son más susceptibles a deformarse en sitios bajo estrés. Lo cual indica que los ambientes fragmentados tienden a tener hojas más asimétricas y deformes.

El tamaño de las hojas para las especies de árboles tropicales fue mayor en el sitio conservado ya que es el sitio con mayor disponibilidad de nutrientes y en el que existe una mayor humedad relativa de agua tanto en el aire como en el suelo. El agua del suelo por permanecer en la sombra bajo la copa de los árboles de grandes doseles evita la evaporación permaneciendo saturada en los poros del suelo (Domingo-Santos *et al* 2006). Además, las hojas son más grandes en inicio de lluvias probablemente a la alta precipitación que se da en la zona, en

comparación de la temporada de final de lluvias, que es cuando no llueve y las hojas se encuentran deshidratadas y poco turgentes (Whitham *et al* 1978).

De manera general nuestro estudio muestra y sugiere empíricamente la presencia de plasticidad fenotípica asociada a cambios en la morfología foliar en todas las especies de las seis estudiadas. Finalmente, podemos concluir que la morfometría geométrica y la asimetría fluctuante permiten un análisis y una descripción cuantitativa de la variación en la forma de las hojas de plantas tropicales en ambientes contrastantes del bosque tropical seco del municipio de Lázaro Cárdenas, Michoacán.

---

**LITERATURA CITADA**

- Agrawal AA (2001) **Phenotypic plasticity in the interaction and evolution of species.***Science*. 294: 321–326
- Aizen, M. A. y P. Feinsinger. 1994. **Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentina.** "Chaco Serrano" *Ecological Applications* 4: 378-392.
- Baskin C. C. y J. M. Baskin. 1998. **Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination.** Academic Press, London, United Kingdom. 666 pp.
- Basset, Y. 1992. **Host specificity of arboreal and free-living insect herbivores in rain forest.** *Biol. J. Linn. Soc.* 47:115-133.
- Benítez-Malvido, J. y Martínez-Ramos, M. 2003. **Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia.** *Conservation Biology* 17: 389–400.
- Coley, P. D. y T. M. Aide. 1991. **Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad leaved forests.** 25-49 pp. *In:* Price, P. W., Lewinsohn, T. M. Wilson, G. W. Fernández, W.W. Benson (eds.). *Plant-Animal Interactions: Evolution, Ecology in Tropical and Temperate Regions.* John Wiley y Sons. Nueva York.
- Connor, E. F., y Taverner M. P. 1997. **The evolution and adaptive significance of the leaf-mining habit.** *Oikos* 79:6-25.
- Crawley, M. J. 1985. **Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions.** Blackwell Scientific, Oxford, U.K.
- Cuevas-Reyes, P., M. Quesada y K. Oyama. 2006. **Abundance and leaf damage caused by gall-inducing Insects in a Mexican tropical dry forest.** *Biotropica*, 38(1):107–115.
- Cuevas-Reyes, P., Oyama, K., González-Rodríguez, A., Fernandes, G.W., Mendoza Cuenca, L., 2011a. **Contrasting herbivory patterns and leaf fluctuating asymmetry in *Heliocarpus pallidus* between different habitat types within a Mexican tropical dry forest.** *J. Trop. Ecol.* 27, 383–391.
- Cuevas-Reyes, P., Gilberti, L. González-Rodríguez, A. & Fernandes, G.W. 2012.
-

---

**Patterns of herbivory and fluctuating asymmetry in *Solanum lycocarpum* St. Hill (Solanaceae) along an urban gradient in Brazil.**  
Ecological.

