



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Análisis de los patrones de herbivoría en la comunidad arbórea y  
arbustiva de la Selva Baja Caducifolia de la Isla Cocinas de la  
Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jal.**

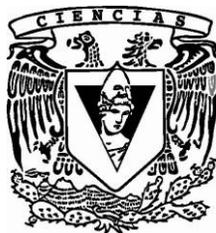
**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**BIÓLOGA**

**P R E S E N T A:**

**MARISOL PATRICIA RAMOS CALDERÓN**



**DIRECTORA DE TESIS:  
Dra. MARÍA GRACIELA GARCÍA GUZMÁN  
2009**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## Hoja de Datos del Jurado

<b>Formato</b>	<b>Datos</b>
1. Datos del alumno Apellido paterno Apellido materno Nombre(s) Teléfono Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Carrera Número de cuenta	1. Datos del alumno Ramos Calderón Marisol Patricia 56510092 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 301011954
2. Datos del tutor Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno	2. Datos del tutor Dra. María Graciela García Guzmán
3. Datos del sinodal 1 Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno	3. Datos del sinodal 1 Dra. Alicia Callejas Chavero
4. Datos del sinodal 2 Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno	4. Datos del sinodal 2 Dra. Rosa Gabriela Castaño Meneses
5. Datos del sinodal 3 Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno	5. Datos del sinodal 3 Dr. Juan Servando Núñez Farfán
6. Datos del sinodal 4 Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno	6. Datos del sinodal 4 Dr. Zénon Cano Santana
7. Datos del trabajo escrito Título  Número de páginas Año	7. Datos del trabajo escrito Análisis de los patrones de herbivoría en la comunidad arbórea y arbustiva de la Selva Baja Caducifolia de la isla Cocinas de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jal. 40 p 2009

Mamá, Papá, este trabajo es para ustedes.  
Gracias por todo su apoyo, confianza, amor y fe en mí,  
Gracias por soportar y controlar a esta pequeña fierecilla,  
Sin ustedes nada de esto sería posible. Los amo.

## **AGRADECIMIENTOS**

Este proyecto fue financiado por el programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) IN 205106-3 y el instituto de Ecología (IE), y se realizó con el apoyo de la beca para la finalización de tesis de PAPIIT IN 227009.

Un agradecimiento muy especial para la Dra. Graciela García Guzmán, por todo su apoyo, paciencia y amabilidad durante la realización de este trabajo, por creer en mí y estar siempre dispuesta a ayudarme y brindarme una sonrisa en todo momento. Definitivamente es la mejor asesora que pude tener. Mil gracias.

Gracias también a la Dra. Irma Trejo por darme la oportunidad de adentrarme en la Selva Baja, por enseñarme todas las técnicas esenciales para poder sobrevivir en el campo y poner ese toque especial y divertido en cada salida.

A la Dra. Alicia Callejas por sus comentarios y el tiempo dedicado a la revisión de este proyecto, a la Dra. Gabriela Castaño por adentrarme en el maravilloso mundo de los insectos, por su confianza y amables comentarios. Al Dr. Juan Núñez Farfán y al Dr. Zenón Cano por su paciencia y asertivos comentarios con la finalidad de mejorar este proyecto.

A la Estación de Biología Chamela (IBUMAN); por todas las facilidades brindadas para el trabajo en sus instalaciones.

Al Biol. Álvaro Miranda y a la Fundación Ecológica Cuixmala A.C. por el apoyo logístico recibido a lo largo del trabajo de campo.

A mis fieles compañeras de campo, gracias Gaby por ser simplemente chevere, por todas esas charlas nocturnas, por aguantar garrochazos, arañazos y millones de pinolillos, gracias Tania por la ayuda en la identificación de las especies y todo el apoyo en campo y sobretodo gracias Yoli por que sin ti hubiera terminado perdida en la isla, con sierrilla enredada en el cuello o naufragando por la bahía chamela, gracias por todo tu apoyo tanto académico como personal.

A Irma Acosta por su gran ayuda en el trabajo de campo su apoyo y compañía en el laboratorio.

A todas y cada una de las personas que en algún momento me ayudaron tanto en las colectas de campo, como en la revisión y apoyo moral ofrecido durante este proyecto, gracias Laura, Kama, Julio y chicos de la estación.

A mis fieles y hermosas amigas, que siempre han estado cuando las necesito, por esas lagrimas, sonrisas y charlas eternas por soportar todo mi estrés y ayudarme a salir adelante en los momentos difíciles Maritza, Mary, Pao, Tony, Nachis gracias chicas.

A todas esas personas que han dejado recuerdos inolvidables en mi vida y han contribuido a formar mi carácter y de una u otra manera me han llevado por este camino, por los que vienen, por los que se van, y los que siempre estarán, gracias Frango, Lucerin, Azul, Mayra, Ara, Circe, Brenda, Patula, Andrés, mis adorados chorcheros y por supuesto gracias Lic.

**"EN MEMORIA DE ALFREDO PEREZ JIMÉNEZ"**

## **INDICE**

RESUMEN	1
Abstract	2
1. INTRODUCCIÓN	4
2. ANTECEDENTES	7
2.1. Herbivoría	7
2.2. Efectos de la herbivoría	8
2.3. Efectos en el desempeño y en la adecuación de las plantas	8
2.4. La herbivoría en sistemas insulares	10
3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	12
4. ÁREA DE ESTUDIO	13
5. MÉTODO	15
5.1. Evaluación de daños	15
5.2. Análisis de datos	16
6. RESULTADOS	17
6.1. Tipo de daño	17
6.2. Patrones de daño por época	17
6.3. Daño por especie	21
7. DISCUSIÓN	27
8. Literatura citada	31
Anexo1	39
Anexo2	40

Ramos-Calderón, M.P. 2009. Análisis de los patrones de herbivoría en la comunidad arbórea y arbustiva de la selva baja caducifolia de la Isla Cocinas de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jal. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 36 pp.

## RESUMEN

En este estudio se evaluó la incidencia y los niveles de daño foliar causados por insectos folívoros en un sistema insular de Selva Baja Caducifolia, el estudio se llevo a cabo durante dos épocas de muestreo, Noviembre de 2007 (final de la época de lluvias) y Febrero de 2008 (mediados de la época seca), con la finalidad de realizar una evaluación puntual del daño acumulado durante el transcurso de la época húmeda y tomando en cuenta a las especies que presentaban hojas durante la época seca, obteniendo datos más precisos sobre la incidencia y el nivel de daño foliar en la isla. Se muestreo un total de 3401 hojas pertenecientes a 171 individuos de 27 especies. Para determinar la incidencia de daño y el área foliar dañada, las hojas fueron analizadas mediante un medidor de área foliar con el sistema *WinFOLIA* (ver. 2008, Regent Instruments Canadá Inc.). El tipo de daño fue clasificado dependiendo de la forma de alimentación que se encontró en las hojas (masticadores, perforadores, raspadores y minadores), durante nuestro análisis se encontraron presentes algunos insectos herbívoros los cuales fueron clasificados hasta nivel familia. Los análisis fueron realizados por tipo de daño (masticadores, perforadores, raspadores y minadores), especie (27 especies), época de muestreo (lluvias y secas) y a un nivel general dentro de la Isla. Para determinar si existían diferencias en el porcentaje de hojas dañadas se realizaron pruebas de  $\chi^2$  y ANOVA para las diferencias en cuanto a área foliar dañada. Los resultados indicaron que el tipo de daño predominante en la isla es el ocasionado por los raspadores (coleópteros), siendo *Adelia oaxacana* la especie arbórea más afectada en porcentaje de hojas consumidas y *Malpigia ovata* la especie con un mayor porcentaje de área foliar dañada por individuo. Se encontraron diferencias significativas entre el porcentaje de hojas consumidas y la época de muestreo, dando como resultado un mayor número de hojas consumidas durante la época seca, sin embargo, el porcentaje de área foliar dañada por individuo resulto ser mayor en la época de lluvias. Dado que el muestreo realizado durante la época de lluvias abarco la acumulación de daño durante la vida de la hoja, además de que el recurso durante esta época es abundante y variable, en contraste con el estado juvenil de las hojas y limitación del recurso durante la época seca, sugiere que la época de muestreo esta jugando un papel muy importante tanto en la incidencia de daño, como en el tipo y porcentaje de área foliar consumida, argumentando que la ontogenia de las plantas podría estar generando una variación en la probabilidad e intensidad del daño por herbívoros o cambios en el valor adaptativo de diferentes mecanismos defensivos. En general y considerando ambas épocas de muestreo, el porcentaje de hojas consumidas en la SBC de este sistema insular corresponde al 55.68% con un área foliar dañada por individuo de  $8.64 \pm 0.46\%$ .

## Abstract

This study evaluated the incidence and levels of leaf damage caused by insects Sloth in a deciduous forest islands of the study was carried out during two sampling periods, November 2007 (end of rainy season) and February 2008 (mid dry season), in order to make a timely assessment of the damage accumulated during the course of the wet season and considering the species had leaves during the dry season, obtaining more accurate data on the incidence and level of leaf damage on the island. Is sampling a total of 3401 leaves of 171 individuals belonging to 27 species. To determine the incidence of damage and leaf area damaged, the

leaves were analyzed using a leaf area meter with WinFOLIA system (ver. 2008, Regent Instruments Canada Inc.). The type of damage was classified depending on how power was found in the leaves (chewers, borers, scrapers and miners), for our analysis were present some herbivorous insects which were classified to family level. The analysis were performed by type of damage (chewing, drillers, scrapers and miners), species (27 species), sampling season (rain, dry) and a general level within the island to determine whether there were differences in the percentage of damaged leaves were tested for  $\chi^2$  and ANOVA for differences in leaf area damaged.

The results indicated that the predominant type of damage on the island is caused by scrapers (coleoptera), with *Adelia oaxacana* the tree species most affected in percentage of leaves consumed and *Malpigia ovata* species with a higher percentage of area foliar-damaged individual. Significant differences were found between the percentage of leaves consumed and the time of sampling, resulting in a greater number of leaves consumed during the dry season, however, the percentage of damaged leaf area per individual was greater in the rainy season. Since the sampling conducted during the rainy season covers the accumulation of damage over the life of the blade, in addition to the action during this period is abundant and variable, in contrast to the juvenile stage of the leaves and limiting resource during dry season, suggests that the sampling time is playing a major role both in the incidence of injury, as in the type and percentage of leaf area consumed, arguing that the ontogeny of plants could be generating a variation in the probability and intensity of herbivore damage or changes in the adaptive value of different defensive mechanisms. In general and considering both sampling periods, the percentage of leaves consumed in the SBC in this insular system corresponds to 55.68% with an individual leaf area damaged of  $8.64\% \pm 0.46$ .

