



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

Variación interpoblacional en la depredación de semillas de  
*Amphipterygium adstringens* (Schldl.) Standl. (Anacardiaceae) y  
su efecto en la germinación.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

INTI HUMBERTO ARÉVALO FRANCO



DIRECTORA DE TESIS:  
Dra. MARÍA GRACIELA GARCÍA-GÚZMAN  
Año 2014



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.

<p>1. Datos del alumno</p> <p>Apellido paterno</p> <p>Apellido materno</p> <p>Nombre (8)</p> <p>Teléfono</p> <p>Universidad Nacional Autónoma de México</p> <p>Facultad de Ciencias</p> <p>Carrera</p> <p>Número de cuenta</p>	<p>1. Datos del alumno</p> <p>Arévalo</p> <p>Franco</p> <p>Inti Humberto</p> <p>56-45-94-00</p> <p>Universidad Nacional Autónoma de México</p> <p>Facultad de Ciencias</p> <p>Biología</p> <p>30417100-6</p>
<p>2. Datos del tutor</p> <p>Grado</p> <p>Nombre (s)</p> <p>Apellido paterno</p> <p>Apellido materno</p>	<p>2. Datos del tutor</p> <p>Dra.</p> <p>María Graciela</p> <p>García</p> <p>Guzmán</p>
<p>3. Datos del sinodal 1</p> <p>Grado</p> <p>Nombre (s)</p> <p>Apellido paterno</p> <p>Apellido materno</p>	<p>3. Datos del sinodal 1</p> <p>Dra.</p> <p>María Guadalupe</p> <p>Barajas</p> <p>Guzmán</p>
<p>4. Datos del sinodal 2</p> <p>Grado</p> <p>Nombre (s)</p> <p>Apellido paterno</p> <p>Apellido materno</p>	<p>4. Datos del sinodal 2</p> <p>M. en C.</p> <p>María Esther</p> <p>Sánchez</p> <p>Coronado</p>
<p>5. Datos del sinodal 3</p> <p>Grado</p> <p>Nombre (s)</p> <p>Apellido paterno</p> <p>Apellido materno</p>	<p>5. Datos del sinodal 3</p> <p>Dr.</p> <p>Eduardo</p> <p>Morales</p> <p>Guillaumin</p>
<p>6. Datos del sinodal 4</p> <p>Grado</p> <p>Nombre (s)</p> <p>Apellido paterno</p> <p>Apellido materno</p>	<p>6. Datos del sinodal 4</p> <p>Biol.</p> <p>Irma</p> <p>Acosta</p> <p>Calixto</p>
<p>7. Datos del trabajo escrito</p> <p>Título</p>	<p>7. Datos del trabajo escrito</p> <p>Variación interpoblacional en la depredación de semillas de</p>

<p>Numero de paginas</p> <p>Año</p>	<p>Amphipterygium adstringens (Schltdl.)Standl. (Anacardiaceae) y su efecto en la germinación.</p> <p>60</p> <p>2014</p>
-------------------------------------	--

Para Elisa por todo el apoyo incondicional y la felicidad que me ha brindado, Gracias!  
A mi padre y a mi madre por su paciencia, ¡muchas gracias!

## Agradecimientos

Este proyecto fue financiado por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (**PAPIIT IN227009, IN205012**) y el **Instituto de Ecología (IE)**.

A mi tutora Dra. Graciela García-Guzmán por su apoyo y aporte de conocimientos en esta tesis y en el campo así como por su paciencia y amabilidad durante el proceso de esta tesis, muchas gracias.

Agradezco en especial a la M. en C. María Esther Sánchez Coronado por su valiosa colaboración y apoyo en los análisis estadísticos de este trabajo.

En general, a los sinodales que revisaron mi tesis: M. en C. María Esther Sánchez Coronado, Dra. María Guadalupe Barajas Guzmán, Biol. Irma Acosta Calixto y al Dr. Eduardo Morales Guillaumin, por sus valiosos comentarios.

A la Dra. Rosa Irma Trejo Vázquez por enseñarnos lo valioso y difícil que resulta ser el trabajo de campo en selva baja caducifolia.

A la Biol. Irma Acosta Calixto por su apoyo técnico en el trabajo de campo y sobre todo en laboratorio.

Al Sr. Gustavo Verduzco Robles por su ayuda en la estación de chamela.

Al Biol. Álvaro Miranda García y a la Fundación Ecológica Cuixmala A.C. por el apoyo brindado en relación a la logística del trabajo de campo.

Al M. en I. Alejandro René González Ponce y al Ing. Erick Daniel Valle Vidal por su apoyo técnico en el desarrollo de este trabajo.

A la Estación de Biología Chamela (**IBUNAM**) por las facilidades otorgadas para el presente trabajo.

Fuera de las formalidades, quiero agradecer con todo mi cariño y admiración a mi Eli porque es un vivo ejemplo de la lucha constante, porque me hace saber que aun existen mujeres guerreras, por todo el apoyo que me ha dado, muchas muchas gracias!

A mi madre y a mi padre porque son las personas más comprensivas que la vida me ha brindado, gracias por su apoyo y su cariño.

A mis hermanxs porque siempre han estado a mi lado en todo momento.

A mis sobrinos Edwin y Axel porque a pesar de su corta edad hemos tenido muchas aventuras inigualables.

A mis compañeros del taller Alejandro, Tania y Daniel porque aprendí mucho de ellos y por hacerme pasar buenos ratos en las salidas al campo.

A mi gran amigo Neto, porque es como mi hermano y porque me ha enseñado que la vida se puede vivir de manera diferente, donde la estreches mental y las normas no existen.

A mi amigo Beto, porque sé que siempre me va a arrancar una sonrisa hasta en los peores momentos.

A mis amigos de la facultad Irving, Diego y Alecarbon porque me hicieron pasar los mejores momentos durante la carrera.

A Ileana y a Cano por su amistad y por ser mis compañeros de trip!

Al Yuyu y a Lechuga por su solidaridad y su amistad, a Jose y a Toño porque me enseñaron que la música y la locura siempre van de la mano.

A mis Amigxs y Compañerxs del OkupaChe porque me han enseñado en estos últimos 5 años que existe el apoyo mutuo y el altruismo más allá de la competencia y el egoísmo.

## ÍNDICE

	Pág.
Agradecimientos.....	v
Resumen.....	8
1. Introducción.....	10
1.1 Depredación de frutos y semillas.....	10
1.2 Tipos de depredadores.....	11
1.3 Estudios de depredación de frutos y semillas en bosques tropicales.....	12
1.4 Consecuencias de ser atacado por hongos patógenos e insectos.....	13
1.5 <i>Amphipterygium adstringens</i> : especie de importancia ecológica y cultural.....	15
2. Objetivos.....	16
2.1 Objetivo general.....	16
2.2 Objetivo particulares.....	16
3. Hipótesis.....	17
4. Método.....	17
4. 1. Área de estudio.....	17
4. 1. 1. Localización y características físicas.....	17
4. 2. Especie de estudio.....	18
4.2.1. Descripción botánica y ecológica.....	18
4.3. Métodos.....	20
4.3.1. Muestreo.....	20
4. 3. 2 Análisis de área del fruto.....	20
4. 3. 3 Análisis de datos.....	21
4. 3. 4 Germinación de semillas.....	21
5. Resultados.....	22
5.1. Tipo de daño.....	22
5.2. Porcentaje de frutos afectados.....	22
5.3. Probabilidades de ataque en el año 2009.....	24
5.3.1 Probabilidades de ataque en el año 2010.....	25
5.4. Análisis de área dañada con datos transformados arcoseno 2009.....	27
5.4.1 Análisis de área dañada con datos transformados arcoseno 2010.....	28



5.5. Distribución de frecuencias en el porcentaje de área dañada por fruto.....	28
5.6. Efecto de la depredación en la germinación.....	33
6. Discusión.....	34
6.1. Efecto de la depredación de insectos y hongos patógenos.....	34
6.1.2 Tipos de insectos que afectan a <i>A. adstringens</i> .....	36
6.1.2.1 Incidencia de hongos patógenos.....	39
6.2. Efecto de la depredación en la germinación.....	42
7. Conclusión.....	43
8. Anexo I.....	47
9. Literatura citada.....	48

## Resumen

La depredación de frutos y semillas es considerada una fuerza selectiva importante, puede disminuir el éxito reproductivo de las plantas al afectar el reclutamiento de plántulas y posteriormente afectar su demografía. *Amphipterygium adstringens* es una especie dominante en las selvas bajas caducifolias de México que fructifica al final de la época de lluvias, además es una especie que mantiene una importancia cultural y económica ya que se utiliza con fines medicinales.

En este estudio se analizó el patrón de depredación de los frutos de *A. adstringens* así como el efecto en la germinación de las semillas en cuatro poblaciones localizadas en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y en zonas aledañas en el estado de Jalisco, durante dos años consecutivos. Se localizaron 30 árboles adultos por población y se colectaron frutos de diferentes partes de la copa. Al azar se seleccionaron 100 frutos por población. Los frutos de *A. adstringens* mostraron evidencia de ataque por insectos (16% en 2009 y 12% en 2010 del total) y hongos patógenos (63% en el 2009 y 76% en 2010 del total), estos últimos causaron manchas necróticas de color negro. A través de modelos de regresión logística y con base en los datos obtenidos con el programa de análisis de imágenes *WinFOLIA* los resultados obtenidos muestran que las probabilidades de ataque de hongos patógenos son mayores que las de los insectos. El ataque por insectos y patógenos varió significativamente entre las poblaciones, siendo mayor en el 2010 con respecto al año anterior, asimismo el daño causado por estos agentes de manera conjunta tuvo efectos significativos en las poblaciones. Los hongos patógenos, particularmente, se presentaron con mayor frecuencia en ambos años en todas las poblaciones. Para evaluar el efecto de la depredación en la germinación de semillas se seleccionaron al azar 100 frutos maduros por

población y se colocaron en agar para observar el proceso de germinación de las semillas bajo condiciones controladas (cámara ambiental a 28°C y fotoperiodo de 12 hrs). El porcentaje de germinación de las semillas sanas tiende a ser mayor (36%) que el de las semillas dañadas (31%), aunque la proporción de los porcentajes de germinación entre ambos (sanas y dañadas) no es significativo.