- Cuevas-Reyes, P., Gilberti L., González-Rodríguez A., Wilson Fernandes G. 2013. **Patterns of herbivory and fluctuating asymmetry in *Solanum lycocarpum* St. Hill (Solanaceae) along an urban gradient in Brazil.** Ecological Indicators 557–561.
- Cornelissen, T., Stiling, P., y Drake, B. (2003). **Elevated CO<sub>2</sub> decreases leaf fluctuating asymmetry and herbivory by leaf miners on two oak species.** *Global Change Biology*, 10, 27–36.
- Cornelissen, T., y Stiling, P. (2005). **Perfect is best: Low leaf fluctuating asymmetry reduces herbivory by leaf miners.** *Oecologia* 142, 46–56.
- Clements, F.E. 1916. **Plant succession: An analysis of the development of the vegetation.** Carnegie Institute. Washington, D.C.
- Denslow, J.S. Y S. Guzman. 200. **Variation in stand structure, light, and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence in Panamá.** *Journal of Vegetation Science* 11.201.212.
- Díaz M. Pulido F.J. y Moller A.P. 2004. **“Herbivore effects on developmental instability and fecundity of homl oaks”.** *Oecology* 139:224-234.
- Didham, R. K. 1997. **An overview of invertebrate responses to forest fragmentation.** In: *Forests and Insects.* Edts. A. D. Watt, N.E. Stork and M.D. Hunter. Chapman and Hall, London U.K. p. 303-320
- Dirzo, R. y C. Domínguez. 1995. **Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests.** p. 304-345. In S. Bullock, S. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally dry tropical forests.* Cambridge University, Massachusetts.
- Domingo-Santos J.M, Fernandez de Villaran S.J, Corral E y Arraras R. 2006. **Estimación de la capacidad de retención de agua en el suelo: revision del parámetro CRA.** *Invest Agrar: Sist Recur For* 15(1), 14-23.
- Faira J.M y Breshears D.D. 2005. **Drought stress and fluctuating asymmetry in *Quercus undulata* leaves: confounding effects of absolute and relative amounts of stress?.** *Journal of Arid Environments* 235–249
-

- 
- Godfray, H. C. J. 1994. **Parasitoids: Behavioural and Evolutionary Ecology**. Princeton University Press. Chichester. USA. 473 pp.
- González-Rodríguez A y K. Oyama 2005. "**Leaf morphometric variation in *Quercus affinis* and *Q.laurina*(Fagaceae), two hybridizing Mexican red oaks**. Botanical Journal of the Linnean Society, 147, 427–435.
- Gomez-Pompa, A. y C. Vazquez-Yanes. 1981. **Sucesional studies of a rain forest in Mexico**. Pp. 246-266. En: D.C. west, H. H. Shugart and D.B. Botki (Eds.) Forest succession: concepts and application. Springer Verlag, New York.
- Gleason, H.A. 1926. **The individual concept of the plant association**. Bulletin of the Torrey Botanical Club 53:7-26.
- Harper, J.L.1969. **The role of predation in vegetational diversity**. Brookhaven Symposia in biology 22: 48-62.
- Howe, H. F. y L. C. Westley. 1988: **Ecological relationships of plants and animals**. Oxford University Press. New York.
- Huntly, N. 1991. **Herbivores and the dynamics of communities and ecosystem**. Ann. Rev. Ecol. Syst.22; 477-503.
- INEGI. 2009. **Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, Lázaro Cárdenas, Michoacán de Ocampo**. Clave geoestadística 16052.INEGI. México.
- Marquis, RJ. 1984. **Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant**. Science 226: 537-539.
- Moller A.P, Shykoff P. 1999. "**Morphological developmental stability in plants: patterns and causes**". International Journal of Plant Sciences, 160, S135–S146.
- Murcia, C. 1995. **Edge effects in fragmented forests: implications for conservation**. Trends in Ecology and Evolution 10: 58-62
- Murphy, P.G., Lugo, A.E., 1986. **Ecology of tropical dry forest**.Annual Review Ecology and Systematic 17, 67±88.
- Opler, R.A., G.W. Frankie y H.G. Baker. 1976. **Rainfall as a factor in the synchronization, release and timing of anthesis by tropical trees and shrubs**. Journal of Biogeography 3: 231-236.
-