## 1. INTRODUCCIÓN

Los insectos folívoros son diversos taxonómicamente y fisiológicamente, y son considerados como los consumidores más importantes en los bosques tropicales (Barone y Coley 2002). Novotny *et al.* (2006) realizan una comparación entre las comunidades de insectos folívoros de bosques templados y bosques tropicales, bajo la hipótesis de que entre mayor sea la diversidad vegetal de una comunidad, mayor será la riqueza de folívoros presente, sin embargo, el grado de especificidad entre planta-hospedero será menor en comparación a la especificidad en comunidades menos diversas vegetalmente. En La Selva, Costa Rica, se han registrado 171 familias de insectos fitófagos, de las cuales 95 familias se alimentan solamente de especies del dosel (Coley y Barone 1996). Brown y Ewel (1987) encontraron que en Turrialba (Costa Rica), los herbívoros consumen aproximadamente de 71.5 a 78.5 g m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup> de tejido foliar por unidad de área. En la isla de Barro Colorado, en Panamá, el 72% del consumo anual de hojas es atribuido a insectos masticadores, mientras que en el Parque Nacional Manu, en Perú los insectos contribuyen con el 75% de la folivoría (Coley y Barone 1996).

En las selvas altas perennifolias de Los Tuxtlas, Veracruz, México, Dirzo (1987) señala que el 8.9% del área foliar es consumida por insectos, y que la mayoría del daño se debe a larvas de lepidópteros. En contraste, en la selva baja de la región de Chamela, Jalisco, México, se encontró un 6.7% de área foliar afectada por herbivoría, con una variación de 3.3 a 11.9% de daño foliar en 16 especies arbóreas (Filip *et al.* 1995). En esta misma región, Martínez (1999) analizó siete especies del género *Crotón* y encontró un promedio de 6.94% de área foliar dañada con una variación de 1.1 a 16.8%.

Las interacciones planta-herbívoro se encuentran bien representadas, tanto en la comunidad vegetal de las selvas altas perennifolias de México (García-Guzmán y Dirzo 2001), como en las comunidades de selvas bajas caducifolias de México (Filip *et al.* 1995, Dirzo y Domínguez 2002, G. García-Guzmán e I. Trejo, datos no publicados), las cuales contrastan con las selvas húmedas por su carácter estacional y seco (Dirzo y Domínguez 2002). La Selva Baja Caducifolia es la vegetación tropical más abundante de México, ya que representa cerca del 60% del territorio de nuestro país (Trejo y Dirzo 2000). Una de las características más sobresalientes es su estacionalidad marcada, relacionada íntimamente con la distribución desigual de la precipitación a lo largo del año (Trejo 1996, 1999). Esta condición estacional se convierte en un factor importante a considerar para el análisis de las interacciones planta-animal, dado el carácter restrictivo que impone la disponibilidad de recursos en una época del año a los herbívoros.

La herbivoría podría estar jugando un papel muy importante dentro de este tipo de sistemas, ya que, sumada a los factores bióticos desencadenados por la estacionalidad de las selvas bajas caducifolias, podría estar influyendo de manera considerable en los patrones fenológicos de las plantas, determinando su número, distribución y abundancia (Dirzo y Domínguez 2002).

En el periodo de sequía las plantas perennes detienen su crecimiento y muchas especies pierden sus hojas en respuesta al estrés hídrico producido por la combinación de elevadas temperaturas y falta de humedad en el suelo (Reich y Borchert 1984, Bullock y Solís Magallanes 1990).

Los insectos herbívoros aumentan su actividad en respuesta a los pulsos de biomasa disponibles, algunos estudios en SBC, han revelado que los herbívoros muestran un fuerte incremento de la actividad en el inicio de la estación húmeda y luego declinan paulatinamente hacia el final de la estación (Janzen 1981, Filip *et al.* 1995, Dirzo y

Domínguez 1995). También se ha observado que la distribución del daño es heterogénea dentro de la comunidad de plantas, siendo los árboles siempre verdes los que presentan porcentajes de herbivoría notablemente inferiores en relación a los árboles caducifolios del resto de la selva (Dirzo y Domínguez 1995).

Se ha demostrado que la defensa de las plantas cambia durante la ontogenia, indicando que la intensidad del efecto del daño puede variar durante este proceso (Briggs y Schultz 1990, Karban y Thaler 1999, Tiffin 2002, Stinchcombe 2002, Del Val y Dirzo 2003, Boege y Marquis 2005). Particularmente, la vulnerabilidad a sufrir herbivoría aumenta durante el periodo de expansión (*i.e.* cuando las hojas son jóvenes) (Aide 1988, Clark y Clark 1991, Crawley 1999, Boege y Marquis 2005). Sin embargo, algunos estudios como los de Aide (1992) (1993) y Murali y Sukumar (1993) indican que los árboles que se retrasan en el inicio de la foliación durante la estación húmeda reciben significativamente más daño por insectos comparados con aquellos que inician la foliación más temprano o en sincronía con el pico de la foliación, lo cual sugiere que el patrón fenológico pudo haber evolucionado como respuesta a la presión de selección de los herbívoros (Aide 1988, Murali y Sukumar 1993, Coley y Barone 1996).

En México, un estudio reciente (G. García-Guzmán e I. Trejo, datos no publicados) indica que aproximadamente el 75% de las hojas de la comunidad arbórea de la reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala (Jalisco), y el 14% del área foliar, presenta daño por forrajeros, perforadores, desmanteladores, minadores y formadores de agallas. Además, se observó que el porcentaje de hojas atacadas por herbivoría es significativamente mayor en selva continua que en fragmentos. Es probable que, el incremento en la temperatura y la reducción de la humedad relativa asociada con la fragmentación del hábitat, afecten el establecimiento de insectos herbívoros (G. García-Guzmán, com. pers.). Dentro de la Reserva, es posible encontrar comunidades de selva baja caducifolia en sistemas insulares los cuales no han sido estudiados.

Es importante destacar que las islas han sido consideradas como sistemas con limitantes geográficas que presentan los procesos y propiedades fundamentales así como las interacciones ecológicas, sin la complejidad presente en sistemas continentales, es por esta razón que la influencia de factores particulares que controlan un fenómeno ecológico puede ser comprendida de una manera más simple en comparación con un sistema continental, brindando grandes oportunidades de observación análisis y experimentación (Vitousek *et al.* 1995).

Es por esta razón que se planteó realizar un estudio para evaluar la incidencia y los niveles de daño foliar causados por insectos herbívoros en la comunidad arbórea y arbustiva de la selva baja caducifolia de la Isla Cocinas de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jal.

## **2. ANTECEDENTES**

### **2.1. Herbivoría**

La herbivoría es el consumo de tejidos y fluidos de diversas estructuras vegetales por parte de animales, que con frecuencia ocasionan una reducción en el desempeño o en la adecuación de las plantas (Crawley 1983, Coley y Barone 1996). En esta interacción biótica intervienen cerca del 48% de las especies macroscópicas del planeta (Coley y Barone 1996), siendo el grupo de las plantas (22%) y el de los insectos folívoros (26%), los principales participantes, ya que éstos remueven cerca del 18% de la biomasa terrestre (Cyr y Pace 1993).

La selección de alimento y los modos de alimentación que muestran los insectos herbívoros son muy variados, ya que se alimentan de hojas, yemas y productos florales, o de las partes internas de la planta (floema y xilema), como lo hacen los organismos minadores, desmanteladores y formadores de agallas (Huntly 1991; Strauss y Zangerl 2002). Los insectos folívoros mastican, perforan, enrollan, raspan y dejan huecos en las hojas (Huntly 1991, Strauss y Zangerl 2002).

La herbivoría afecta de diferente manera a las plantas, dependiendo de una gran variedad de factores bióticos y abióticos. Muchas plantas son atacadas por varias especies de insectos herbívoros que afectan de modo diferente su adecuación (Williams y Myers 1984, Moran y Whitham 1990, Pilon 1996). Lowman (1985) examinó la herbivoría en cinco especies arbustivas de una selva subtropical australiana, y encontró que los niveles de daño son mayores en el sotobosque que en el dosel. Este patrón que es apoyado por estudios similares realizados en la isla de Barro Colorado, Panamá (Barone 1994), dónde se encontró un decremento en el daño causado por insectos herbívoros en el dosel, el cual podría ser adjudicado a factores químicos y microclimáticos que alteran las tasas de depredación por folívoros (Lowman y Box 1983, Lowman 1985, Givnish 1988). Entre los herbívoros más importantes, destacan las larvas de tres órdenes de insectos holometábolos: Coleoptera, Diptera y Lepidoptera (Mortimer *et al.* 1999, Arnold y Asquith 2002, Lewinsohn *et al.* 2005).

La interacción planta-herbívoro es quizá el tipo de interacción biótica que ha generado gran parte de la diversidad biológica actual en los ecosistemas terrestres (Ehrlich y Raven 1964, Strauss y Zangerl 2002, Ohgushi 2005). Marquis (1984) y Lehtila y Strauss (1999) explican que la pérdida de área foliar generalmente posee efectos negativos para las plantas, ya que afecta directa o indirectamente su adaptabilidad, es por esta razón que varios autores consideran a la herbivoría como una fuerza selectiva importante para la determinación y mantenimiento de una gran variedad de defensas, tanto químicas como fenológicas y de desarrollo en las plantas (Painter 1958, Janzen 1985, Coley y Barone 1996, Marquis 1992, Ohgushi 2005).

### **2.2. Efectos de la herbivoría**

La herbivoría es un proceso clave, que tiene consecuencias tanto a nivel ecosistémico, como de las comunidades, poblaciones e individuos. Los herbívoros son capaces de afectar el número, distribución y abundancia de las especies de plantas en una comunidad a través de distintos mecanismos que no son mutuamente excluyentes (Huntly 1991, Strauss y Zangerl 2002) y por lo tanto alteran significativamente la composición de las comunidades y la productividad en todos los ecosistemas (Huntly 1991, Carson y Root 2000).

A nivel de individuos y de poblacionales, la herbivoría ha sido considerada como uno de los factores bióticos que tiene el potencial de afectar negativamente el desempeño de las plantas (Dirzo 1984, Marquis 1992), ya que reduce significativamente su crecimiento, su supervivencia, altera su arquitectura, modifica los ritmos temporales de reproducción así como la expresión sexual y éxito reproductivo (Freeman *et al.* 1980, Crawley 1983, Dirzo

1984, Marquis 1984, Clark y Clark 1985, Huntly 1991), modificando la dinámica poblacional (Harper 1977) e incluso la estructura y diversidad de las comunidades (Green *et al.* 1997, Hanley 1998, Del-Val y Crawley 2005).