## 1. Introducción

### 1.1 Depredación de frutos y semillas

Los frutos y semillas son los principales órganos de reproducción sexual de las plantas terrestres y acuáticas además son parte importante de la regeneración y dispersión de las poblaciones de plantas ya que llevan a cabo diversas funciones en la naturaleza como: regeneración de bosques, sucesión ecológica, fuente alimenticia para animales, manejo y producción agrícola, etc. (Vázquez-Yanez *et al.*, 1997).

La producción y el desarrollo de frutos y semillas implica el establecimiento de interacciones bióticas y abióticas (eg. disponibilidad de nutrientes, agua, luz o dispersores, parásitos y depredadores) (Crawley 1983, McNaughton 1983). Algunas de estas interacciones afectan el desempeño de las plantas establecidas y por lo tanto su adecuación (Sperens 1997, Herrera y Pellmyr 2002). Los efectos de los factores bióticos y abióticos en la adecuación de las plantas se ve reflejado en los frutos y como consecuencia en las semillas, estos dependen de la fenología de la planta y del tiempo en el cual los factores ambientales interactúan con la planta madre, es decir, antes de la dispersión (pre-dispersión) o después de la dispersión (post-dispersión) (Janzen 1971). Pero de acuerdo con Janzen (1971) es durante la pre-dispersión cuando los factores bióticos y abióticos pueden afectar de manera negativa la producción de frutos y la viabilidad de semillas. Mientras que la depredación post-dispersión afecta el tamaño y la organización espacial de las poblaciones (Harper 1977, Hulme 1998), así como la composición de las comunidades (Davidson 1993). Al parecer la depredación post-dispersión de semillas podría afectar en mayor medida al establecimiento de las plantas, por ejemplo, la depredación de semillas por hormigas de la especie *Messor bouvieri* afecta la estructura de las comunidades y tiene repercusiones en la dinámica de las poblaciones de las plantas que producen las semillas que consumen (Willot *et al.*, 2000).

Sin embargo, la depredación pre y post-dispersión pueden causar importantes efectos en la planta y pérdidas reproductivas considerables (Hulme 1998, Boieiro *et al.*, 2010). Del mismo modo son factores ambientales como la temperatura y precipitación los que afectan la distribución, supervivencia, reproducción, etc., de herbívoros y patógenos

(Ayres y Lombardero 2000), alterando significativamente la evolución de las comunidades naturales (Gilbert 2002).

Por otra parte, se ha sugerido que en las especies que se caracterizan por producir frutos con muchas semillas, se incrementa la probabilidad de que una alta proporción de las semillas escapen a la depredación; así la depredación de semillas podría considerarse como una presión selectiva sobre individuos que producen frutos con muchas semillas (Bradford y Smith 1977).

### *1.2 Tipos de depredadores*

Entre los depredadores de semillas, se encuentran varios grupos taxonómicos tanto de vertebrados como de invertebrados, de los que destacan insectos, mamíferos y aves (Janzen 1971). La depredación pre-dispersión, principalmente involucra depredadores de tamaño pequeño y especialistas, como lepidópteros, dípteros y coleópteros, además la depredación pre-dispersión tiene la característica de modificar negativamente los mecanismos de dispersión de las semillas (Boieiro *et al.*, 2010). En cambio, en la post-dispersión los depredadores son más grandes y comúnmente generalistas como hormigas, aves y mamíferos pequeños como los roedores (Bullock *et al.*, 1995, Dirzo y Domínguez 1995). Los depredadores invertebrados se caracterizan por tener un mayor grado de especificidad hacia sus hospederos y por presentar poblaciones de mayor densidad que los vertebrados (Janzen 1970, Hammond y Brown 1998).

Los frutos constituyen un componente temporal en la dieta de algunos frugívoros y para los depredadores las semillas representan un recurso rico en nutrientes en comparación con otras partes de la planta (Crawley 2000).

En bosques tropicales los roedores son considerados como los principales depredadores de semillas, ya que pueden modificar la composición de las comunidades y la dinámica de las poblaciones de plantas (Briani y Guimaraes, 2007). En un estudio realizado en la reserva ecológica del Instituto Brasileño de Geografía y Estadística, en

Brasil, se estudió el patrón de depredación de frutos y semillas por roedores después de la dispersión y se encontró que los frutos son más propensos al ataque por hongos y otros organismos al ser dañados por los roedores, lo que afecta su dispersión por otros organismos, además de que los roedores por lo general consumen toda la semilla del fruto (Briani y Guimaraes, 2007). Sin embargo, los insectos, por su gran diversidad, son considerados como los depredadores más importantes de semillas maduras e inmaduras. Los brúquidos son los depredadores por excelencia de plantas y semillas, pero también son importantes varias especies de escarabajos y áfidos (Wilson y Janzen 1972). Por ejemplo, en la selva de Guanacaste, Costa Rica, los escarabajos son los principales depredadores de frutos y semillas de muchas especies de plantas, en esta misma selva muchas aves como los loros también depredan frutos de diferentes especies de árboles como el *Ficus* (Janzen 1972). Las aves por su gran movilidad son consideradas como depredadores de importancia ecológica en las comunidades de plantas, además pueden ser muy específicas al consumir semillas y se ha visto que algunas especies afectan la viabilidad de las semillas al consumir solo parte de ellas (Janzen 1981).

Por otra parte, el peso y tamaño de las semillas son importantes para procesos de establecimiento y dispersión (Aizen y Paterson 1990). La mayoría de los mamíferos y aves prefieren semillas grandes y por lo tanto también las semillas grandes favorecen la dispersión de la especie (Aizen y Patterson III 1990, Willson 1993).

### *1.3 Estudios de depredación de frutos y semillas en bosques tropicales.*

En la selva baja caducifolia la depredación de frutos y semillas está determinada por la estacionalidad y la fenología de las especies de plantas que componen dicha comunidad (Miranda 2002, Noguera *et al.*, 2002). Por ejemplo, muchas semillas dispersadas por aves al caer al piso de la selva quedan expuestas a los depredadores como loros y otras aves por aproximadamente 8 meses antes de que llueva y puedan germinar (Noguera *et al.*, 2002). En estas selvas, los insectos y los roedores se encuentran entre los principales depredadores y consumidores de semillas, particularmente de las que han sido previamente dispersadas por animales o por viento (Briani y Guimaraes 2007); tal es el caso de *Liomys pictus pictus*

roedor que consume semillas post-dispersión en la selva baja de Chamela-Cuixmala (Noguera *et al.*, 2002).

De acuerdo con la teoría del escape (Janzen 1970, Hubbell 1979), para la progenie de una planta es importante alejarse de los árboles progenitores para reducir la probabilidad de depredación de las semillas y reducir la competencia entre las plántulas. De esta manera, alejarse del árbol progenitor constituye una alternativa para aumentar las posibilidades de subsistencia. Janzen (1981) analizó el ataque a frutos y semillas por diferentes especies de escarabajos y otros insectos, además de algunos vertebrados, en muchas especies de plantas de la selva baja caducifolia del Parque Nacional de Santa Rosa en Costa Rica, y encontró 110 especies de escarabajos en semillas de diferentes especies. Un gran número de estos depredadores mostraron ser específicos, mientras que otros fueron generalistas. En este estudio también se encontró que algunas especies de plantas fueron atacadas por varias especies de escarabajos o atacadas por grupos específicos de 5 ó 6 especies de depredadores, mientras que otras solo fueron atacadas por una sola especie. Estas observaciones muestran que las plantas presentan mecanismos que les permiten protegerse de los depredadores y también las estrategias de los depredadores para poder superar esas defensas. Janzen (1981) también observó que algunos escarabajos pueden atacar a varias especies de plantas dentro del mismo género, pero otros atacan a especies de diferentes géneros. Este investigador concluyó que estos patrones podrían deberse a una lucha del escarabajo por encontrar especies con defensas similares y que estas sean fáciles de superar.

#### *1.4 Consecuencias de ser atacado por hongos patógenos e insectos*

Aunque se sabe que los depredadores específicos de semillas y plántulas pueden ser importantes en la modificación de la composición y estructura de las comunidades (Janzen 1970), el conocimiento de las consecuencias que implican ser atacado por insectos y patógenos es pobre actualmente, siendo los patógenos los menos estudiados por la dificultad de entender su dispersión y su capacidad para infectar a las plantas (Burdon 1987, Gilbert 2002, Pringle *et al.*, 2007). En el caso de ser infectado por hongos patógenos especialistas el resultado podría ser inminente tanto para el crecimiento de plántulas y a nivel general para la formación de comunidades vegetales (Pringle *et al.*, 2007). Según un

estudio realizado por Pringle y colaboradores (2007) en la estación biológica Cocha Cashu situada en la reserva de la selva amazónica de Perú, se analizaron las relaciones entre algunas características físicas y biológicas de 16 especies arbóreas y su interacción con patógenos, se encontró que no existe relación en la infección por patógenos con la dureza de la semilla y su tiempo de germinación, sin embargo el tamaño y su condición de tolerancia a la sombra las hace más susceptibles al ataque por estos. Además se cree que los hongos patógenos pueden ser de los organismos que más dañan a las semillas en el suelo (Blaney y Kotanen 2001) aunque estos sean poco conocidos en hábitats naturales (Neergaard 1977, Agarwal y Sinclair 1997, Blaney y Kotanen 2001), de modo que la literatura es pobre cuando se trata de los efectos ecológicos que causan los hongos patógenos tanto en los bancos de semillas (Chambers y MacMahon 1994, Thompson 2000, Gilbert 2002, Schafer y Kotanen 2004), como en los frutos y semillas antes de que estos se dispersen (Schafer y Kotanen 2004). Por ejemplo, en sistemas naturales y considerando especies pioneras, existe una etapa crítica que ocurre desde la dispersión de las semillas y hasta que estas germinan, aunque en la mayoría de los casos la pérdida de las semillas es atribuible a los insectos depredadores más que a los hongos patógenos (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1990, Gallery *et al.*, 2007). Además la infección puede ocurrir antes o después de la dispersión y pueden incluir en este proceso hongos patógenos, endófitos y saprófitos, estos últimos pueden infectar los frutos y semillas antes de la dispersión sin causar daño o enfermedad (Gallery *et al.*, 2007). Según Schafer y Kotanen (2004) lo que es evidente es que los hongos patógenos causan pérdidas ecológicas considerables en sistemas naturales, además estos autores aseguran que los hongos patógenos son comunes y suelen ser letales ya que al realizar experimentos de germinación los patógenos redujeron el porcentaje a un 50%. También se ha visto que los bancos de semillas han disminuido exponencialmente y esto puede deberse probablemente a la presencia de hongos patógenos (Roberts 1962, Kirkpatrick y Bazzaz 1979). Poco se sabe del mecanismo de infección de los hongos patógenos a la semilla y en qué grado estos penetran, lo que se ha visto es que las capas exteriores de las semillas de algunas especies tropicales como *Ipomoea hederácea*, *Datura stramonium*, *Polygonium pensylvanicum*, etc., se presentan como una barrera física que sirve como protección contra estos patógenos (Kirkpatrick y Bazzaz 1979).