- Oyama, K. y F. Espinoza. 1986. **Ciencias revista de difusión. La interacción de dos factores (inundación y herbivoría) pueden afectar tanto la tasa de mortalidad como la de crecimiento.** No. 9: 38- 45.
- Reich, P.B Y R. Borchert. 1984. **Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica.** Journal of Ecology 72; 61-74.
- Sánchez L. E. 2008. **Efecto de la fragmentación en los niveles de herbivoría en los diferentes estadios de desarrollo de *Astronium graveolens*; en la reserva de la biosfera de Chamela-Cuixmala Jalisco, México.**, Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología-UMSNH. Mich., México Pp. 47
- Saldarriaga, J.G., D.C. WELL, M.L Tharp y C. Uhl. 1988. **Long.term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro Of Colombia and Venezuela.** Journal of ecology 76: 938-958.
- Schlichting CD, Pigliucci M (1998) **Phenotypic evolution: a reaction norm.** In SC Stearns (ed), **The evolution of life histories.** Oxford, Oxford University Press.
- Silvertown J. y D. Charlesworth. 2001. **Plant population biology.** Blackwell Science, Oxford, United Kingdom. 347 pp.
- Stone, C.y P.E. Bacon. 1995. **Influence of insect herbivory on the decline of black box (*Eucalyptus largiflorens*).** Australian J. Bot. 43: 555-564.
- Vaughton G. y M. Ramsey. 1998. **Sources and consequences of seed mass variation in *Banksia marginata* (Proteaceae).** Journal of Ecology 86: 563-573.
- Valladares Fernando, Wright S. Joseph, Lasso Eloisa, Kitajima Kaoru, Pearcy Robert W. 2000. **Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest.** Ecology Vol. 81. No.7 pp 1925-1936.

## DISCUSIÓN GENERAL

Los resultados para AF (Asimetría fluctuante) no mostraron diferencias significativas en los sitios conservado y fragmentado, lo cual nos lleva a pensar que la fragmentación en las especies y temporadas no está ocasionando asimetría en las hojas de los individuos. Se esperaba que como consecuencia a la baja disponibilidad de nutrientes, alto grado de insolación, baja humedad en el suelo y estrés hídrico que ocurren en estos sitios, las hojas presentaran un mayor nivel de asimetría, como lo reportado por Fair y Breshears (2005). Sin embargo, los resultados obtenidos en este trabajo pueden deberse a diferentes factores que podrían estar operando en el bosque conservado, como son los mayores niveles de herbivoría, la cual también ocasiona asimetría fluctuante en las hojas, esto se podría estar equilibrando con la deformación de las hojas como se tiene documentado que ocurre en el bosque fragmentado debido al estrés hídrico (Kruess y Tschardt 2000).

En cuanto a la correlación, no existió relación entre herbivoría y asimetría fluctuante para cuatro especies: *Bursera simaruba*, *Guazuma ulmifolia*, *Brosimum alicastrum* y *Astronium graveolens* de las seis estudiadas, lo que significa que la herbivoría no está generando asimetría en ninguna de estas cuatro especies, sino más bien los niveles de asimetría fluctuante se deben a otros factores, como la fragmentación que puede estar provocando plasticidad fenotípica en las hojas (Rasmuson 2002). Las especies que presentaron una correlación entre mayores niveles de herbivoría versus mayores niveles de asimetría fluctuante fueron *Cochlospermum vitifolium* únicamente en el bosque fragmentado, lo que sugiere que esta especie en este sitio en particular, la herbivoría está generando asimetría fluctuante (Figura 8). *Cochlospermum vitifolium* es una especie de rápido crecimiento lo cual explica los niveles altos de herbivoría debido a la presión de selección por parte de los herbívoros (Capítulo 1). Además podrían estar otros factores implicados a la respuesta de la plasticidad fenotípica de las hojas, como la baja heterogeneidad genotípica. Otra especie que presentó correlación entre herbivoría y asimetría fluctuante fue *Spondias purpurea*, sólo que la correlación

fue únicamente en el sitio conservado muy posiblemente debida a los altos niveles de herbivoría que ocurren en esta especie y condición (Capítulo 1) y (Figura 9). Al realizar los análisis de manera general, se muestra en las seis especies de árboles tropicales una correlación en la condición de bosque fragmentado (Figura 10).

De esta forma, los mayores niveles de herbivoría de acuerdo a los análisis estadísticos ocurridos ya sean para una condición o especie en particular, están correlacionados con mayores niveles de asimetría fluctuante en este trabajo, lo que nos lleva a pensar que la herbivoría podría estar generando asimetría fluctuante.