### **2.3. Efectos en el desempeño y en la adecuación de las plantas**

Existen varios estudios sobre el efecto de la herbivoría en la adecuación de las plantas (Morrow y Lamarche 1978, Prins *et al.* 1992, Fritz y Simms 1992, Núñez-Farfán y Dirzo 1994, Stinchcombe 2002). Durante los últimos 50 años se ha demostrado que la herbivoría tiene efectos negativos en el éxito reproductivo de las plantas (Marquis 1992). Generalmente la remoción de tejido por parte de los insectos herbívoros disminuye la adecuación de las plantas atacadas (Dirzo 1984) la relación directa que se ha establecido entre la cantidad de daño y el éxito reproductivo se debe, principalmente, a que el daño limita la cantidad de recursos que la planta utiliza para su reproducción (Marquis 1992). Suponiendo que la pérdida de área foliar antes, durante, o después de iniciada la reproducción puede generar efectos diferentes sobre la adecuación de las plantas (Ehrlén 1995) generando efectos negativos directos sobre la supervivencia y reproducción (Strauss 1991, 1996, Juenger y Bergelson 2000, Stinchcombe 2002, Knight 2003, Del-Val y Crawley 2005, Hanley y May 2006) e indirectos sobre la cantidad y calidad de las recompensas a los polinizadores, y a la competencia (Dirzo y Harper 1982, Stauss *et al.* 1996, Lehtila y Strauss 1999, Monsterhead y Marquis 2000, Hambäck 2001)

Por ejemplo, Morrow y Lamarche (1978) registran un incremento considerable en el crecimiento en árboles de *Eucalyptus* sp. sometidos a un tratamiento de exclusión de herbívoros en comparación con los árboles control. Para *Ipomopsis aggregata* se encontró que las plantas que presentaban daño antes de la floración presentaron una disminución en el éxito reproductivo, debido a que el retraso en la floración disminuye las visitas de sus polinizadores (Juenger y Bergelson 2000) y la abundancia de sus dispersores (Freeman *et al.* 2003). En el caso de *Piper arieianum* se encontró que cerca del 10% de área foliar perdida reduce el crecimiento y la reproducción de la planta (Marquis 1984).

Dirzo (1987) mostró que la probabilidad de supervivencia de una plántula a cinco meses después de su establecimiento, está negativamente asociada con el grado de herbivoría sufrido durante los primeros meses de vida, mientras que el riesgo de muerte de una hoja es mayor si ésta ha sido dañada inicialmente por herbívoros. Se sabe que el cambio en la expresión de la defensa durante la ontogenia podía expresar compromisos con otras funciones vitales de las plantas (Fornoni *et al.* 2003) variación en la intensidad de daño por herbívoros (Del Val y Dirzo 2003, Boege y Marquis 2005) o cambios en el valor adaptativo de diferentes mecanismos defensivos (Fornoni *et al.* 2004).

Por otra parte, los herbívoros también pueden afectar indirectamente la adecuación de los individuos al actuar como vectores de enfermedades (García-Guzmán y Dirzo 2001, 2004). El daño que provoca el insecto folívoro permite el establecimiento de esporas de hongos y otros fitopatógenos, como las bacterias, que tienen un efecto negativo en el crecimiento, la supervivencia y la adecuación de las plantas. Strauss (1991), Pilson (1992), Karban y Baldwin (1997), Strauss y Zangerl (2002) y De la Riva *et al.* (2005) prueban que el daño por un herbívoro puede aumentar la susceptibilidad de la planta a ser atacada por otros herbívoros, al generar cambios tanto químicos como fisiológicos, que alteran la susceptibilidad de la planta hospedera al ataque posterior por otras especies.

## 2.4. La herbivoría en sistemas insulares

Se define como sistema insular a un hábitat discreto aislado de otros hábitats similares por una matriz inhóspita (Gillespie y Roderick 2002). Las teorías ecológicas predicen que el aislamiento de remanentes de hábitat puede ocasionar grandes tasas de extinción por múltiples factores, incluyendo exclusión competitiva y niveles bajos de colonización (Mac Arthur y Wilson 1967) especialmente cuando los fragmentos de hábitat terrestre son separados por agua (Terborgh *et al.* 1997). Tanto la naturaleza de la matriz que separa a los fragmentos, como la escala de aislamiento, pueden tener impactos diferentes en los diversos taxa, influyendo en la diversidad de especies y su abundancia en los fragmentos. La diversidad entre isla-continente es potencialmente alta, debido a variaciones climáticas, disturbios, fertilidad del suelo entre otros factores que afectan directamente las funciones del ecosistema (Vitousek y Hooper 1993).

Vitousek *et al.* (1995) indican que la biodiversidad en una isla es más baja que en el continente incluso en áreas con similitudes ecológicas.

Existen pocos estudios sobre incidencia e impactos de la herbivoría por insectos en sistemas insulares. Posiblemente el sistema de este tipo que más se ha estudiado es la Isla de Barro Colorado, en Panamá donde Coley (1983) realizó un estudio sobre los patrones generales de herbivoría y las características defensivas de hojas jóvenes y maduras de tres especies en el bosque de dicha isla, y encontró que el 70% las hojas jóvenes son más atacadas que las hojas maduras, ya que las hojas jóvenes son más nutritivas y menos fibrosas. Esta misma autora realizó un estudio en hojas jóvenes y maduras de *Trichilia cipo* y *Cecropia insignis*, encontrando que los patrones intraespecíficos de variación en daño por herbivoría son similares en ambas especies.

Un estudio en fragmentos de bosque tropical de las islas del lago Gatún, en Panamá realizado por Arnold y Asquith (2002) mostró que la folivoría por larvas de lepidópteros es influenciada por varios factores asociados con la fragmentación, y sugieren que los patrones de herbivoría en pequeños remanentes de bosque, pueden diferir marcadamente de los fragmentos más grandes. Estos autores señalan la posibilidad de que la fragmentación o el aislamiento de los fragmentos induzca cambios en la alimentación de los herbívoros, lo que a su vez genera un gran impacto en la diversidad de especies de árboles en los fragmentos (Arnold y Asquith 2002).

Rao *et al.* (2001) estudiaron que el incremento de la herbivoría es uno de los procesos potenciales que llevaron a la extinción de poblaciones de plantas en pequeños bosques aislados en islas pequeñas, medianas y grandes en el lago Guri, en Venezuela. Estos autores encontraron que niveles altos de herbivoría de *Atta sexdens* y *A. cephalotes*. (hormigas arrieras), origina una disminución en la densidad de plántulas con efectos potencialmente negativos en las especies de plantas de las que se alimentan.

### **3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS**

El objetivo general de esta tesis es evaluar la incidencia, niveles y tipo de daño foliar causado por insectos herbívoros en la comunidad arbórea y arbustiva de la selva baja caducifolia de la Isla Cocinas de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jal.

Los objetivos específicos derivados del anterior son los siguientes:

1. Determinar el tipo de herbívoro (minador, perforador, raspador, masticador) causante del daño foliar en cada una de las especies de planta muestreadas.
2. Estimar el nivel de daño foliar por parte de insectos herbívoros a nivel individuo y especie dentro de la comunidad.
3. Determinar los patrones temporales y la variación espacial de la herbivoría dentro de la isla.

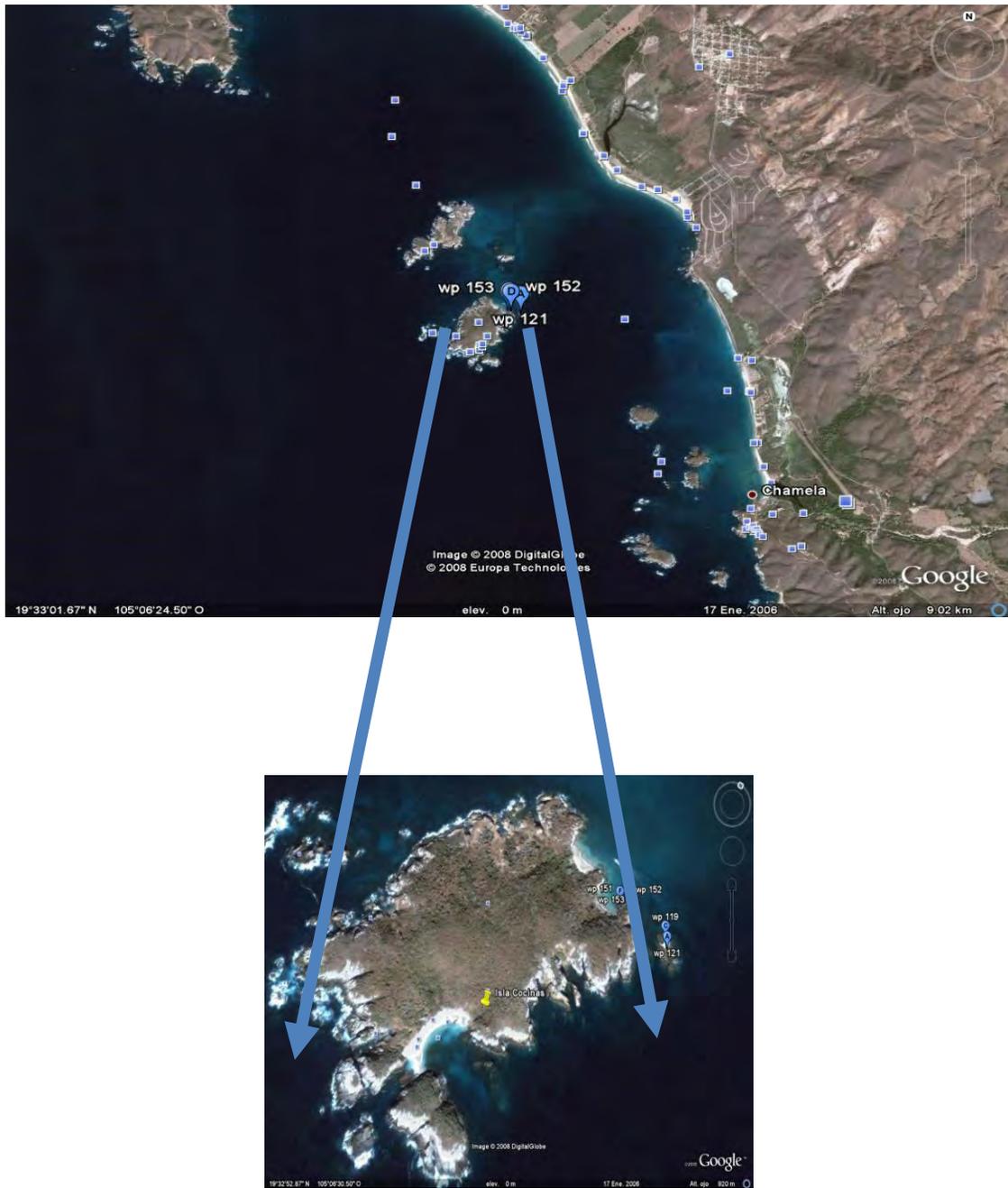
Se espera que:

- a) Existan diferencias entre el área foliar dañada, el tipo de daño y el porcentaje de hojas consumidas por los herbívoros entre temporadas.
- b) Existan diferencias en el tipo de daño causado por los herbívoros entre especie.