Por otro lado se sabe que un gran número de plantas mueren en su mayoría cuando se encuentran en la etapa de embrión o semilla (Harper 1977, Leck *et al.*, 1989, Fenner 1992, Blaney y Kotanen 2001), y en los suelos de bosques naturales los hongos que logran disminuir y descomponer las semillas de los frutos han sido poco estudiados (Blaney y Kotanen 2001). La mayoría de las especies con semillas grandes son atacadas por insectos y otros depredadores incluyendo aquellas que tienen cubiertas duras ó endospermos relativamente fuertes y que resisten al ataque (Dalling *et al.*, 1997). Se ha visto que generalmente las semillas con agujeros de salida no sobreviven tal magnitud del daño (Hulme 1998), sin embargo un estudio realizado por Dalling (1997) en una región de bosque tropical en la isla de Barro Colorado, Panamá., demostró que las semillas de *Prioria copaifera* pueden resistir el daño de insectos cuando estos disminuyen parte del endospermo, formando túneles a través del embrión de la semillas logrando sobrevivir y germinar sin ningún efecto por la eliminación del endospermo, además este estudio muestra la capacidad de esta especie para resistir el daño causado por vertebrados y invertebrados a frutos que resultan casi invulnerables al daño aun cuando la pérdida de endospermo sea del 60%. También se sabe que los depredadores que suelen consumir parte del endospermo y del embrión pueden ser larvas de insectos y hormigas (Zhang y Maun 1989). Al parecer no hay evidencia en la literatura en relación a la magnitud de daño que pueden causar depredadores insectos y hongos patógenos a los frutos y semillas de especies vegetales y cuál de estos es más efectivo y causa más mortalidad de semillas, sin embargo hay más evidencia de que son los insectos quienes consumen parte del endospermo de las semillas.

### *1.5 Amphipterygium adstringens: especie de importancia ecológica y cultural*

*Amphipterygium adstringens* (schltdl.) Standl. ó comúnmente conocida como Cuachalalate es una especie arbórea de importancia económica y cultural ya que se ha utilizado tradicionalmente desde tiempos antiguos como planta medicinal para remediar algunos problemas de salud como úlceras gástricas, y en general para enfermedades de la piel, pulmones, afecciones digestivas, riñones etc., (Monroy y Monroy 2006, Cid 2008). El Cuachalalate, por sus propiedades medicinales, se ocupa en diferentes estados del país, en

particular y con mayor recurrencia en los estados de Morelos y Guerrero (Boyás *et al.*,1988, Solares *et al.*,2006), además sólo se aprovecha su corteza y esta es utilizada para curar más de treinta enfermedades diferentes lo que ha ocasionado un descortezamiento intensivo el cual probablemente afecte el desarrollo natural de esta especie (Boyás *et al.*,1988, Solares *et al.*,2006). Para los bosques tropicales secos, tales como la reserva de Chamela, es probable que los estados de sucesión secundaria sean más frecuentes en la actualidad y a futuro (Trejo y Dirzo 2000). Es probable que el Cuachalalate se encuentre en etapas sucesionales secundaría en zonas conservadas de la reserva ó en etapas tardías y en zonas perturbadas tal vez en etapas de sucesión temprana. En cuanto a los frutos de esta especie no hay mucha información, sin embargo según Cervantes y Sotelo (2002) en la guía técnica para la propagación de 10 especies latifoliadas en SBC de Morelos, las semillas del Cuachalalate se observó que después de ser almacenadas durante un año aumentó el vigor de la semilla de dos a seis veces con respecto a los primeros dos o tres meses de almacenamiento, periodo en el cual se vio favorecido la maduración del embrión; después de un año de almacenamiento las semillas de esta especie van disminuyendo su rendimiento.

## **2. Objetivos**

### *2.1 Objetivo general*

Analizar la variación inter-poblacional de los niveles de daño causado por insectos y hongos patógenos a los frutos y semillas de *Amphipterygium adstringens* localizadas en cuatro poblaciones de la vertiente del Pacífico de la República Mexicana y determinar si el daño al fruto afecta la tasa de germinación de las semillas.

### *2.2 Objetivos particulares*

1. Cuantificar el porcentaje de daño causado por insectos y hongos a los frutos y semillas de *A. adstringens*.
2. Determinar si el daño causado por insectos y hongos varía entre poblaciones y año de muestreo.

3. Determinar los tipos de daño que afectan a los frutos y semillas de *A. adstringens*.

### **3. Hipótesis**

3.1. Se espera que las poblaciones que se encuentran en zonas conservadas dentro y fuera de la reserva tengan mayores niveles de depredación de frutos y semillas.

3.2 Habrá mayor variación en la depredación de frutos en los años donde hubo una mayor precipitación pluvial.

3.3. El daño causado a frutos y semillas afectará negativamente la germinación.

### **4. Método**

4. 1. Área de estudio

#### *4. 1. 1 Localización y características físicas*

La reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala se localiza en la costa del Pacífico en el estado de Jalisco, al oeste de México (ver Fig. 1). La Reserva posee alrededor de 13,000 ha de extensión, es una región montañosa dominada por lomeríos y planicies aluviales (Gómez-Anaya *et al.*, 2010). El clima es cálido-húmedo con una temperatura media anual de 24.9° C con una variación promedio de 29 a 32°C como máxima y 18°C como mínima, además la reserva de Chamela-Cuixmala tiene una marcada estacionalidad de lluvias que van de Julio a Octubre con un promedio de precipitación de 748 mm al año, mientras que la estación seca se prolonga de noviembre a mayo (Bullock 1986). La vegetación predominante es selva baja caducifolia aunque se pueden encontrar selva mediana subperennifolia, vegetación riparia, manglar, vegetación acuática de lagunas y esteros, dunas costeras y matorral xerófilo (Noguera *et al.*, 2002).

Para llevar a cabo el estudio se seleccionaron 3 poblaciones de *A. adstringens* localizadas dentro de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (Chachalacas, Eje Central y la Isla Cocinas) y una población aledaña a la Reserva (Las Rosadas) (Fig. 1).

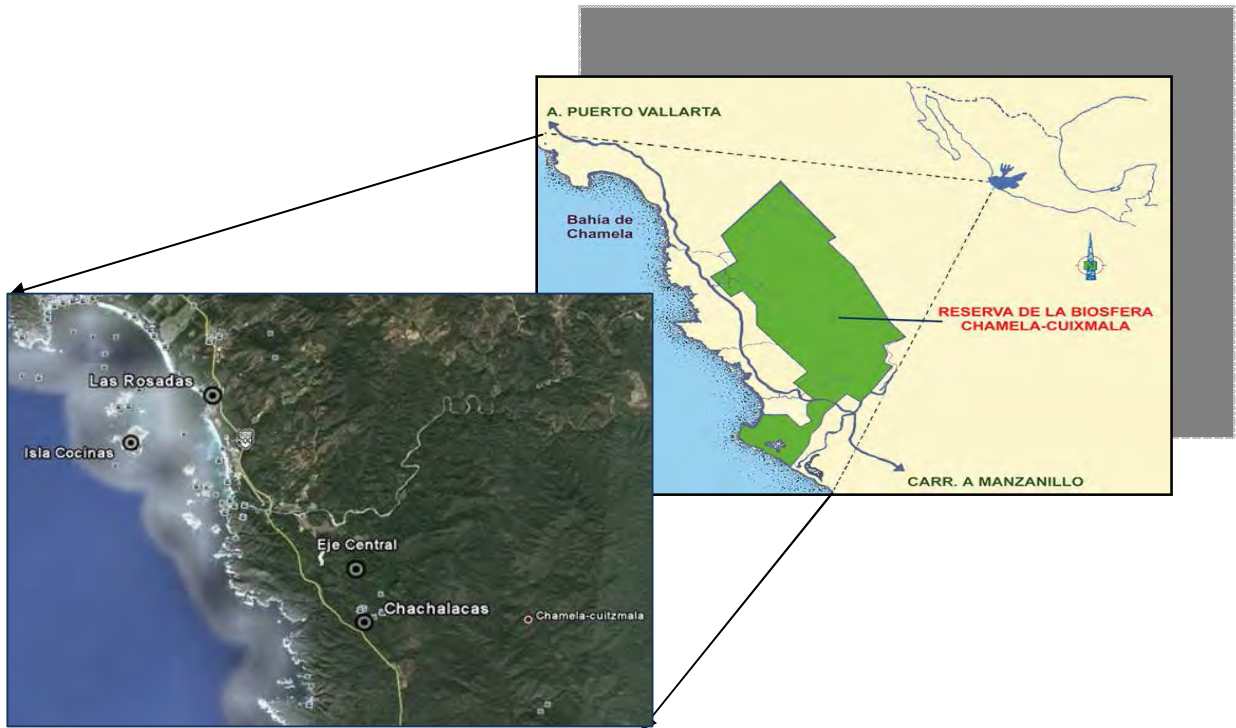


Fig. 1. Ubicación geográfica de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y localización de los sitios de muestreo en áreas aledañas y dentro de la Reserva de Chamela en el estado de Jalisco, México. <https://maps.google.com.mx/> y <http://www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/www/mapasa.html>

## 4.2 Especie de estudio

### 4.2.1 Descripción botánica y ecológica

*Amphipterygium adstringens* conocido en la zona de distribución como Cuachalalá ó Cuachalalate, es una especie que se distribuye a lo largo de la vertiente del pacífico, incluyendo la cuenca del río Balsas (Pennington y Sarukhan 1998). Es un árbol que puede llegar a medir hasta 9 m de altura, tiene pocas ramas gruesas, ascendentes y torcidas, y

presenta ramificación simpodial. Su copa es amplia o aplanada, a veces estrecha; el tronco es de color grisáceo y presenta proyecciones cónicas engrosadas y suberificadas (Fig. 4). Las hojas son compuestas y aserradas, dispuestas en espiral y forman aglomeraciones en la punta de la rama. *A. adstringens* es una especie dioica que florece de mayo a julio, y pierde las hojas durante 6 meses, generalmente de noviembre a mayo. Las flores son sésiles o sobre pedicelos de hasta 3 mm de largo, y actinomorfas. Los frutos son sámaras secas e indehiscentes con dos folículos abultados, generalmente contienen una o dos semillas, con estigmas persistentes, pedicelos aplanados y acrecentados que forman una ala de color café-rojizo, se presentan en racimos que varían en tamaño (Fig. 2 y 3). Es una especie dominante de las selva baja caducifolia que habita en climas cálidos, semicálidos y templado. Se distribuye desde los 100 y los 1300 msnm. Crece en zonas perturbadas de bosque tropical caducifolio y subcaducifolio (Martínez 1989, Monroy y Castillo 2000).