Por otra parte, de acuerdo a los resultados de morfometría geométrica, la fragmentación está cambiando la forma de las hojas para las seis especies de árboles tropicales estudiados, presentándose niveles de deformación significativa, en algunas especies más que en otras, esto de acuerdo a la resistencia o plasticidad fenotípica de cada especie a las condiciones adversas del ambiente (Schlichting y Pigliucci, 1998; Valladares *et al.*, 2000; Agrawal, 2001). La fragmentación del hábitat en algunos casos está provocando que las hojas se alarguen, acorten y ensanchen inclusive sin importar la temporada de inicio de lluvias y final de lluvias, lo que nos habla de la fuerte presión que ejerce la fragmentación en las comunidades de árboles tropicales, produciendo rasgos fenotípicos endebles que van a repercutir de forma directa en el crecimiento, desarrollo y adecuación de los individuos (Anciaes y Marini 2000).

La herbivoría se ha documentado que cuando se modifica, ejerce fuertes presiones sobre las comunidades de árboles tropicales, ya que los niveles de herbivoría aumentan trayendo repercusiones en el éxito reproductivo de las plantas (Coley 1988; Coley y Barone 1996; Parra Tabla y García 2004). Uno de los escenarios que provoca que los niveles de herbivoría aumenten es la fragmentación, ya que esta última ocasiona disminución en la diversidad biológica (Kruess y Tschardtke 2000). La fragmentación ocasiona pérdida de enemigos naturales de los herbívoros como parasitoides (Kruess y Tschardtke 2000) y aves insectívoras (Betsabé Ruiz Guerra *et al* 2012); al disminuir estos depredadores de

los herbívoros la abundancia y riqueza de insectos se dispara aumentando los niveles de daño foliar (Kruess y Tschardtke 2000).

Los niveles de daño foliar en las hojas o herbivoría desencadenan un efecto en cascada en las redes tróficas de todos los organismos presentes en ese hábitat (Ruiz-Guerra *et al* 2012). Al existir poca área foliar producto de la herbivoría la cantidad de cloroplastos disminuye, lo cual ocasiona que la planta tenga bajos niveles de tasas fotosintéticas limitando las estructuras (hojas) para poder obtener sus recursos, recursos como la luz que posteriormente fijara en almidones, azúcares y sustratos de carbono que la planta necesita para su alimentación (Parra-Tabla y García 2004). Al no poder la planta cumplir con sus funciones esenciales producto de la pérdida de área foliar, la planta se ve afectada en la producción de flores y frutos desencadenando disminución o hasta extinción local de aquellas especies que hacen uso de estos recursos como abejas y colibríes que obtienen recompensas como el néctar y polen de las flores (Parra-Tabla *et al* 2004). Por otra parte al disminuir la producción de flores, la polinización decrementa junto con la producción de frutos, esta disminución de frutos repercute en la dieta de algunos animales tanto vertebrados como invertebrados (Aizen y Feinsinger, 1995; Murcia, 1996; Aizen *et al* 2002; Herrerías-Diego *et al* 2008; Cascante *et al*, 2002).

De acuerdo a nuestros resultados la herbivoría es mayor en el bosque conservado, lo cual no quiere decir que se desencadenan acontecimientos trágicos en el ecosistema como los descritos anteriormente, sino mas bien la herbivoría disminuye en el bosque fragmentado producto de la pérdida de hábitats y microhábitats que fungen como nichos ecológicos para la mayoría de las especies de insectos herbívoros (Vember, 1987). La fragmentación priva a los insectos herbívoros de recursos como son alimento, hábitat, lugares de reproducción y sitios para el desarrollo de sus crías (Ambrecht 1995; Vember, 1987; Hammond y Funderburk 1985). Además de que trae múltiples consecuencias como, la incidencia directa de rayos de luz sobre los organismos, cambiando drásticamente la temperatura y la vulnerabilidad de los insectos

---

herbívoros, provocando una disminución local o desplazamiento por parte de estos, hacia los lugares más provistos de recurso (Hammond y Funderburk 1985). Otra explicación relacionada a la menor herbivoría en el bosque fragmentado podría deberse a la teoría de disponibilidad de recursos, la cual menciona que plantas sometidas a baja disponibilidad de recursos como agua y nutrientes presentes en el suelo tienden a invertir o asignar la mayoría de sus recursos a la defensa de sus hojas, ya que estas últimas son su único medio para realizar la fotosíntesis y con ello su fuente de alimentación que le asegurara perdurar su descendencia y adecuación (Cascante *et al*, 2002; Murcia, 1996).