#### **4. SITIO DE ESTUDIO**

Este trabajo se llevó a cabo en la Isla Cocinas, de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jal., dentro de la Bahía de Chamela declarada como área natural protegida con la categoría de Santuario, publicada en el Diario Oficial de la Federación (09-10-2003) (DOF 2003).

La isla Cocinas es una de las ocho islas de origen volcánico de la Bahía Chamela, se ubica a (**19° 32' 52.87"** norte; **105° 06' 30.50"** oeste) con una extensión de 30.4 hectáreas y un perímetro de 5317 m (Fig.1). La vegetación está representada principalmente por selva baja caducifolia matorral xerófilo de acantilado y duna costera. Florísticamente se encuentra integrado por 21 familias, 23 géneros y 36 especies (Ramírez 2006). La temperatura mínima extrema generalmente no es menor a los 0 °C mientras que la temperatura media anual oscila entre los 20 y 29 °C (Rzedowski 1978) con una precipitación promedio anual de 679 mm (García-Oliva *et al.* 1995). La vegetación de selva baja caducifolia en la isla se caracteriza fisonómicamente por la presencia de árboles de copa extendida, tallos lustrosos de corteza exfoliante provistos de espinas o corchos (Ramírez 2006) , con alturas aproximadas de 4 a 6 m con un diámetro a la altura del pecho (DAP) menor a 5 cm (T. Velázquez, datos no publicados). La especie arbórea representativa es *Amphipterygium adstringens* (Schltdl.) Standl. (Ramírez 2006, T. Velázquez, datos no publicados).



**Figura 1.** Localización de la Isla Cocinas de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco. En vista satelital escala 1:300 (Google Earth 17, enero 2006)

## **5. MÉTODO**

### **5.1. Evaluación de daños**

Para analizar los niveles de herbivoría en la comunidad arbórea de la selva baja caducifolia de la Isla Cocinas, se realizaron dos muestreos dirigidos en zonas accesibles. El primero, al final de la época de lluvias (noviembre de 2007) y el segundo a mediados de la época seca (febrero de 2008), con la finalidad de realizar una evaluación puntual del daño acumulado durante el transcurso de la época húmeda, y así obtener datos más precisos sobre la incidencia y el nivel de daño foliar en la isla. La selección de los individuos se llevo a cabo de manera azarosa eligiendo individuos con un DAP mayor a 1 cm y tratando de abarcar la mayor parte del territorio de la isla. En ambas épocas se consideraron únicamente a los individuos que presentaban hojas. Durante el mes de noviembre se muestrearon 129 individuos dentro de 330 m<sup>2</sup>, mientras que en el mes de febrero se muestrearon 42 individuos en 220 m<sup>2</sup>.

Para evaluar el área foliar dañada se colectaron tres ramas de diferentes partes de la copa de cada individuo. Estas se llevaron al laboratorio, en donde se procedió a realizar un análisis superficial para determinar si existía la presencia de insectos folívoros, se separaron todas las hojas de las ramas de cada individuo y al azar se seleccionó una muestra de 20 hojas, las cuales fueron prensadas para posteriormente analizar los tipos de daño y estimar los niveles de daño por herbivoría, mediante un medidor de área foliar con el sistema *WinFOLIA* (ver. Regent Instruments, Canadá 2008.).

## 5.2. Análisis de Datos

Con ayuda del programa Win-Folia (Regent Instruments Canadá 2008) se obtuvieron datos sobre el área foliar total y el área consumida por herbivoría (total de hojas consumidas X 100 / Total de hojas muestreadas), clasificada en cuatro tipos de daño (masticadores, perforadores, raspadores y minadores). Posteriormente, se obtuvo el número y porcentaje de hojas dañadas y área foliar afectada por individuo y por especie. Los análisis de daño se realizaron a un nivel general en la isla Cocinas, por época de muestreo (lluvias, seca), por tipo de daño (masticadores, perforadores, raspadores y minadores) y por especies ( $N=27$ ).

Se calculó el porcentaje de infestación por cóccidos (individuos infestados por especie x 100/Total de individuos por especie).

Se realizó un análisis de Tukey para determinar las diferencias estadísticas entre los tipos de daño y entre épocas de muestreo y entre las 11 especies compartidas.

Para determinar si la frecuencia de hojas atacadas dependía de la época y el tipo de daño, se aplicó una prueba de  $\chi^2$  calculando las frecuencias esperadas con una tabla de contingencia de 27 especies x 2 épocas, tipo de daño (masticadores, perforadores, raspadores y minadores) x 2 épocas y especies compartidas (11 especies) x 2 épocas.

Con el programa JMP (SAS Institute Inc.) se realizó un ANOVA para establecer diferencias en el área foliar dañada entre épocas, tipo de daño y especies. Para poder realizar estos análisis fue necesario normalizar los datos de porcentaje de área foliar mediante transformaciones arco-seno.

## 6. RESULTADOS

Se muestrearon 171 individuos pertenecientes a 27 especies, de los cuales 129 individuos correspondieron a la época de lluvias y 42 individuos a la época seca. A partir de estos individuos se analizó un total de 3401 hojas, 2583 pertenecieron a la época de lluvias y 823 a la época seca.

### 6.1. Tipo de Daño

Se encontraron cuatro tipos de daño producidos por: minadores, raspadores, masticadores y perforadores (Anexo 1).

El grupo dominante en ambas épocas de muestreo fue el de los raspadores. En cuanto a la presencia de insectos pertenecientes a los demás grupos, en ambas épocas se encontraron larvas de lepidópteros y coleópteros en distintos estadios. Es importante destacar la presencia de cóccidos, asociados al 51.2% de las especies muestreadas, siendo más abundantes durante la época de lluvias.

Se registro un efecto significativo de la época ( $F_{7,3400} = 28.8$ ,  $P < 0.0001$ ), del tipo de daño ( $F_{7,3400} = 134.9$ ,  $P < 0.0001$ ) y de la interacción época x tipo de daño ( $F_{7,3400} = 68.5$ ,  $P < 0.0001$ ) sobre el porcentaje de área foliar dañada y el porcentaje de hojas consumidas ( $\chi^2 = 17.4$ , g.l. = 3;  $P < 0.001$ ).

### 6.2. Patrones de daño por época.

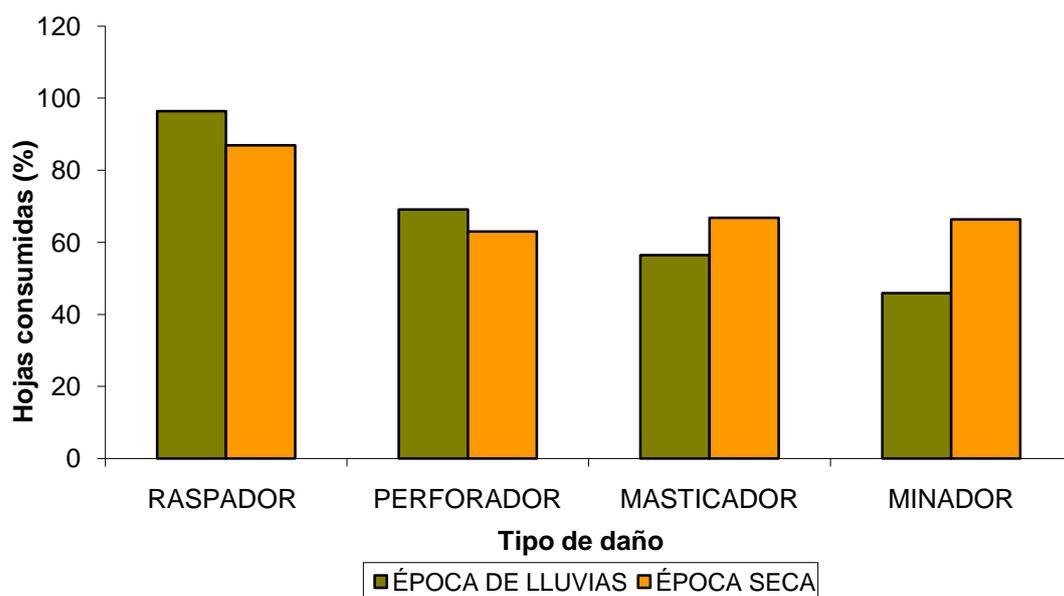
El porcentaje de hojas consumidas en la época de lluvias (53.7%  $N= 2583$ ), fue significativamente menor al porcentaje de hojas consumidas durante la época seca (61.8%  $N= 823$ ); ( $\chi^2 = 21.2$ , g.l = 1,  $P < 0.001$ ). Sin embargo, el área foliar dañada resulto ser mayor durante la época de lluvias ( $8.6 \pm 0.6\%$   $N= 2583$ ) en comparación con el daño generado por herbívoros en la época seca ( $5.3 \pm 0.5\%$   $N= 823$ ) presentando una variación significativa entre el daño por individuo y la época de muestreo. ( $F_{1, 5137} = 15.2$ ;  $P < 0.0001$ ).

Se encontraron diferencias entre el porcentaje de hojas consumidas y el tipo de daño presente ( $\chi^2 = 508.5$ , g.l = 3,  $P < 0.001$ ), el mayor porcentaje de hojas consumidas en la época de lluvias fue provocado por herbívoros raspadores ( $96.4\% \pm 2$ ) con un daño en área foliar de  $23.1\% \pm 0.7$ , seguido del daño ocasionado por perforadores con un  $69.1 \pm 1.5\%$  de hojas consumidas y un  $12.6 \pm 0.3\%$  de área foliar dañada, forrajeros con un  $56.4 \pm 1.2\%$  de hojas consumidas y un  $18.6 \pm 0.5\%$  de área foliar dañada y en una menor cantidad el daño generado por minadores con un  $45.9 \pm 0.9\%$  de hojas consumidas y un  $5.92 \pm 0.3\%$  de área foliar dañada (Fig. 3).