Fig 2. Fruto maduro de *A. adstringens*



Fig. 3. Fruto inmaduro dañado por herbívoros



Fig. 4. Aspecto del tronco de *A. adstringens*

### **4.3 Métodos**

#### *4.3.1 Muestreo*

Para analizar el daño causado a los frutos por insectos y hongos patógenos, en cada una de las poblaciones seleccionadas, se eligieron al azar 30 individuos adultos de *A. adstringens*. Durante la época de lluvias (agosto-septiembre) de los años 2009 y 2010, se recolectaron frutos inmaduros para analizar los tipos y niveles de daño que presentaban. Durante la época seca (febrero) de los años 2010 y 2011 se recolectaron frutos maduros para evaluar los niveles de daño y determinar su efecto en la germinación de semillas. Los frutos se colectaron con ayuda de una garrocha. De cada árbol, se obtuvieron frutos de distintas partes de la copa (alta, media y base). Para ello se cortaron tres ramas grandes con frutos. Las ramas de cada árbol se colocaron en bolsas de plástico. En laboratorio se separaron los frutos de las ramas y al azar se seleccionaron 100 por cada población para analizar los tipos de daño que presentaban y estimar el área dañada así como el porcentaje de frutos atacados. Para analizar el efecto del daño en la germinación se seleccionaron 50 frutos sanos y 50 frutos dañados por cada población que posteriormente se sembraron en agar y en condiciones controladas (cámara ambiental Conviron CMP3244, a 28°C y fotoperiodo con luz fluorescente de 12 hrs).

#### **4. 3. 2 Análisis de área del fruto**

El análisis del área del fruto se llevó a cabo con ayuda del sistema de análisis de imágenes *WinFOLIA* Regent Instruments Inc. 2008. Cada fruto seleccionado se analizó por ambos

lados (derecho y revés) y por época de muestreo (lluvias y secas). Los frutos se clasificaron de acuerdo al tipo de daño por: patógeno, minador, escarificador y forrajero, estos tipos de daño se clasificaron con base en el daño visible del que dejaron rastro insectos u hongos. También se realizaron cortes longitudinales a frutos maduros e inmaduros para poder observar el daño causado a las semillas.

#### **4. 3. 3 Análisis de datos**

Se realizaron análisis de regresión logística para calcular las probabilidades de daño causado a los frutos, en relación con insectos minadores, forrajeros, escarificadores y hongos patógenos en las poblaciones muestreadas. Dado que los datos no muestran distribución normal, se realizaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis para determinar si el porcentaje de área dañada causado por los distintos agentes que afectan a los frutos de *A. adstringens* difiere entre poblaciones y entre años. También se realizó un análisis de distribución de frecuencias del porcentaje de área dañada entre las poblaciones y se obtuvieron así mismo las gráficas correspondientes. Fue necesario transformar los datos de porcentaje de área foliar mediante la transformación a arcoseno.

Los análisis estadísticos se realizaron con el paquete estadístico JMP 10.0.0 from SAS, 2012. La distribución de frecuencias se realizaron con el programa Statgraphics.v.5.0 (Statistical Graphics Corporation, Englewood Cliffs, New Jersey, USA). Se utilizó la aplicación Microsoft Excel 2007 version 12.0. para obtener las gráficas de los análisis estadísticos.

#### **4. 3. 4 Germinación de semillas**

Los frutos se montaron en agar en condiciones controladas (cámara ambiental Conviron CMP3244, a 28°C y fotoperiodo con luz fluorescente de 12 hrs), el porcentaje de semillas germinadas se registró diario en un periodo de dos meses, se consideraron semillas germinadas cuando la radícula emergió del fruto y fue visible. Todos los frutos fueron

marcados y se iban quitando del medio de agar cuando germinaron. Se obtuvo el porcentaje de germinación dividiendo el número de semillas germinadas sobre el número total de frutos sembrados. Cabe mencionar que no se pudieron hacer repeticiones en este experimento de germinación debido, probablemente, a la latencia de las semillas, por lo que las gráficas obtenidas no pueden interpretarse estadísticamente. Se hizo una comparación de proporciones Z para determinar si hay diferencias significativas en los porcentajes de germinación obtenidos.

## **5. Resultados**

### *5.1 Tipo de daño*

Se identificaron tres tipos de ataque por insectos: escarificadores, minadores y forrajeros. Los escarificadores se caracterizaron por causar daños en la superficie de los frutos es decir en las capas de células superficiales. Los minadores en cambio causaron daños en partes más profundas del fruto formando estructuras semejantes a “túneles” y los forrajeros dejaron hoyos en los bordes del ala del fruto.

Los frutos también mostraron síntomas de ataque por hongos patógenos que causaron manchas necróticas de color negro, pequeñas e irregulares, aparentemente causadas por *Pestalotia* sp. (G. García-Guzmán, com. pers).

### *5.2 Porcentaje de frutos afectados*

Los resultados indican que los frutos tienden a ser atacados por hongos patógenos (67% en el 2009 y 76% en 2010 del total) y un menor porcentaje por insectos (16% en 2009 y 12% en 2010 del total) (ver Fig. 5 y 6). En 2009 eje central presentó un alto porcentaje de daño por insectos y hongos patógenos (94%) mientras en 2010, el mayor porcentaje de frutos dañados (95%) se encontró en Las Rosadas la población aledaña a la Reserva de Chamela-Cuixmala, en este mismo año los hongos patógenos atacaron el mayor número de frutos (Fig. 7). La producción de frutos en Las Rosadas y Eje Central durante 2009 y 2010 respectivamente fue muy baja por lo que no fue posible realizar un muestreo en ambas



poblaciones, sólo las poblaciones de Isla Cocinas y Chachalacas fueron muestreadas en dos años consecutivos.

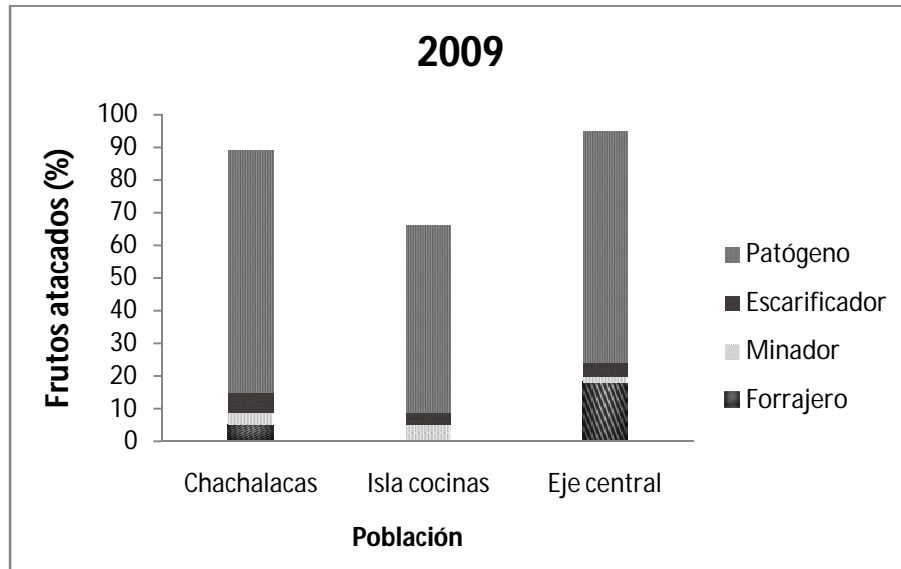


Fig. 5. Porcentaje de frutos atacados por insectos y hongos patógenos en las poblaciones de *A. adstringens* en el año 2009.

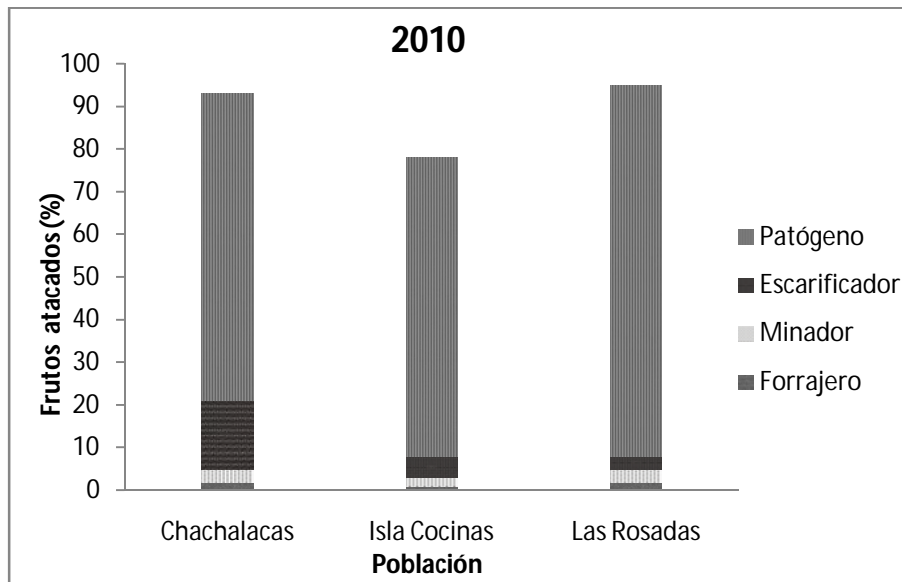


Fig. 6. Porcentaje de frutos atacados por insectos y hongos patógenos en las poblaciones de *A. adstringens* en el año 2010.