En base a este trabajo, concluimos que la fragmentación modifica las interacciones bióticas como la herbivoría en las temporadas de lluvias y final de lluvias. Cada especie de árbol tropical estudiado responde de manera diferencial al ataque de los herbívoros llevándonos a pensar que cada especie de árbol tiene su configuración genética y maquinaria que le sirve para disuadir a los insectos herbívoros. En cuanto a la relación entre herbivoría, asimetría fluctuante y morfometría geométrica se infiere que la asimetría fluctuante en cuatro de las seis especies estudiadas se debe a la condición del sitio y no a las presiones de selección de los herbívoros. Y por último, la asimetría fluctuante y morfometría geométrica fungen ser herramientas importantes en la evaluación del estado de salud de un ecosistema, siendo dos herramientas independientes las cuales calculan diferencias de un carácter bilateral y formas de los organismos respectivamente.

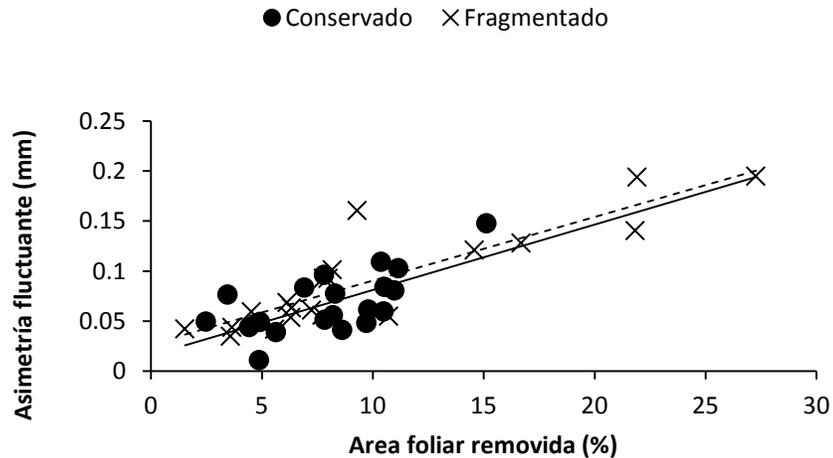


Figura 8. Relación entre el área foliar removida y la asimetría fluctuante en *Cochlospermum vitifolium* sitio conservado (Conservado:  $F= 0.43$ ;  $R^2= 0.44$ ;  $P<0.131$ ); sitio fragmentado (Fragmentado:  $F=60.05$ ;  $R^2= 0.76$ ;  $P< 0.0001$ ).

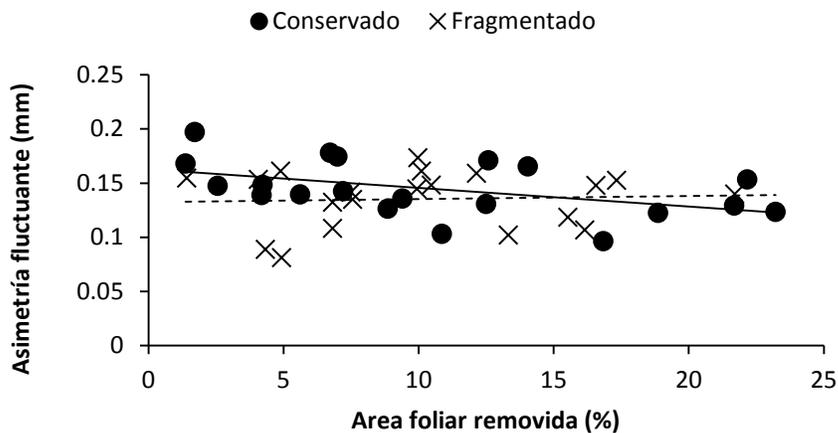


Figura 9. Relación entre el área foliar removida y la asimetría fluctuante en *Spondias purpurea* sitio conservado (Conservado:  $F=5.0904$ ;  $R^2=0.2205$ ;  $P<0.0367$ ); sitio fragmentado (Fragmentado:  $F=0.0641$ ;  $R^2=0.0036$ ;  $P<0.8030$ ).