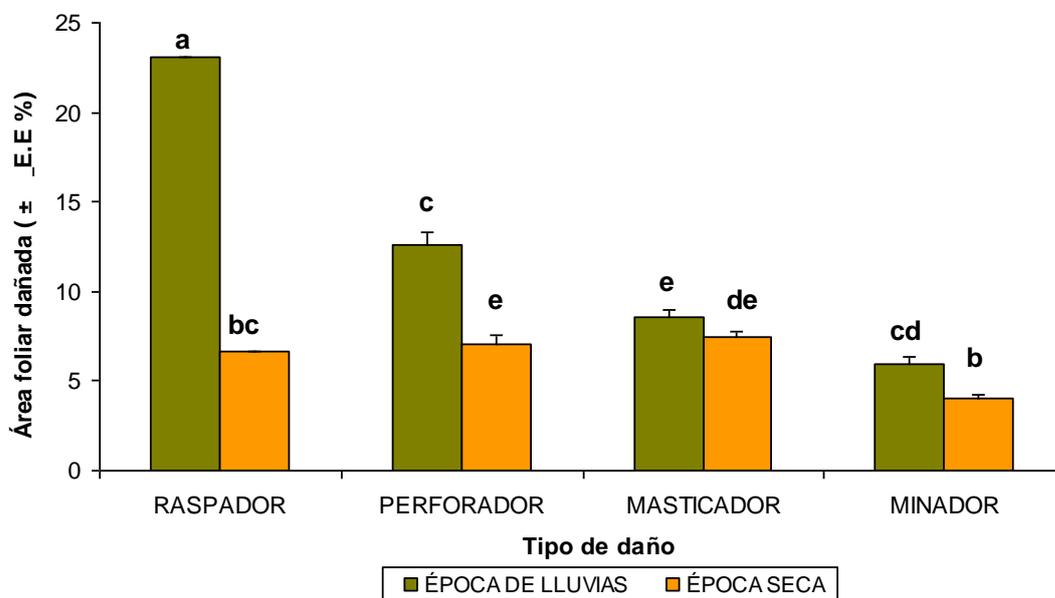
Es importante destacar la presencia de cóccidos asociados a un (56.8%  $N= 129$ ) de las especies muestreadas en la isla durante esta época, siendo *Adelia oaxacana* la que presentó un porcentaje de asociación mayor (Tabla 1).

En lo que respecta a la época seca se encontraron diferencias entre tipo de daño y porcentaje de hojas consumidas ( $\chi^2 = 124.4$ , g.l = 3,  $P < 0.001$ ), el tipo de daño predominante con un  $86.9 \pm 1.9\%$  de hojas consumidas y un daño en área foliar de  $6.7 \pm 0.4\%$  corresponde a los raspadores, sin embargo el tipo de daño que causo un efecto mayor en el porcentaje de área foliar dañada fue el de los masticadores con un área foliar dañada de  $7.46 \pm 0.1\%$  y un  $66.7 \pm 1.4\%$  de hojas consumidas, seguido por el daño generado por el grupo de los minadores  $66.4 \pm 1.4\%$  de daño en área foliar y  $4 \pm 0.4\%$  de hojas consumidas y los perforadores con un área foliar dañada de  $62.9 \pm 1.4\%$  y un  $7.1 \pm 0.3\%$  de hojas consumidas (Fig. 4).

La presencia de cóccidos se ve disminuida durante esta época encontrando un 31.6% ( $N= 42$ ) de infestación con las especies presentes (Tabla 1).



**Figura 3.** Comparación del porcentaje de hojas consumidas por los 4 tipos de daño en ambas épocas (Lluvias  $N= 2583$  hojas; Secas  $N= 823$  hojas).



**Figura 4.** Porcentaje de área foliar dañada por cada uno de los 4 tipos de daño durante ambas épocas de muestreo (Lluvias  $N= 2583$  hojas; Seca  $N= 823$  hojas). Letras diferentes denotan diferencias significativas con  $P < 0.001$  (prueba de Tukey).

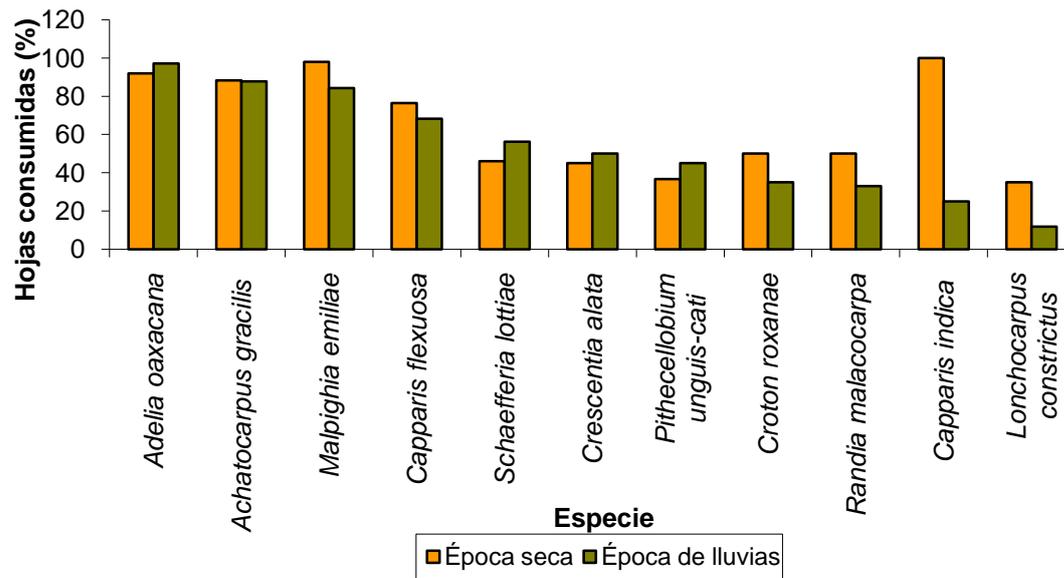
**Tabla 1.** Porcentaje de arbustos y árboles de las 27 especies muestreadas en la isla Cocinas infestados por cóccidos en dos temporadas (Lluvias y secas).

Especie de plantas.	Infestación por cóccidos (%)			
	Lluvias	N (individuos)	Secas	N (individuos)
<i>Achatocarpus gracilis</i>	22.2	9	0	3
<i>Adelia oaxacana</i>	96	25	75	4
<i>Amphipterygium adstringens</i>	0	2		
<i>Apoplanesia paniculata</i>			0	1
<i>Bursera instabilis</i>	33.3	6		
<i>Caesalpinia caladenia</i>	50	6		
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	41.6	12		
<i>Caesalpinia</i> sp.	20	5		
<i>Capparis flexuosa</i>	33.3	3	0	3
<i>Capparis incana</i>	0	1		
<i>Capparis indica</i>	0	3	0	1
<i>Capparis verrucosa</i>	50	4		
<i>Cordia</i> sp.	100	2		
<i>Crescentia alata</i>	0	1	0	1
<i>Croton roxanae</i>	0	2	0	1
<i>Erythroxylum</i> sp.			50	2
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	0	2		
<i>Guettarda elliptica</i>	0	1		
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	80	5		
<i>Lonchocarpus constrictus</i>	75	4	50	4
<i>Malpighia emilliae</i>	71.4	7	40	5
<i>Malpighia ovata</i>	40	5		
<i>Pithecellobium unguis-cati</i>	0	2	33.3	3
<i>Randia malacocarpa</i>	80	5	0	1
<i>Schaefferia lottiae</i>	83.3	18	33.3	9
<i>Serjania</i> sp.	0	1		
<i>Vallesia aurantiaca</i>	0	1		

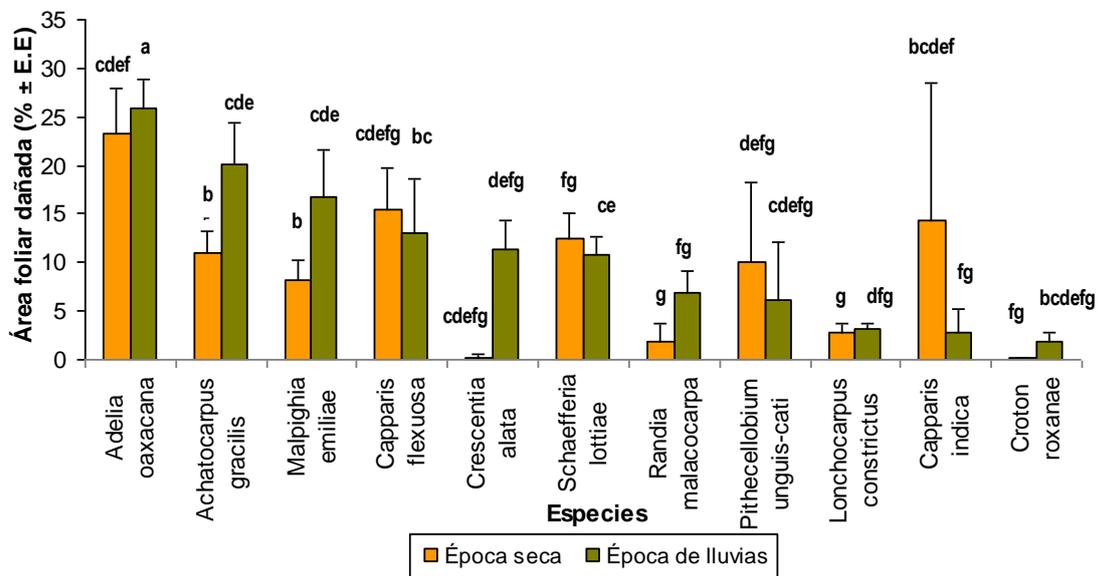
### 6.3. Daño por especie

El análisis estadístico indica que el porcentaje de daño por herbivoría varió significativamente entre especies  $N=27$  ( $F_{17,1974} = 42.7$ ;  $P < 0.0001$ ). Se registró un efecto significativo de la época ( $F_{17, 1974} = 6.2$ ,  $P < 0.0128$ ) y de la interacción época x especie ( $F_{17,1974} = 15.2$ ,  $P < 0.0001$ ) sobre el porcentaje de área foliar dañada. Por otro lado, se encontró que la frecuencia de hojas consumidas en cada especie dependió significativamente de la época ( $\chi^2 = 17.4$ , g.l. = 3;  $P < 0.001$ ). De las 27 especies muestreadas dos fueron encontradas únicamente en la época seca, catorce durante la época de lluvias y once especies resultaron compartidas por ambas épocas (Anexo 2).

Se encontraron diferencias en el porcentaje de hojas consumidas entre las especies compartidas y la época de muestreo ( $\chi^2 = 10.4$ , g.l. = 1,  $P < 0.01$ ). De las once especies compartidas, *Adelia oaxacana*, y *Crescentia alata* presentaron un mayor porcentaje de hojas consumidas y de área foliar dañada durante la época de lluvias, mientras que las especies *Caparais flexuosa* y *Capparis indica* presentaron un mayor porcentaje de hojas consumidas y área foliar dañada durante la época seca. Las especies *Pithecellobium unguis-cati* y *Schaefferia lottiae* presentan una mayor área foliar consumida durante la época seca con un mayor porcentaje de hojas atacadas durante la época de lluvias. Las especies restantes (*Malpigea emilliae*, *Achatocarpus gracilis*, *Croton roxanae*, *Lonchocarpus constrictus* y *Randia malacocarpa*) concuerdan con el patrón general, en el cual, existe un porcentaje mayor de hojas dañadas durante la época seca y un porcentaje de área foliar dañada por individuo mayor durante la época de lluvias (Tabla 3; Figs. 5 y 6).