### 5.3 Probabilidad de daño en el año 2009

Se puede observar en las figuras 7 y 8 una tendencia a tener mayores probabilidades de ataque por hongos patógenos en comparación con insectos en 2009, la incidencia de hongos patógenos fue más notoria que la de los insectos. Los resultados obtenidos mediante el análisis de regresión logística mostraron que el ataque a los frutos y la presencia de daño por insectos y hongos, en conjunto, a las poblaciones muestreadas fue estadísticamente significativo ( $X^2=721.78$ , g.l=11,  $P<0.0001$ ). El efecto del daño en la interacción población\*agente fue significativa ( $X^2=19.75$ , g.l=6,  $P<0.0031$ ). En Eje Central se observaron mayores probabilidades de daño por forrajeros (0.17), en Chachalacas fue mayor por escarificadores (0.11) y en Isla Cocinas se detectó el menor grado de probabilidad de ataque por los diferentes tipos de daño por insectos (menos de 0.05). También se observaron diferencias significativas en el ataque de insectos y hongos patógenos en cada población por separado ( $X^2 = 18.18$ , g.l = 2,  $P<0.0001$ ). No se encontraron diferencias significativas en el daño al área del fruto por hongos patógenos entre poblaciones ( $X^2 = 5.78$ , g.l=2,  $P>0.05$ ). Por otro lado el daño producido por insectos tuvo efectos significativos sobre las poblaciones muestreadas ( $X^2 = 35.29$ , g.l=8,  $P<0.0001$ ).

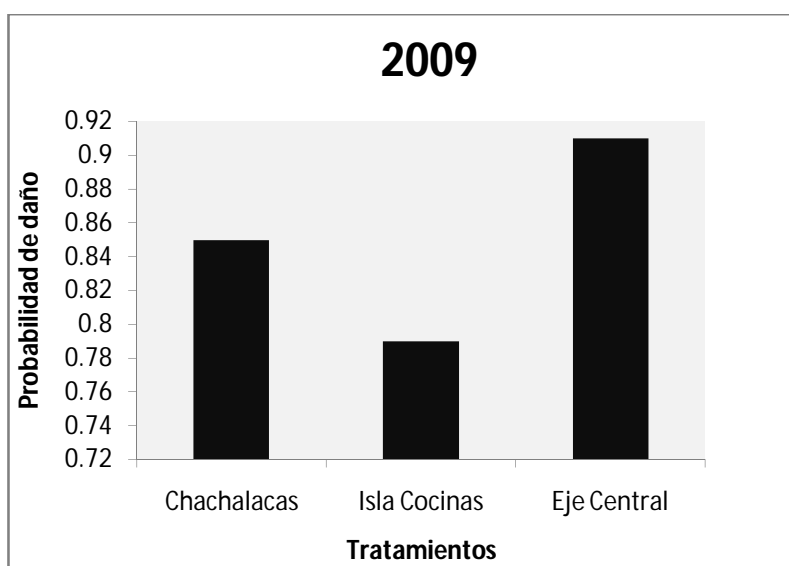


Fig. 7. Probabilidad de infección por hongos patógenos en tres poblaciones de *A. adstringens* durante el año 2009.

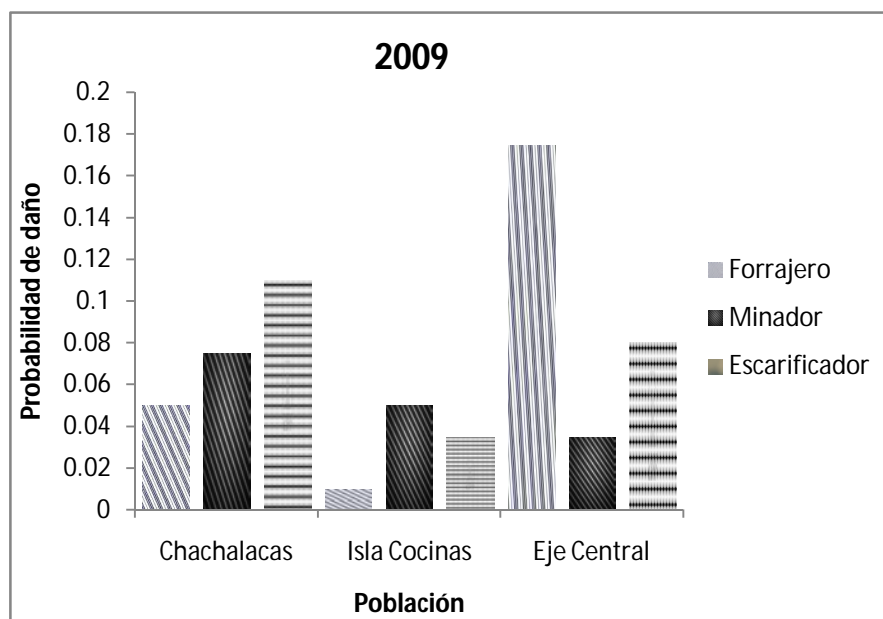


Fig. 8. Probabilidad de ataque por insectos en tres poblaciones de *A. adstringens* durante el año 2009

### 5.3.1 Probabilidades de ataque en el año 2010

De manera similar al 2009 las probabilidades de infección de los frutos por hongos patógenos durante el 2010 fueron muy altas (entre 0.92 y 0.96) en comparación con las probabilidades de ataque por insectos (Fig. 9 y 10). Por otro lado se encontraron diferencias significativas en el ataque por los diferentes agentes en conjunto que afectan los frutos ( $X^2 = 887.3$ , g.l=11,  $P < 0.0001$ ). Igualmente, la interacción población\*agente fue estadísticamente significativa ( $X^2 = 12.99$ , g.l=6,  $P < 0.043$ ). El ataque por insectos y hongos mostró diferencias significativas para cada población ( $X^2 = 879.92$ , g.l=3,  $P < 0.0001$ ). De manera similar al 2009, el daño causado por insectos tuvo un efecto significativo en las poblaciones muestreadas ( $X^2 = 6.50$ , g.l=2,  $P < 0.0387$ ). En 2010 las poblaciones Chachalacas e Isla Cocinas tuvieron mayor presencia de daño por insectos, Las Rosadas presento probabilidades de daño relativamente bajas en comparación con las otras poblaciones (Fig. 10).

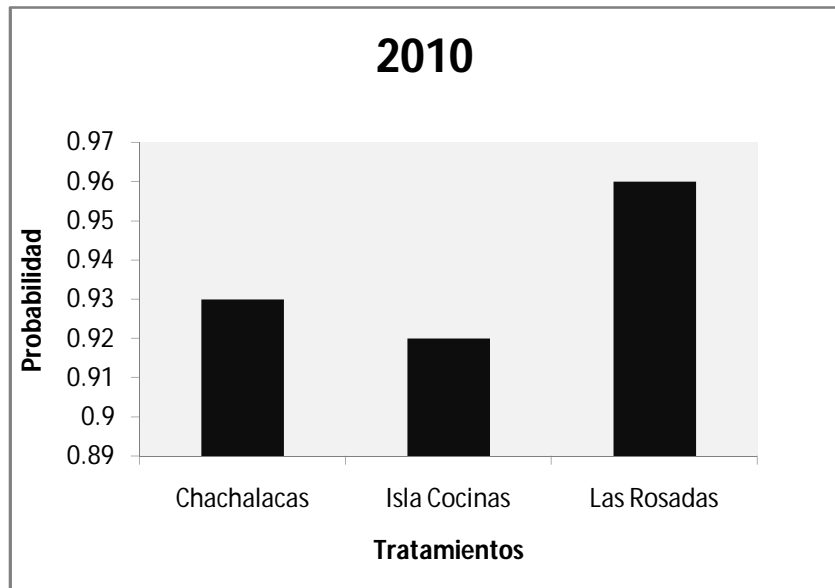


Fig. 9. Probabilidad de infección por hongos patógenos en tres poblaciones de *A. adstringens* durante el año 2010.

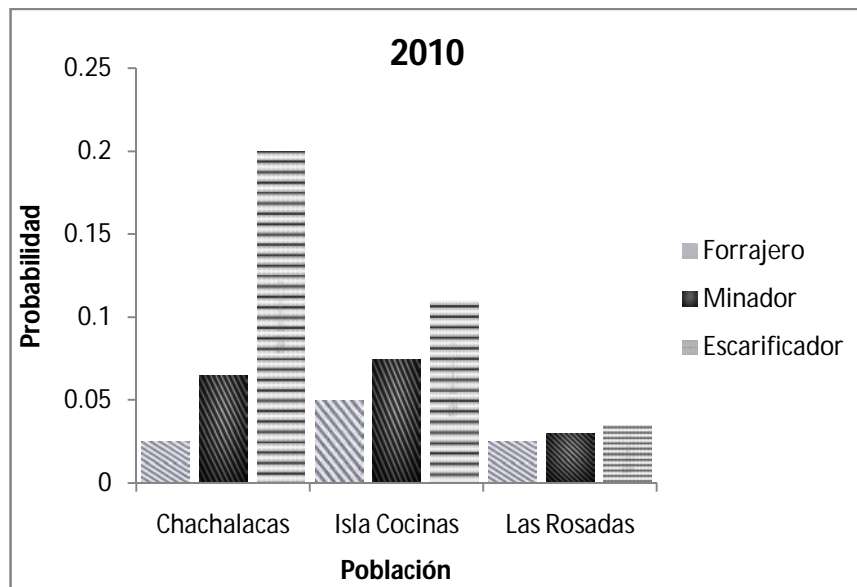


Fig. 10. Probabilidad de ataque por insectos en tres poblaciones de *A. adstringens* durante el año 2010

#### 5.4 Análisis de área dañada 2009

Se observaron diferencias significativas en los porcentajes de área dañada en las poblaciones de muestreo ( $X^2=6.73$ , g.l=2,  $P<0.0345$ ). El porcentaje de daño dentro de cada población fue bajo (10-15%) con una alta dispersión (Fig. 11).