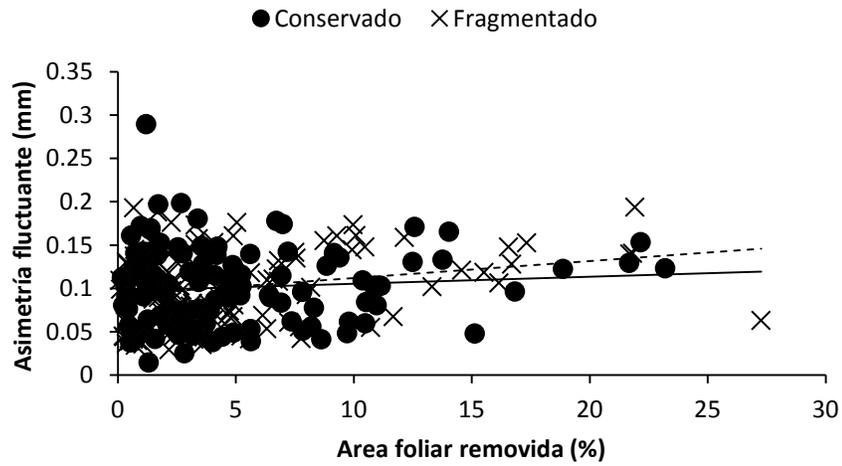


Figura 10. Relación entre el área foliar removida y la asimetría fluctuante en las seis especies del bosque tropical sitio conservado ( $F=0.8636$ ;  $R^2=0.0073$ ;  $P<0.3546$ ); sitio fragmentado ( $F=7.6252$ ;  $R^2=0.0607$ ;  $P<0.0067$ ).

## CONCLUSIONES GENERAL

- ❖ Los niveles de herbivoría muestran patrones temporales contrastantes entre condiciones, en el sitio conservado la herbivoría es mayor al inicio de lluvias, mientras que en el sitio fragmentado se observa un patrón contrario.
- ❖ *C. vitifolium* y *S. purpurea* fueron las especies que presentaron mayor herbivoría en ambas temporadas y en ambas condiciones en relación al resto de las especies estudiadas.
- ❖ La fragmentación de bosque afecta la herbivoría reduciendo los niveles de herbivoría en el fragmento.
- ❖ La AF es mayor al final de lluvias en ambas condiciones de bosque.
- ❖ *B. simaruba* y *S. purpurea* fueron las especies con mayores niveles de AF en ambas temporadas y en ambas condiciones en relación al resto de las especies estudiadas.
- ❖ *S. purpurea* presentó mayores niveles de herbivoría y AF en el bosque conservado, sugiriendo que la herbivoría puede ser un factor que genere estrés en esta especie y condición.
- ❖ *C. vitifolium* presentó mayores niveles de herbivoría y AF en el bosque fragmentado, sugiriendo que la herbivoría puede ser un factor que genere estrés en esta especie y condición.
- ❖ La herbivoría genera asimetría fluctuante en el sitio fragmentado de manera general.

- ❖ Las hojas son más grandes en la condición de bosque conservado y en la temporada de lluvias.

---

**LITERATURA GENERAL**

- Ambrecht I. 1995. **Comparación de la mirmecofauna en fragmentos boscosos del valle geográfico del río Cauca, Colombia.** Bol MusEntomol Univ.Valle 3: 14.
- Aide T.M.1992.**Dry season leaf production: an escape from herbivory.** Biotropica 24(4): 532-537.
- Aizen, M. A. y P. Feinsinger. 1994. **Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentina "Chaco Serrano".** Ecological Applications 4: 378-392.
- Aizen MA, Ashworth L y Galetto L 2002. **Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter?** Journal of Vegetation Science 13: 885-892.
- Baskin C. C. y J. M. Baskin. 1998. **Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination.** Academic Press, London, United Kingdom. 666 pp.
- Basset, Y. 1992. **Host specificity of arboreal and free-living insect herbivores in rain forest.** *Biol. J. Linn. Soc.* 47:115-133.
- Benítez-Malvido, J. y Martínez-Ramos, M. 2003. **Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia.** Conservation Biology 17: 389–400.
- Berembaum, M.R. 2001. **Relaciones entre frugívoros y plantas: intermediación química en la dispersión de frutos.** En: Anaya A.L., Espinosa-García F. y Cruz Ortega R. (eds.) Relaciones químicas entre organismos; aspectos básicos y perspectivas de su aplicación. Ed Plaza y Valdes, México. pp 377-399.
- Cascante, A., Quesada, M., Lobo, J.A., Fuchs, E.J., 2002. **Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree, *Samanea saman*.** Conservation Biology. 16, 137–147.
- Coley 1988.**Possible effects of climate change on lant/herbivore interaction in moist tropical forest.** *Climatic change.* 39:455-72, 1998.