**Figura 5.** Porcentaje de hojas consumidas de las once especies compartidas por ambas épocas en la Isla Cocinas.



**Figura 6.** Porcentaje de área foliar dañada de las once especies compartidas en ambas épocas de la Isla Cocinas. Letras diferentes denotan diferencias significativas con  $P < 0.001$  (prueba de Tukey).

De las 27 especies de plantas analizadas con una cantidad mayor a cinco individuos muestreados encontramos que las especies *Adelia oaxacana* ( $25.7 \pm 2.6\%$  área foliar dañada; 97.4% hojas consumidas) *Malpigia emiliae* ( $13.5 \pm 3.3\%$  área foliar dañada; 89.9% hojas consumidas), *Malpigia ovata* ( $35.2 \pm 6.6\%$  área foliar dañada; 93.02% hojas consumidas) y *Achatocarpus gracilis* ( $18.0 \pm 3.5\%$  área foliar dañada; 85% hojas consumidas). Presentaron los porcentajes de área foliar y hojas consumidas mayores dentro de la isla Cocinas siendo el tipo de daño de los masticadores el grupo dominante, en el caso de la especie *Adelia oaxacana* el tipo de daño asociado fue principalmente el de los raspadores con un 95% de individuos dañados ( $N=28$ ), en comparación con las otras 23 especies muestreadas. (Tabla 2).

**Tabla 2.** Tipo de daño (masticador, perforador, raspador, minador), porcentaje de área foliar dañada ( $\pm$  E.E) y porcentaje de hojas consumidas, en las 27 especies muestreadas en la isla Cocinas.

<b>Época</b>	<b>Especie</b>	<b>Tipo de daño</b>	<b>Número de hojas (N)</b>	<b>Área foliar dañada <math>\pm</math> E.E %</b>	<b>Hojas consumidas (%)</b>
SECA	<i>Apoplanesia paniculata</i>	Raspadores	20	4.02 $\pm$ 4.0	91.7
SECA	<i>Erythroxylum</i> sp.	Forrajeros	40	3.43 $\pm$ 3.4	55.0
LLUVIAS	<i>Malpighia ovata</i>	Forrajeros, Perforadores	100	35.16 $\pm$ 6.6	93.0
LLUVIAS	<i>Guettarda elliptica</i>	Forrajeros	20	16.00 $\pm$ 16.0	85.0
LLUVIAS	<i>Serjania</i> sp.	Minadores	20	7.34 $\pm$ 7.3	84.2
LLUVIAS	<i>Cordia</i> sp.	Forrajeros, Perforadores	40	6.04 $\pm$ 0.8	75.0
LLUVIAS	<i>Capparis incana</i>	Forrajeros, Perforadores	20	6.13 $\pm$ 6.1	65.0
LLUVIAS	<i>Vallesia aurantiaca</i>	Forrajeros	20	4.69 $\pm$ 4.7	50.0
LLUVIAS	<i>Capparis verrucosa</i>	Forrajeros, Perforadores	80	7.49 $\pm$ 1.5	45.5
LLUVIAS	<i>Bursera instabilis</i>	Forrajeros, Perforadores	120	2.73 $\pm$ 0.9	33.9
LLUVIAS	<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	Forrajeros, Perforadores	40	2.53 $\pm$ 1.4	22.5
LLUVIAS	<i>Caesalpinia</i> sp.	Forrajeros, Perforadores	100	1.19 $\pm$ 0.8	14.0
LLUVIAS	<i>Haematoxylum brasiletto</i>	Minadores	100	12.51 $\pm$ 2.3	14.0
LLUVIAS	<i>Caesalpinia caladenia</i>	Perforadores	120	1.95 $\pm$ 1.2	10.8

Continuación Tabla 2

Época	Especie	Tipo de daño	Número de hojas (N)	Área foliar dañada ± E.E %	Hojas consumidas (%)
LLUVIAS	<i>Caesalpinia eriostachys</i>	Minadores	240	0.00	0.4
LLUVIAS	<i>Amphipterygium adstringens</i>	Minadores	40	0.00	0.00
AMBAS	<i>Malpighia emilliae</i>	Forrajeros, Perforadores, Minadores	247	13.49 ± 3.4	89.9
AMBAS	<i>Adelia oaxacana</i>	Raspadores, Forrajeros, Perforadores	574	25.69 ± 2.6	97.4
AMBAS	<i>Achatocarpus gracilis</i>	Forrajeros, Perforadores	240	18.01 ± 3.5	85.0
AMBAS	<i>Capparis flexuosa</i>	Forrajeros, Perforadores, Raspadores	128	14.10 ± 3.4	82.0
AMBAS	<i>Schaefferia lottiae</i>	Forrajeros, Perforadores, Minadores	539	11.35 ± 1.5	52.9
AMBAS	<i>Crescentia alata</i>	Perforadores, Forrajero	40	8.58 ± 3.5	38.7
AMBAS	<i>Croton roxanae</i>	Forrajeros, Perforadores	60	1.34 ± 0.8	40.0
AMBAS	<i>Pithecellobium unguis-cati</i>	Forrajeros, Perforadores, Minadores	100	9.16 ± 4.6	40.0
AMBAS	<i>Randia malacocarpa</i>	Forrajeros, Perforadores	120	5.92 ± 2.0	35.8
AMBAS	<i>Capparis indica</i>	Forrajeros, Perforadores, Minador	67	5.55 ± 3.4	32.8
AMBAS	<i>Lonchocarpus constrictus</i>	Forrajeros, Perforadores, Minador	140	2.94 ± 0.5	76.7

**Tabla 3.** Porcentaje de hojas consumidas y el promedio del porcentaje de área foliar dañada ( $\pm$  E.E.) de las 11 especies compartidas por la época de lluvias y la época seca en la isla Cocinas.

Especie	Época de lluvias			Época seca		
	Área foliar dañada promedio ( $\pm$ E.E. %)	Hojas consumidas (%)	N (Número de hojas)	Área foliar dañada promedio ( $\pm$ E.E. %)	Hojas consumidas (%)	N (Número de hojas)
<i>Malpighia emiliae</i>	16.83 $\pm$ 4.8	84.3	147	8.14 $\pm$ 2.1	98.0	100
<i>Adelia oaxacana</i>	25.78 $\pm$ 3.1	97.2	499	23.31 $\pm$ 4.7	92.0	75
<i>Achatocarpus gracilis</i>	20.12 $\pm$ 4.3	87.8	180	10.94 $\pm$ 2.4	88.3	60
<i>Capparis flexuosa</i>	13.10 $\pm$ 5.5	68.3	60	15.44 $\pm$ 4.3	76.5	68
<i>Schaefferia lottiae</i>	10.76 $\pm$ 1.9	56.3	359	12.54 $\pm$ 2.6	46.1	180
<i>Crescentia alata</i>	11.36 $\pm$ 3.0	50.0	20	0.27 $\pm$ 0.3	45.0	20
<i>Croton roxanae</i>	1.96 $\pm$ 0.8	35.0	40	0.10 $\pm$ 0.1	50.0	20
<i>Pithecellobium unguis-cati</i>	6.17 $\pm$ 5.9	45.0	40	10.05 $\pm$ 8.3	36.7	60
<i>Randia malacocarpa</i>	6.74 $\pm$ 2.3	33.0	100	1.85 $\pm$ 1.8	50.0	20
<i>Capparis indica</i>	2.65 $\pm$ 2.5	25.0	60	14.26 $\pm$ 14.3	100.0	7
<i>Lonchocarpus constrictus</i>	3.11 $\pm$ 0.6	11.7	60	2.78 $\pm$ 0.9	35.0	80

Los datos agrupados señalan que el porcentaje de hojas consumidas por herbívoros fue de 55.7% con un área foliar dañada de  $8.64 \pm 0.46\%$ .

## **7. DISCUSIÓN**

En este estudio se encontró que el tipo de daño predominante en la Isla es el causado por raspadores, el análisis (ANOVA) detectó una relación entre la interacción época y tipo de daño. Los resultados indican que el porcentaje de hojas atacadas por herbívoros fue mayor durante la época seca, sin embargo, el área foliar consumida resultó ser mayor durante la época de lluvias. Se encontró que, tanto el porcentaje de área foliar dañada, como el de hojas consumidas, mostró una diferencia significativa entre épocas, por lo que la época de muestreo jugó un papel muy importante en la incidencia y tipo de daño encontrado en la isla.

Tomando en cuenta la estacionalidad de la SBC, la fluctuación en la disponibilidad de agua es el regulador principal del patrón de crecimiento de las plantas en estos sitios, este factor puede variar mucho entre años debido a diferencias interanuales en la duración del periodo de precipitaciones (Reich y Borchert 1984, Bullock y Solís-Magallanes 1990), además de la gran heterogeneidad espacial a nivel local debido a cambios en el tipo de suelo y la topografía de la región (Solís 1993, Murphy y Lugo 1995). Si a estas condiciones agregamos que el estudio se llevo a cabo en un sistema insular en el cual tanto los factores bióticos como abióticos varían considerablemente en comparación con un sistema continental (Vitousek y Hooper 1993). Considero que el factor principal para los resultados obtenidos en este trabajo esta determinado por los factores presentes en cada época de muestreo. Los estudios sobre interacción planta-herbívoro en sistemas estacionales indican que los insectos herbívoros aumentan su actividad en respuesta a los pulsos de biomasa disponibles en las plantas, mostrando un fuerte incremento en su actividad durante el inicio de la época húmeda, declinando paulatinamente hacia el final de la estación (Janzen 1981, Filip *et al.* 1995, Dirzo y Domínguez 1995) el muestreo realizado a finales de la época de lluvias (noviembre 2007) nos permite obtener el daño acumulado en las hojas durante aproximadamente cinco meses (de julio a noviembre) además del daño generado debido al recambio de hojas como consecuencia de factores ambientales, permitiendo un análisis más preciso sobre la incidencia de hojas consumidas y daño foliar, se obtuvo que la incidencia de hojas consumidas durante la época de lluvias es menor a la obtenida durante la época seca, esto puede ser explicado debido a que la distribución del daño durante la época de lluvias es heterogénea como consecuencia de la cantidad de recurso disponible (plantas), generalmente los árboles siempre verdes en este tipo de sistemas presentan porcentajes de herbivoría notablemente inferiores en relación a los árboles caducifolios (Dirzo y Domínguez 1995). En el caso de la época seca, los insectos herbívoros presentan una incidencia de consumo mayor debido a que la cantidad de recurso es limitada y estos aprovechan al máximo los recursos disponibles, el daño en área foliar resultó ser menor en esta época como consecuencia de la cantidad de herbívoros, Boinski y Fowler (1989) registran que la abundancia de herbívoros es más baja durante la época seca. En un principio los herbívoros se alimentan de la mayor cantidad de recurso hasta quedar satisfechos ante el recurso disponible sin generar un gran daño en área foliar. Otro factor muy importante a considerar es la ontogenia de las plantas, es muy común que las plantas sean consumidas durante los primeros estadios de desarrollo (Crawley 1999, Boege y Marquis 2005). Coley y Aide (1991) indican que la mayoría del daño generado por herbívoros ocurre cuando las hojas son jóvenes, ya que las defensas químicas y físicas que se presentan principalmente en hojas maduras (Coley 1983) no están bien desarrolladas en hojas jóvenes (Aide 1992). Se ha

comprobado que las plantas pueden tener respuestas inducidas por el ataque de herbívoros como el incremento en la resistencia a futuros ataques a través de cambios químicos, fisiológicos y morfológicos (Karban y Myers 1989), es por eso que la ontogenia podría estar generando una variación en la probabilidad e intensidad del daño por herbívoros o cambios en el valor adaptativo de diferentes mecanismos defensivos, siendo un importante factor a considerar en la incidencia y daño foliar presentes en la isla.