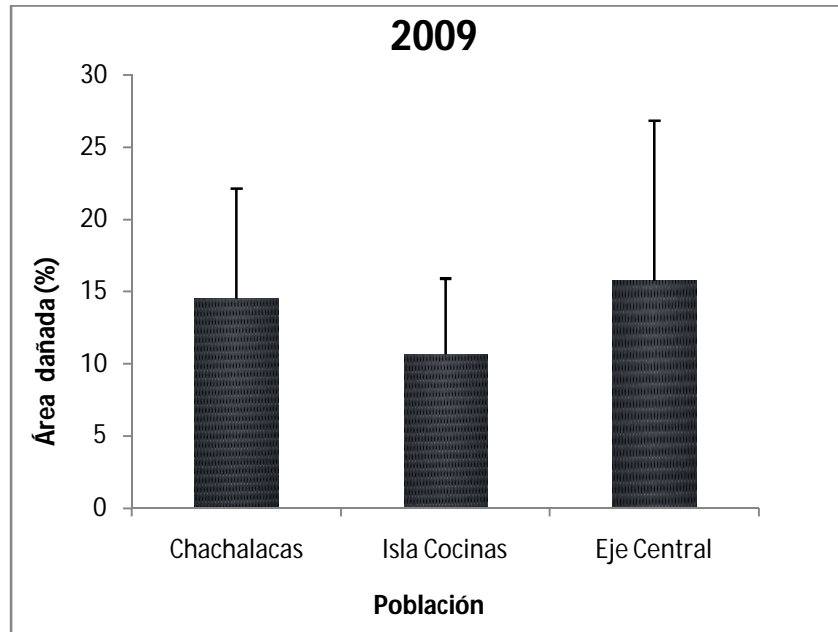


Fig. 11. Promedio del porcentaje de área dañada por insectos y hongos patógenos, en frutos tres poblaciones de *A. adstringens* en el año 2009. Las barras verticales corresponden a la desviación estándar.

#### 5.4.1 Análisis de área dañada 2010

Por otro lado los porcentajes de área dañada por fruto no mostraron diferencias significativas entre las poblaciones ( $X^2=0.0728$ , g.l=2,  $P>0.05$ ). Los porcentajes de daño en este año también fueron bajos (10-15%) en cada población (Fig. 12).

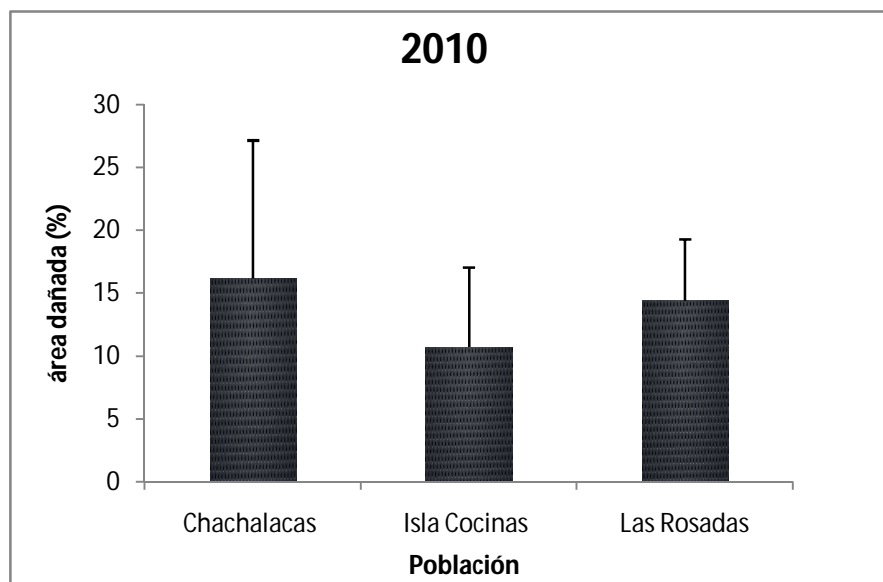


Fig. 12. Promedio del porcentaje de área dañada por insectos y hongos patógenos, en frutos de tres poblaciones en el año 2010. Las barras verticales corresponden a la desviación estándar.

### 5.5 Distribución de frecuencias en el porcentaje de área dañada por fruto

La mayoría de los frutos muestreados en el año 2009, presentó porcentajes bajos de ataque por insectos y hongos patógenos (de 1 a 43%) y en general los frutos de las tres poblaciones fueron poco dañados. Los frutos de Chachalacas presentaron frecuencias altas en porcentajes bajos de daño (Fig. 13), pero los del Eje Central (Fig. 14) e Isla Cocinas (Fig. 15) presentaron mayor variabilidad en el porcentaje de área dañada. La población que presentó mayor porcentaje de área dañada fue Eje Central.

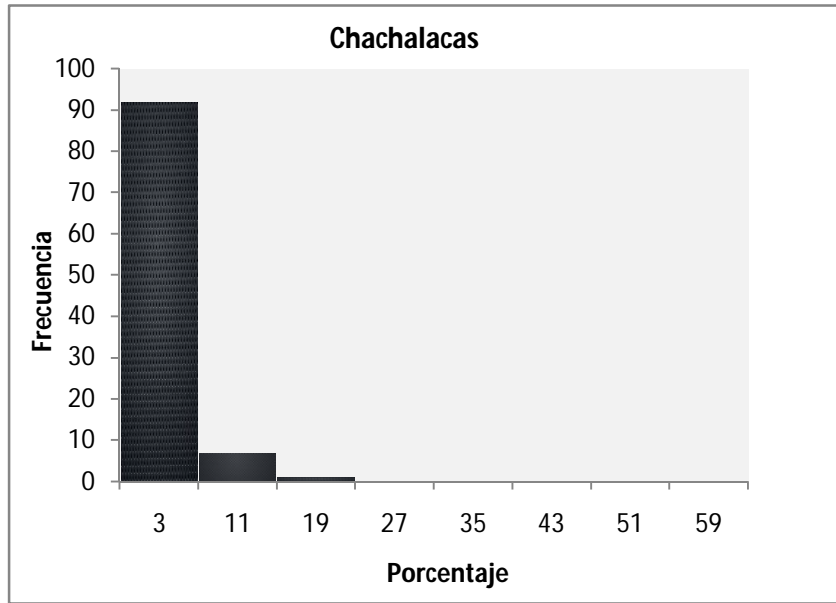


Fig. 13. Distribución de frecuencias del porcentaje de área dañada por fruto de *A. adstringens* en la población de Chachalacas en el año 2009.

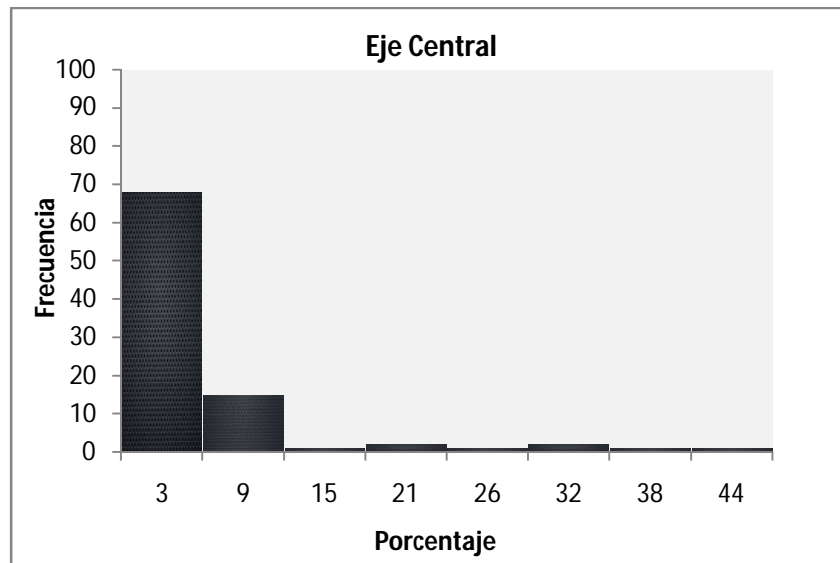


Fig. 14. Distribución de frecuencias del porcentaje de área dañada por fruto de *A. adstringens* en la población de Eje Central en el año 2009.

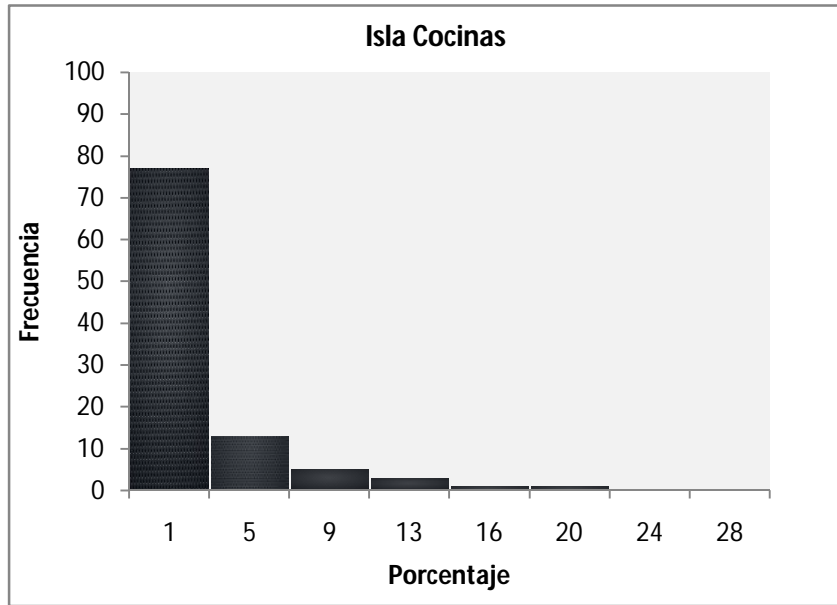


Fig. 15. Distribución de frecuencias del porcentaje de área dañada por fruto de *A. adstringens* en la población de Isla Cocinas en el año 2009.

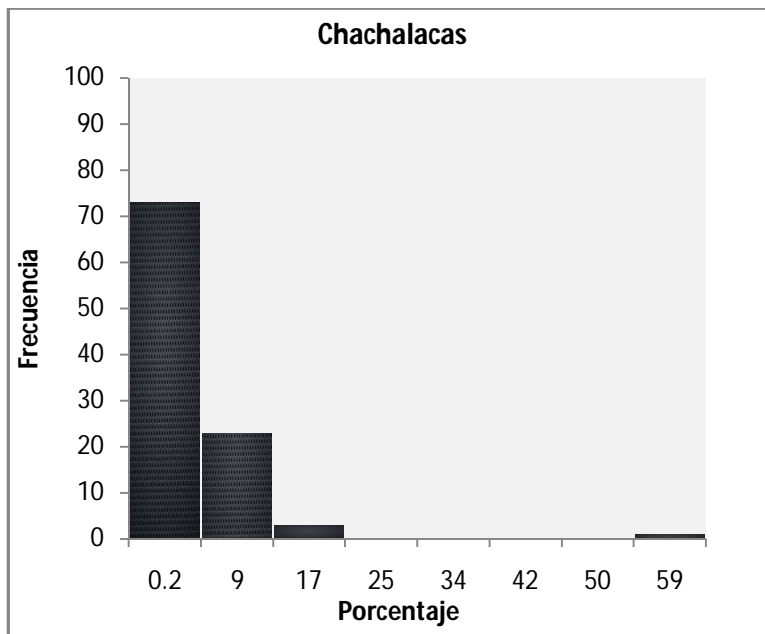


Fig. 16. Distribución de frecuencias del porcentaje de área dañada por fruto de *A. adstringens* en la población de Chachalacas en el año 2010.