- 
- Coley, P. D. y T. M. Aide. 1991. **Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad leaved forests.** 25-49 pp. *In:* Price, P. W., Lewinsohn, T. M. Wilson, G. W. Fernández, W.W. Benson (eds.). *Plant-Animal Interactions: Evolution, Ecology in Tropical and Temperate Regions.* John Wiley y Sons. Nueva York.
- Coley, P. D. y Barone, J. A. 1996. **Herbivory and plant defenses in tropical forests.** *Annual Review of Ecology and Systematics.* 27:305–335.
- Connor, E. F., y Taverner M. P. 1997. **The evolution and adaptive significance of the leaf-mining habit.** *Oikos* 79:6-25.
- Crawley, M. J. 1985. **Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions.** Blackwell Scientific, Oxford, U.K.
- Clements, F.E. 1916. **Plant sucesion: An analysis of the development of the vegetation.** Carnegieinstitute. Washington, D.C.
- Cuevas-reyes, p., quesada,m., hanson, p., dirzo, r. y oyama,K. 2004a. **Diversity of gall-forming insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life forms, host plant age and plant density.** *Journal of Ecology* 92:707–716.
- Cuevas-Reyes, P., M. Quesada y K. Oyama. 2006. **Abundance and leaf damage caused by gall-inducing Insects in a Mexican tropical dry forest.** *Biotropica*, 38(1):107–115.
- Denslow, J.S. Y S. Guzman. 200. **Variation in stand structure, light, and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence in panamá.** *Journal of Vegetation Science* 11.201.212.
- Didham, R. K. 1997. **An overview of invertebrate responses to forest fragmentation.** *In:* *Forests and Insects.* Edts. A. D. Watt, N.E. Stork and M.D. Hunter. Chapman and Hall, London U.K. p. 303-320
- Dirzo, R. y C. Domínguez. 1995. **Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests.** p. 304-345. *In* S. Bullock, S. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally dry tropical forests.* Cambridge University, Massachusetts.
- D.O.F. (DIARIO OFICIAL DE LA FEDERACIÓN), 30-12-10. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. **Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de**
-

---

**riesgoespecificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo.**

- Filip, V., Dirzo R., Mass J.M y Sarukhán J. 1995. **Within-and among-year variation in the levels or herbivory on the foliage of tress from a Mexican tropical deciduous forest.** Biotropical 27:78-86.
- Godfray, H. C. J. 1994. **Parasitoids: Behavioural and Evolutionary Ecology.** Princeton University Press. Chichester. USA. 473 pp.
- Gomez-Pompa, A. y C. Vazquez-Yanes. 1981. **Sucesional studies of a rain forest in Mexico.** Pp. 246-266. En: D.C. west, H. H. Shugart and D.B. Botki (Eds.) Forest succession: concepts and application. Springer Verlag, New York.
- Gleason, H.A. 1926. **The individual concept of the plant association.** Bulletin of the Torrey Botanical Club 53:7-26.
- Harper, J.L. 1969. **The role of predation in vegetational diversity.** Brookhaven Symposia in biology 22: 48-62.
- Herrerías-Diego, Y., M. Quesada, K. E. Stoner, J. A. Lobo, Y. Hernández-Flores, Y G.Sanchez Montoya. 2008. **Effect of forest fragmentation on fruit and see predation of the tropical dry forest tree *Ceiba aesculifolia*.** Biological Conservation 141: p.241–248
- Howe, H. F. y L. C. Westley. 1988: **Ecological relationships of plants and animals.** Oxford University Press. New York.
- Huntly, N. 1991. **Herbivores and the dynamics of communities and ecosystem.** Ann. Rev. Ecol. Syst.22; 477-503.
- INEGI. 2009. **Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, Lázaro Cárdenas, Michoacán de Ocampo.** Clave geoestadística 16052.INEGI. México.
- Kruess A y Tschamtkke T. 2000.**Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*.** Oecologia 122:129–137.
- Mandujano, S. 2002. ***Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae).** Ciruelo. In F. A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete, and M. Quesada (Eds.) Historia Natural de Chamela. pp. 145-150, Instituto de Biología, UNAM, México.