Es sabido que los efectos producidos por diferentes insectos herbívoros en su planta hospedera no son necesariamente independientes entre sí (Basset 1991). Existen interacciones herbívoro-herbívoro mediadas por la planta que utilizan en común, cuya resistencia o susceptibilidad para un herbívoro dado puede ser modificado por el ataque previo de otro herbívoro (Karban y Baldwin 1997). Dentro de la Isla Cocinas encontramos un 51.2% de cóccidos asociados a los 170 individuos muestreados, estos insectos fueron encontrados unidos a los tallos, hojas y yemas de las plantas debido a su tipo de alimentación, que consta en succionar floema de la planta. Se trata de organismos generalistas adaptados a vivir como parásitos en una gran variedad de plantas (Gullan 1997).

Las interacciones planta-herbívoro se caracterizan por la amplitud de respuesta que presentan las plantas al daño. Esta amplitud de respuestas se puede manifestar asociada a la heterogeneidad ambiental y puede ser expresada a través de plasticidad fenotípica o diferenciación genética. En este estudio se encontraron diferencias entre el porcentaje de hojas consumidas por especie y la época de muestreo la especie más atacada en ambas épocas fue *Adelia oaxacana*, atacada principalmente por raspadores.

Hubo una variación en el porcentaje de daño por herbivoría entre las 27 especies muestreadas. Esto se debe a que aún dentro de una misma población y en condiciones ambientales relativamente restringidas, la variación en la respuesta de las plantas al ataque de sus herbívoros es considerable, la variación en la respuesta a través de estos cambios difiere entre las especies y depende del momento de desarrollo en el que se encuentre la planta (Harper 1977).

Aide (1992) sugiere que la estacionalidad y la sincronía en la producción de hojas pueden reducir el daño en hojas jóvenes para escapar temporalmente a la herbivoría. En el caso de las selvas bajas se ha encontrado que la sincronía en la fenología de la hoja puede reducir la herbivoría a través de la satisfacción alimenticia de sus herbívoros (Coley 1983, Crawley 1986, Aide 1988, Clark y Clark 1991). En otros casos se observa como es que algunas especies anticipan la época de lluvias y producen hojas durante la época seca (Rockwood 1973; Frankie *et al.* 1974; Shukla y Ramakrishnan 1982) ya que la abundancia de herbívoros es usualmente más baja durante esta época (Boinski & Fowler 1989) logrando así, evadir temporalmente la temporada de actividad de los herbívoros (Aide 1988).

Explicar los patrones de herbivoría encontrados por especie, resulta considerablemente complicado, ya que se necesitaría una investigación particular de la especie y del o los herbívoros que la atacan y demás variables interactuantes. Por ello se sugiere realizar un estudio sobre la historia de vida de las especies, fisiología, fenología y química así como de los herbívoros presentes en cada especie para poder determinar cual o cuales son los factores que generan los patrones de herbivoría obtenidos en estas especies como en el caso de *Adelia oaxacana* que a pesar de ser una de las especies más afectadas por la herbivoría es también una de las especies más abundante dentro de la isla.

El presente estudio se podría considerar como uno de los primeros en analizar la incidencia y los niveles de daño foliar causados por insectos herbívoros en la selva baja caducifolia de un sistema insular en México, cuales son las especies de plantas más atacadas, así como el tipo de daño predominante en esta comunidad.

Es importante destacar que las variables analizadas en este trabajo son sólo algunas de las que pueden estar generando los patrones de herbivoría encontrados en este sistema insular, pero deben de existir muchas más, lo que abre las puertas a una gran gama de posibilidades y campos de investigación que permitan entender de manera clara las interacciones y variables que están participando y de que manera están influyendo en el mantenimiento de este sistema.

## Literatura citada

- Aide T.M. 1988. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. *Nature* 336:574-575
- Aide T.M. 1992. Dry season leaf production: An escape from herbivory. *Biotropica* 24:532-537.
- Aide T.M. 1993. Leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology* 74:455-466.
- Arnold E. y Asquith N.M. 2002. Herbivory in a fragmented tropical forest: patterns from islands at Lago Gatún, Panama. *Biodiversity and Conservation* 11:1663-1680.
- Barone J.A. 1994. Herbivores and herbivory in the canopy and understory on Barro Colorado Island, Panama. En: *Forest Canopies: Ecology, Biodiversity and Conservation*, 1 International Canopy Conference, Marie Selby. Botanical Gardens, Sarasota, Florida. Noviembre 1994, pp. 64-67.
- Barone J. y Coley P.D. 2002. *Herbivorismo y las defensas de las plantas*. En: Guariguata M. R. y G. H. Catan (eds.). *Ecología y Conservación en bosques Neotropicales*. Cartago, pp. 465-492.
- Basset Y. 1991. The spatial distribution of herbivory, mines and galls within an Australian rainforest tree. *Biotropica* 23:271-281.
- Boege K. y Marquis R.J. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology & Evolution* 20:441.
- Boinski S. y Fowler N.L. 1989. Seasonal patterns in a tropical lowland forest. *Biotropica* 21:223-233.
- Briggs M.A y Schultz J.C. 1990. Chemical defense production in *Lotus corniculatus* L. II. Trade-off among growth, reproduction and defense. *Oecologia* 83:32-37.
- Bullock S.H y Solís-Magallanes J.A. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* 22:22-35.
- Carson W.P y Root R.B. 2000. Herbivory and plant species coexistence: community regulation by an outbreaking phytophagous insect. *Ecological Monographs* 70:73-99.
- Clark D.B y Clark D.A. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124:769-788.
- Clark D.B y Clark D.A. 1991. *Herbivores, herbivory, and plant phenology: patterns and consequences in a tropical rain-forest cycad*. En: P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes y W.W. Benson (eds.). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in a tropical and temperate regions*, John Wiley & Sons, Inc., Nueva York, pp. 209-225.
- Coley P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53:209-233.
- Coley P.D. y Aide T.M. 1991. A comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaves forests. En: P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes y W.W. Benson (eds.). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in a tropical and temperate regions*, John Wiley & Sons, Inc., Nueva York, pp. 25-39.
- Coley P.D. y Barone J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:305-335.
- Crawley M.J. 1983. Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions. Blackwell Scientific, Oxford, Inglaterra, pp. 437.
- Crawley M.J. 1986. Life history and environment. En: M. J. Crawley (ed.). *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Inglaterra, pp. 253-290.
- Crawley M.J. 1999. Herbivory. En: J.D. Scholes y M.G Barker (eds.). *Physiological Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publication. Oxford, Inglaterra, pp. 480.

- Cyr H. y Pace M.L. 1993. Allometric Theory: Extrapolations from Individuals to Communities. *Ecology* 74:1234-1245.
- De la Riva P., Palabral A., Apaza, M. y Altamirano N. 2005. The role of weevils (*Metamasius* sp.) in foliar damage due to phytophagous insects inferred from the foliar damage in *Munnozia hastifolia*. *Ecología en Bolivia* 40:5-9.
- Del-Val E.K. y Crawley M.J. 2005. Are grazing increaser species better tolerators than decreasers? An experimental assessment of defoliation tolerance in eight British grassland species. *Journal of Ecology* 93:1005.
- Diario Oficial de la Federación 2003. Artículo primero. *Se declara área natural protegida con la categoría de santuario a las islas la Pajarera, Cocinas, Mamut, Colorada, San Pedro, San Agustín, San Andrés y Negrita, y los islotes los Anegados, Novillas, Mosca y Submarino, situadas en la bahía de Chamela, frente a las costas del municipio de la Huerta, Estado de Jalisco*. Martes 29 de julio de 2003.
- Dirzo R. y Harper J.L. 1982. Experimental studies on slug-plant interactions: IV. The performance of cyanogenetic and acyanogenic morphs of *Trifolium repens* in the field. *The Journal of Ecology* 70:119-138.
- Dirzo R. 1984. Insect-plant interactions: Some ecophysiological consequences of herbivory. En: E. Medina, H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds.). *The Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. W. Junk. La Haya, pp. 209-225.
- Dirzo R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en Los Tuxtlas. *Biología Tropical* 36:119-132.
- Dirzo R. y Domínguez C. 2002. Interacciones planta herbívoro en la selva baja caducifolia de Chamela. En: Noguera, F.A., J.H. Vega-Rivera, A.N. García-Aldrete y M. Quesada-Avedaño (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 517-523.
- Ehrlén J. 1995. Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*. II. Herbivory and population dynamics. *Journal of Ecology* 83:297-308.
- Ehrlich P.R. y Raven P.H. 1964. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution* 18:586-608.
- Filip V., Dirzo R., Maass J.M. y Sarukán J. 1995. Within and among variation in the levels of damage on the foliage of trees from a tropical deciduous forest in West Mexico. *Biotropica* 27:78-86.
- Fornoni J., Valverde P.L. y Nuñez-Farfán J. 2003. Quantitative genetics of plant tolerance and resistance against natural enemies of two natural populations of *Datura stramonium*. *Evolutionary Ecology Research* 5:1049-1065.
- Fornoni J., Valverde P.L. y Nuñez-Farfán J. 2004. Population variation in the cost and benefit of tolerance and resistance against herbivory in *Datura Stramonium*. *Evolution* 58:1696-1704.
- Frankie G.W., Baker H.G. y Opler P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in a tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-913.
- Freeman D.C., Harper K.T. y Charnov E.L. 1980. Sex change in plants: old and new observations, and new hypotheses. *Oecologia* 47:222-232.
- Freeman R.S., Brody A.K. y Neefus C.D. 2003. Flowering phenology and compensation for herbivory in *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia* 136:394-401.
- Fritz R.S y Simms E.L. 1992. *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens: Ecology Evolution and Genetics*. University of Chicago Press, Chicago.