En el año 2010 el patrón fue muy similar al del año 2009, como se puede ver en las figuras 16, 17 y 18 los porcentajes de área dañada más bajos causado por insectos y hongos en su conjunto son los más frecuentes en las poblaciones, mientras que los porcentajes más altos de daño son los menos frecuentes. En Chachalacas los frutos mostraron porcentajes de área dañada bajos, entre 0.2% a 8.6% de daño. Muy poco frutos presentaron porcentajes de área dañada de hasta 58.8% (Fig. 16).

En Isla Cocinas los frutos con 1.9% de área dañada tuvieron la mayor frecuencias. Los frutos con mayor área dañada fueron escasos (Fig. 18).

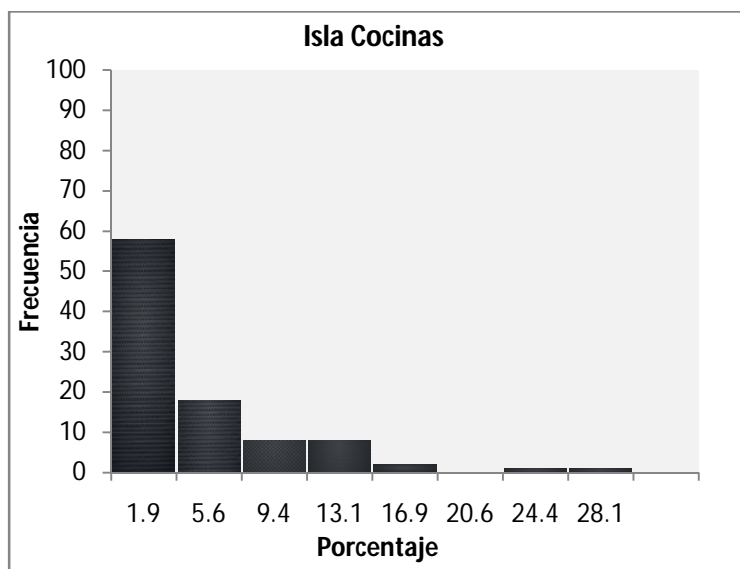


Fig. 17. Distribución de frecuencias del porcentaje de área dañada por fruto de *A. adstringens* en la población de Isla Cocinas en el año 2010.

En la población de Las Rosadas se observó una mayor variabilidad en los porcentajes de área dañada. En esta población también se detectaron frutos sanos (29%), lo cual no se había observado en las otras poblaciones. La mayor frecuencia de frutos corresponde a aquellos que presentaron un 4% de área dañada y las frecuencias más bajas corresponde a frutos que no tuvieron más del 26 del área dañada (Fig. 18).

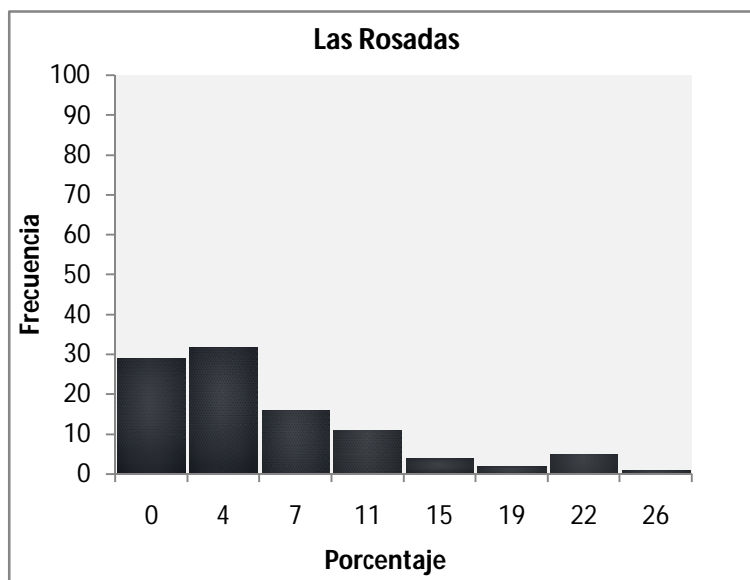


Fig. 18. Distribución de frecuencias del porcentaje de área dañada por fruto de *A. adstringens* en la población de Las Rosadas en el año 2010.

### 5.6 Efecto de la depredación en la germinación

En general las semillas de las cuatro poblaciones mostraron un porcentaje de germinación bajo. La población con el mayor porcentaje de semillas germinadas fue la de Eje Central (23%), seguido por las de Isla Cocinas (20%) y Chachalacas (14%), mientras que la de Las Rosadas tuvo un menor porcentaje de germinación (13%) (Fig. 19, 20, 21, y 22).

Del 23% de semillas germinadas en Eje Central el 13% correspondió a semillas sanas y el 10% restante fue de semillas dañadas. En Isla Cocinas el porcentaje de germinación de semillas sanas y dañadas estuvo dividido equitativamente, es decir, 10% de semillas sanas y 10% de semillas dañadas. Chachalacas y Las Rosadas mostraron 9% y 8% de semillas sanas que germinaron mientras dañadas fueron 6% y 5% respectivamente. En términos generales hay una tendencia de que los frutos que presentaron daños presentan semillas con un menor porcentaje de germinación en comparación con las semillas sanas. Por otro lado no hay diferencias significativas en las proporciones de los porcentajes de germinación observadas en las cuatro poblaciones por lo que debe ponerse más atención en estudios posteriores respecto a procesos de germinación de esta especie.

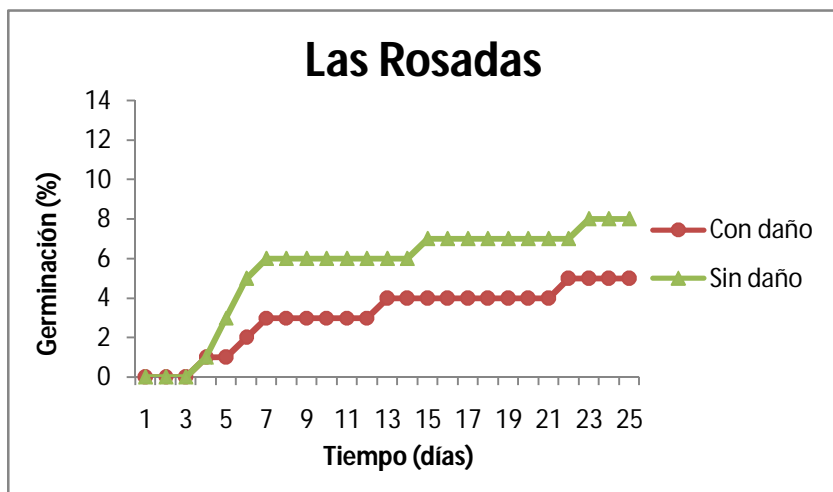


Fig. 19. Curva de germinación, sitio Las Rosadas.

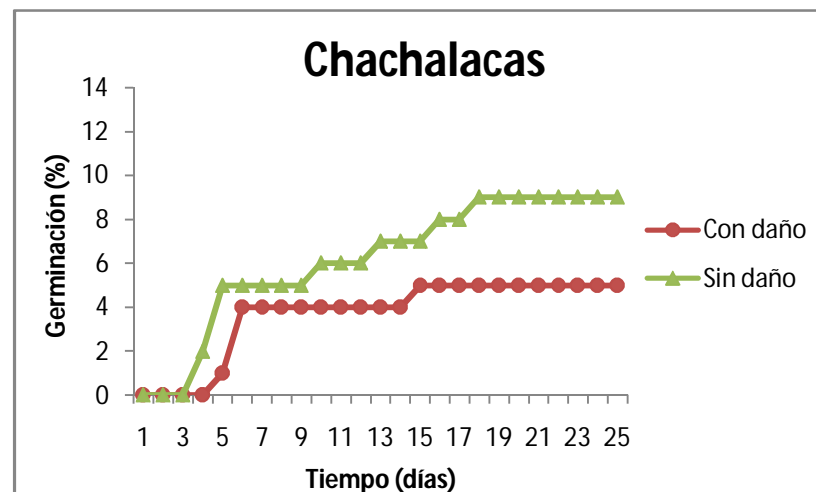


Fig. 21. Curva de Germinación, sitio Chachalacas.

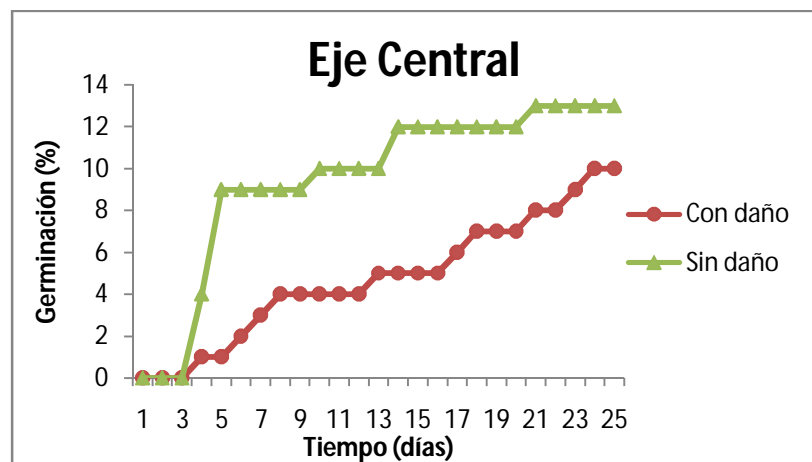


Fig. 20. Curva de Germinación, sitio Eje Central.