- 
- Marquis, R.J. 1984. **Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant.** Science 226: 537-539.
- Murcia, C. 1995. **Edge effects in fragmented forests: implications for conservation.** Trends in Ecology and Evolution 10: 58-62.
- Murcia C. 1996. **Forest fragmentation and the pollination of Neotropical plants.** Pp: 19-36. En : Schelhas, J. & R. Grenberg (eds.). Forest Patches in Tropical Landscape. Island Press. Washington.
- Murphy, P.G., Lugo, A.E., 1986. **Ecology of tropical dry forest.** Annual Review Ecology and Systematic. 17, 67±88.
- Opler, R.A., G.W. Frankie y H.G. Baker. 1976. **Rainfall as a factor in the synchronization, release and timing of anthesis by tropical trees and shrubs.** Journal of Biogeography 3: 231-236.
- Oyama, K. y F. Espinoza. 1986. Ciencias revista de difusión. **La interacción de dos factores (inundación y herbivoría) pueden afectar tanto la tasa de mortalidad como la de crecimiento.** No. 9: 38- 45.
- Parra-Tabla, V, V. Rico-Gray & M. Carbajal. 2004. **Effect of defoliation on leaf growth, sexual expression and reproductive success of *Cnidocolus aconitifolius* (Euphorbiaceae).** Plant Ecology, 173:153-160.
- Quesada M., Stoner K. E., Rosas-Guerrero V. Palacios-Guevara C. Y J. A. LOBO. 2003. **Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*.** Oecologia 135: 400-406.
- Reich, P.B Y R. Borchert. 1984. **Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica.** Journal of Ecology 72; 61-74.
- Roth, D . S., 1. Perfectoan, D B. Rathcke 1994. **The effects of management systems on ground foraging ant diversity in Costa Rica.** Ecol. Appl. 4: 423-436
- Ruiz-Guerra B, Renton K, y Rodolfo Dirzo. 2012. **Consequences of Fragmentation of Tropical Moist Forest for Birds and Their Role in Predation of Herbivorous Insects.** Biotropica 44(2): 228–236.
-

- Saldarriaga, J.G., D.C. Well, M.L. Tharp y C. Uhl. 1988. **Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro Of Colombia and Venezuela.** *Journal of ecology* 76: 938-958.
- Sarukhán, J., Y T. D. Pennington. 2005. **Árboles tropicales de México.** Manual para la identificación de las principales especies. 3rd ed., Fondo de Cultura Económica, México.
- Sánchez L. E. 2008. **Efecto de la fragmentación en los niveles de herbivoría en los diferentes estadios de desarrollo de *Astronium graveolens*; en la reserva de la biosfera de Chamela-Cuixmala Jalisco, México.**, Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología-UMSNH. Mich., México Pp. 47
- Silvertown J. y D. Charlesworth. 2001. **Plant population biology.** Blackwell Science, Oxford, United Kingdom. 347 pp.
- Stanley E. 2010. **herbivoría y características foliares en función de la edad en hojas de *piper sp.* (piperaceae).** Curso de Pós-Graduação em Ecologia – Universidade de São Paulo.
- Stone, C. y P.E. Bacon. 1995. **Influence of insect herbivory on the decline of black box (*Eucalyptus largiflorens*).** *Australian J. Bot.* 43: 555-564.
- Vaughton G. y M. Ramsey. 1998. **Sources and consequences of seed mass variation in *Banksia marginata* (Proteaceae).** *Journal of Ecology* 86: 563-573.
- Villaseñor-Sánchez, E.I., R. Dirzo, Y K. Renton. 2010. **Importance of the lilac-crowned parrot in pre-dispersal seed predation of *Astronium graveolens* in a Mexican tropical dry forest.** *Journal of Tropical Ecology* 26: p.227.
- Zamora R, P. G. Fayos y L. Gaparicio. 2004. **Las interacciones planta-planta y planta animal en el contexto de la sucesión ecológica.** En: Valladares, F. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante.* Páginas 371-393. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. ISBN: 84-8014-552-8.