- García-Guzmán G. y Dirzo R. 2001. Patterns of leaf-pathogen infection in the understory of a Mexican rain forest: incidence, spatiotemporal variation, and mechanisms of infection. *American Journal of Botany* 88:634-645.
- García-Guzmán G y Dirzo R. 2004. Incidence of leaf pathogens in the canopy of a Mexican tropical wet forest. *Plant Ecology* 172:41-50.
- García-Oliva F. , Camou A. y Maass J.M. 1995. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. En: Noguera, F.A., J.H. Vega-Rivera, A.N. García-Aldrete y M. Quesada-Avedaño (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 3-10.
- Gillespie R.G. y Roderick G.K. 2002. Arthropods on islands: Colonization, speciation, and conservation. *Annual Review of Entomology* 47:595-632.
- Givnish T.J. 1988. Adaptation to Sun and Shade: a Whole-Plant Perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15:63-92.
- Green T.R. y Ryan C.A. 1972. Wound induced proteinase inhibitors in plant leaves: a possible defense mechanism against insects. *Science* 175:776-777.
- Gullan P.J y Kozstarab M. 1997. Adaptations in scale insects. *Annual Review Entomology* 42:23-50.
- Hamback P.A. 2001. Direct and indirect effects of herbivory: feeding by spittlebugs affects pollinator visitation rates and seedset of *Rudbeckia hirta*. *Ecoscience* 8:45-50.
- Hanley M.E. 1998. Seedling herbivory, community composition and plant life history traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1:191-205.
- Hanley M.E. y May O.C. 2006. Cotyledon damage at the seedling stage affects growth and flowering potential in mature plants. *New Phytologist* 169:243-250.
- Harper J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, Londres, 892 pp.
- Huntly N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:477-503.
- Janzen D.H. 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 13:271-282.
- Janzen D.H. 1985. Plant defences against animals in the Amazonian rainforest. En: *Amazonia*, G.T. Prance y T.E. Lovejoy (eds.). Persimmon. Oxford, Nueva York, pp. 207-217.
- Juenger T. y Bergelson J. 2000. Does early season browsing influence the effect of self pollination in scarlet gilia? *Ecology* 81:41-48.
- Karban R. y Myers J.H. 1989. Induced plant responses to herbivory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:331-348.
- Karban R. y Baldwin I.T. 1997. *Induced Responses to Herbivory*. Univ. Chicago Press, Chicago, pp. 319.
- Karban R. y Thaler J.S. 1999. Plant phase change and resistance to herbivory. *Ecology* 80:510-517.
- Knight T.M. 2003. Effects of herbivory and its timing across population of *Trillium grandiflorum* (Liliaceae). *American Journal of Botany* 90:1207-1214.
- Lawton J.H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 28:23-29.
- Lehtila K. y Strauss S.Y. 1999. Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Ecology* 80:116-124.
- Lewinsohn T.M, Novotny V. y Basset Y. 2005. Insect on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Review Ecology, Evolution and Systematics*. 36:507-620.
- Lowman M.D. y Box J.D. 1983. Variation in leaf toughness and phenolic content among five species of Australian rain forest trees. *Australian Journal of Ecology* 8:17-25.

- Lowman M.D. 1985. Temporal and spatial variability in insect grazing of the canopies of five Australian rainforest tree species. *Australian Journal of Ecology* 10:7-24.
- Mac-Arthur R.H. y Wilson E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, 203 pp.
- Marquis R.J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226:537-539.
- Marquis R.J. 1992. *The Selective impact of herbivores*. En: *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens* R. Fritz y E. Simas (eds.). Univ. Chicago Press, Chicago, pp. 301-25.
- Martínez Becerril R.I. 1999. Estudio comparativo del herbivorismo en dos especies de *Croton* en la salva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 56 pp.
- Moran N.A. y Whitham T.G. 1990. Interspecific competition between root-feeding and leaf-galling aphids mediated by host plant resistance. *Ecology* 71:1050-58
- Morrow P.A. y Lamarche V.C. 1978. Tree ring evidence for chronic insect suppression of productivity in subalpine *eucalyptus*. *Science* 201:1244-1246.
- Mortimer S.R., Van der Putten W.H. y Brown V.K. 1999. Insect and nematode herbivory below ground: interactions and role in vegetation succession. En: H. Olf, V.K. Brown y R.H. Drent (eds.). *Herbivores Between Plants and Predators*. Blackwell Science, pp. 205-238.
- Mosterhead K. y Marquis R.J. 2000. Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology* 81:30-40.
- Murali K.S. y Sukumar R. 1993. Leaf Flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, southern India. *Oecologia* 94:114-119.
- Murphy P.G. y Lugo A.E. 1995. Dry forest of Central America and the Caribbean. En: H.A Mooney, S.H. Bullock y E. Medina (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press, Nueva York, pp. 9-34.
- Novotny V., Drozd P., Miller S.E., Kulfan M., Janda M., Basset Y. y Weiblen G.D. 2006. Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforest? *Science* 313:111-118.
- Núñez-Farfán, J. y Dirzo, R. 1994. Evolutionary ecology of *Datura stramonium* L. en central México: natural selection for resistance to herbivorous insects. *Evolution* 48:423-434.
- Ohgushi T. 2005. Indirect interaction webs: herbivore-induced effects through trait change in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36:81-105.
- Painter R. 1958. Resistance of plants to insects. *Annual Review of Entomology* 3:267-90.
- Pilson D. 1992. Relative Resistance of Goldenrod to aphid attack: changes through the growing season. *Evolution* 46:1230-1236.
- Pilson D. 1996. Two herbivores and constraints on selection for resistance in *Brassica rapa*. *Evolution* 50:1492-1500.
- Price P.W. 1997. *Insect Ecology*. John Wiley. Nueva York, 385 pp.
- Prins A.H., Nell H.W., y P.G.L. Klinkhamer. 1992. Size dependent root herbivory on *Cynoglossum officinale*. *Oikos* 65:409-413.
- Ramírez R.D. 2006. Vegetación y flora de la isla "La Cocina", Chamela, Municipio de la Huerta, Jalisco, México. Avances en la investigación científica en el CUCBA, pp. 554-559.**
- Reich P.B. y Borchert R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72:61-74.
- Rao M., Terborgh J. y Nuñez-Farfán J. 2001. Increased herbivory in forest isolates: Implications for plant community structure and composition. *Conservation Biology* 15:624-633.
- Rockwood L.L. 1973. The effect of defoliation on seed production of six Costa Rican tree species. *Ecology* 54:1363-1369.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México, pp. 432.

- Shukla R. y Ramakrishnan P. 1982. Phenology of trees in a sub-tropical humid forest in north-easter. *Vegetatio* 49:103-109.
- Solís E. 1993. *Características fisicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, 78 pp.
- Strauss S.Y. 1991. Direct, indirect, and cumulative, effects of three native herbivores on a shared host plant. *Ecology* 72:543-558.
- Strauss S.Y. 1996. Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness to pollinators: implications for male and female plant fitness. *The American Naturalist* 147:1098-1107.
- Strauss S.Y. y Zangerl A. 2002. *Plant insect interactions in terrestrial ecosystems*. En: C. Herrera y O. Pellmyr (eds.). *Plant Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Blackwell Publishing, pp. 77-106.
- Stinchcombe J.R. 2002. Fitness consequences of cotyledon and mature-leaf damage in the ivy leaf morning glory. *Oecologia* 131:220-226.
- Terborgh J., Lopez L. y Tello J.S. 1997. Bird communities in transition: the Lago Huri islands. *Ecology* 78:1494-1501.
- Tiffin P. 2002. Competition and time of damage affect the pattern of selection action on plant defense against herbivores. *Ecology* 87:1981-1990.
- Trejo I. 1996. Características del medio físico de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones Geográficas, Boletín, Instituto de Geografía, núm. especial 4*. UNAM. México, pp. 95-110.
- Trejo I. 1999. El clima de la Selva Baja Caducifolia en México. *Investigaciones Geográficas*. 39:40-52.
- Trejo I. y Dirzo, R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in México. *Biological Conservation* 94:133-142.
- Vitousek P.M., Loope L.L. y Adersen H. 1995. *Islands Biological Diversity and Ecosystem Function*. O.L Lange, Würzburg. Stanford, 240 pp.
- Williams. K. S y Myers J. H. 1984. Previous herbivore attack of red alder may improve food quality for fall webworm larvae. *Oecologia* 63:166-170.

## Anexo 1.

Tipos de daño observados en la Isla Cocinas.



Remoción externa por masticadores



Remoción interna por minadores



Remoción externa por perforadores



Remoción interna por raspadores



Larva de lepidóptero



Infestación por cóccidos

## Anexo 2.

Listado de especies encontradas en la Isla Cocinas.

Época	Especie	Familia
SECA	<i>Apoplanesia paniculata</i> C.Presl.	Fabaceae
SECA	<i>Erythroxylum</i> sp.	Erythroxylaceae
LLUVIAS	<i>Malpighia ovata</i> Rose.	Malpighiaceae
LLUVIAS	<i>Guettarda elliptica</i> Spreng.	Rubiaceae
LLUVIAS	<i>Serjania</i> sp.	Sapindaceae
LLUVIAS	<i>Cordia</i> sp.	Boraginaceae
LLUVIAS	<i>Capparis incana</i> Kunth.	Capparaceae
LLUVIAS	<i>Vallesia aurantiaca</i> (M.Martens and Galeotti) J.F. Morales.	Apocynaceae
LLUVIAS	<i>Capparis verrucosa</i> Jacq.	Capparaceae
LLUVIAS	<i>Bursera instabilis</i> McVaugh & Rzed.	Burseraceae
LLUVIAS	<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss	Euphorbiaceae
LLUVIAS	<i>Caesalpinia</i> sp.	Fabaceae
LLUVIAS	<i>Haematoxylum brasiletto</i> H. Karst	Fabaceae
LLUVIAS	<i>Caesalpinia caladenia</i> Standl	Fabaceae
LLUVIAS	<i>Caesalpinia eriostachys</i> Benth	Fabaceae
LLUVIAS	<i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltdl.) Standl.	Anacardiaceae
AMBAS	<i>Malpighia emiliae</i> W. R. Anderson.	Malpighiaceae
AMBAS	<i>Adelia oaxacana</i> (Mull. Arg.) Hemsl.	Euphorbiaceae
AMBAS	<i>Achatocarpus gracilis</i> H. Walter	Achatocarpaceae
AMBAS	<i>Capparis flexuosa</i> (L.) L	Capparaceae
AMBAS	<i>Schaefferia lottiae</i> Lundell	Celastraceae
AMBAS	<i>Crescentia alata</i> Kunth.	Bignoniaceae
AMBAS	<i>Croton roxanae</i> Croizat.	Euphorbiaceae
AMBAS	<i>Pithecellobium unguis-cati</i> (L.) Benth	Fabaceae
AMBAS	<i>Randia malacocarpa</i> Standl.	Rubiaceae
AMBAS	<i>Capparis indica</i> (L.) Druce.	Capparaceae
AMBAS	<i>Lonchocarpus constrictus</i> Pittier	Fabaceae