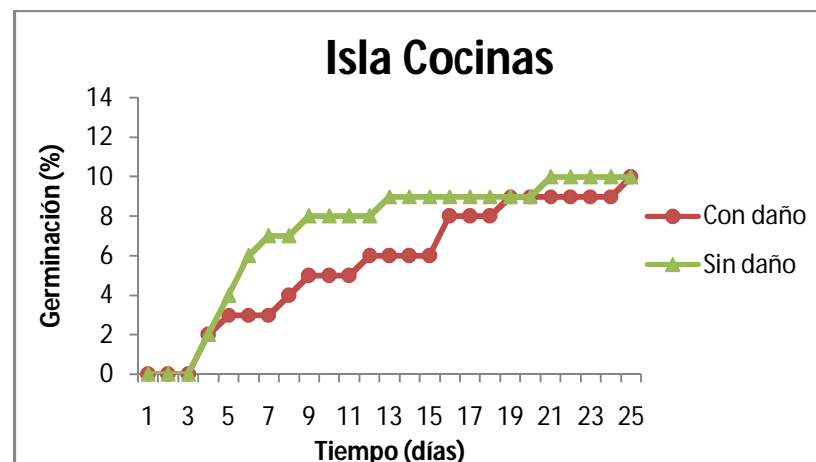


Fig. 22. Curva de Germinación, sitio Isla Cocinas.

## 6. Discusión

### 6.1 Efecto de la depredación de insectos y hongos patógenos

En este trabajo se analizaron los patrones de depredación de frutos y semillas de *Amphipterygium adstringens*, por lo que se discute el impacto que tienen los insectos y hongos patógenos en los frutos y su efecto, en términos ecológicos, sobre las semillas y su germinación. En este estudio, con base en los resultados, se pudo observar de manera general la tendencia del daño causado por insectos y hongos patógenos, así mismo se observó que el establecimiento de hongos patógenos es muy exitoso en los frutos. A grandes rasgos estos resultados indican que existen altas probabilidades de que los frutos de todas las poblaciones sean atacados principalmente por hongos patógenos y en menor medida por insectos (ver Fig. 6 y 7). Sin embargo, los insectos y los hongos patógenos, en promedio dañaron menos del 8% del área del fruto en 2009 y 13% en 2010 (ver Fig. 12 y 13), además el daño causado por insectos y hongos patógenos en conjunto al área del fruto fueron similares en ambos años, y hubieron diferencias significativas en la relación entre los agentes depredadores y las poblaciones en ambos años. Al parecer, de las poblaciones que se encuentran en zonas conservadas dentro de la reserva como Chachalacas, Eje Central e Isla Cocinas, sólo Eje Central presenta los niveles más altos de daño al área del fruto en comparación con las demás poblaciones, en contraste la población Las Rosadas tuvo altos niveles de daño por hongos y en menor medida por insectos y fue más frecuente observar en esta población mayores porcentajes de área dañada respecto a las demás poblaciones.

De acuerdo con la distribución de frecuencias del porcentaje de área dañada por fruto, en 2009 la población con mayor frecuencia de área dañada fue Eje Central (Fig. 14), mientras que en 2010 las frecuencias con porcentajes más altos de daño se observaron en Las Rosadas (Fig. 18). Aunque en este estudio no se midieron las condiciones ambientales ni se evaluó la relación entre estas y los depredadores, es probable que haya una relación en la variación de las condiciones climáticas en los años de muestreo, ya que el aumento en la incidencia de hongos patógenos en 2010 y de insectos en Chachalacas e Isla Cocinas, coincide con el aumento en la precipitación en ese mismo año (Tabla 2), es decir, los efectos producidos por factores climáticos como la temperatura y la precipitación puede modificar el ciclo de vida en los depredadores de semillas, tamaño de las poblaciones y la extensión en la distribución de ataque (Bale *et*

*al.*, 2002). De esta manera, las tasas de depredación de semillas a una escala regional pueden estar determinadas por factores macroclimáticos (Ehrlén 1996). Dada la estacionalidad tan marcada que caracteriza a la selva baja caducifolia de la región de Chamela, en donde la época seca se prolonga por más tiempo que la de lluvias (Bullock 1986), se generan cambios ambientales evidentes en el ecosistema, que pueden afectar las interacciones entre los insectos y patógenos y sus plantas hospederas (Miranda 2002, Noguera *et al.*, 2002).

Por ejemplo, en Las Rosadas en promedio se observó la mayor probabilidad de ataque y el mayor porcentaje de área dañada por hongos y el menor porcentaje y probabilidad de daño por insectos en 2010. En contraste, en Eje Central, población que se localiza en una zona conservada, aunque los niveles de daño causados por hongos patógenos fueron similares en comparación con Las Rosadas, el daño causado por insectos en Eje Central fue mayor. Cabe mencionar que Las Rosadas es un fragmento de selva que se encuentra dentro de un fraccionamiento para asentamiento humano y que aun no es habitado en su totalidad, lo que puede generar condiciones desfavorables para los insectos, además en sitios fragmentados los depredadores de semillas y los herbívoros son propensos a disminuir sus poblaciones (Janzen 1978, Cascante *et al.*, 2002, Herrerías-Diego *et al.*, 2008, Ruiz-Guerra *et al.*, 2009, 2012). Las Rosadas es un sitio más abierto y muy cercano al mar, por lo que es probable que las condiciones de humedad ambiental y la mayor exposición a corrientes de aire que faciliten la dispersión de propágulos de hongos patógenos favorezca la infección de *A. adstringens*, también se debe prestar atención a las condiciones del sitio ya que Las Rosadas e Isla Cocinas presentan temperaturas más elevadas anualmente que otros sitios (cuadro 1). En contraste en Eje Central, una población en donde convergen la selva baja caducifolia y la selva mediana subcaducifolia, el flujo de especies de insectos que consumen frutos podría facilitarse y ser más abundantes por lo que se esperaría mayor daño a los frutos además de que este sitio junto con Chachalacas presentan la precipitación media anual más elevada que las otras poblaciones. Son pocos los estudios que denotan los efectos de la fragmentación en la depredación de frutos y semillas, sin embargo es posible que estos ambientes puedan alterar las comunidades de insectos frugívoros así como sus depredadores y parasitoides (Ridham *et al.*, 1996). Por ejemplo Herrerías-Diego y colaboradores (2008) llevaron a cabo un estudio en la reserva de Chamela-Cuixmala para determinar si los hábitats fragmentados representaban un factor limitante para depredadores de frutos y semillas de la especie *Ceiba aesculifolia*, estos autores indican

que los hábitats fragmentados representan un limitante tanto en depredadores de frutos (en este caso ardillas) como depredadores de semillas (lepidópteros), suponiendo que dichos depredadores son dependientes de las condiciones de hábitats y son favorecidos por el bosque continuo y conservado.

Por otro lado los dos sitios muestreados consecutivamente y localizados en zonas conservadas mostraron coincidencias en relación al clima y los niveles de daño. La población Chachalacas, por ejemplo, también mostró, en ambos años, un alto porcentaje de frutos y de área del fruto dañados por hongos patógenos, y en menor medida por insectos, además la presencia de daño por hongos patógenos aumenta en 2010 coincidiendo con el aumento en la precipitación en comparación con el 2009. De igual forma, en la población localizada en Isla Cocinas se observó un porcentaje de daño, producido por hongos patógenos e insecto, más bajo en 2009 en comparación con el año 2010. Tomando en cuenta las poblaciones en ambos años, en relación con los tipos de agentes depredadores evaluados en conjunto, se observó que los niveles de daño producido por estos tienen un efecto significativo en las poblaciones y de acuerdo con la prueba de Kruskal-Wallis en 2009 hubo diferencias en el porcentaje de área dañada entre las poblaciones, lo que indica que hay mayor variación en el daño en 2009 que en 2010, de este modo hay que recordar que las poblaciones muestreadas en 2009 se encuentran en zonas conservadas dentro y fuera de la reserva. Siguiendo este patrón de daño a los frutos, se sabe, por ejemplo, que la asociación de insectos herbívoros y hongos patógenos pueden causar daños importantes en el área foliar de plántulas además de que la herbivoría puede facilitar la infección por hongos patógenos, aunado a esto es posible también que estas asociaciones de herbivoría y patógenos acrecienten los niveles en bosques conservados o continuos que en zonas fragmentadas (Benítez-Malvido *et al.*, 1999). En relación a estos resultados, poco se sabe el efecto que pueda tener la asociación de insectos y hongos patógenos en los frutos y semillas de especies tropicales. Sin embargo es importante mencionar que estas interacciones tienen una gran relevancia ecológica y evolutiva ya que estos depredadores ejercen fuertes presiones selectivas que determinan la abundancia y distribución de las especies (Ehrlén 1996), particularmente las que involucran insectos que consumen las semillas antes de la dispersión (Janzen 1971, Harper 1977, Louda 1978, Louda 1982). De acuerdo con Janzen y Vázquez-Yanes (1991) el porcentaje de semillas que mueren antes de germinar debido al ataque por insectos y hongos en bosques tropicales se acerca al 50%.

### 6.1.2 Tipos de insectos que afectan a *A. adstringens*

Los insectos que afectaron a los frutos de *A. adstringens* no fueron identificados; sin embargo con base en el tipo de daño que hicieron a los frutos y semillas se pudieron clasificar como: escarificadores, minadores y forrajeros. De estos insectos así como los hongos que causaron manchas necróticas, sólo se pudo evaluar parte del fruto, posteriormente se realizaron cortes a frutos inmaduros donde se pudo observar el daño interno al fruto y en el que probablemente causen daño a la semilla (anexo 1). A pesar de que en el presente estudio el ataque por insectos fue relativamente bajo, al parecer existen probabilidades similares de ataque entre poblaciones y diferencias entre años; por ejemplo, la probabilidad de que los insectos ataquen los frutos del Cuachalalate fue mayor en el año 2010 que en 2009. Asimismo se sabe que la depredación pre-dispersión de semillas no siempre resulta en la muerte o en el consumo total de las semillas (Burgos *et al.* 2008), y su germinación depende del tamaño de la semilla, del tipo de depredador y de la intensidad del ataque (Dalling *et al.*, 1997, Vallejo-Marín *et al.*, 2006, Burgos *et al.*, 2008). Este patrón también ocurre en otras especies de plantas de selvas tropicales como *Cordia dentata*, *Cassia grandis*, *Enterolobium cyclocarpum*, etc., en las que larvas de lepidópteros del género *Pyralide* sp. sólo destruyen los frutos consumiendo gran parte de ellos pero sin dañar a las semillas (Janzen 1980). Particularmente, los insectos minadores, al consumir parte del fruto y formar una especie de túnel podrían penetrar hasta encontrarse con la semilla y dañar al embrión. Existen pocos estudios dedicados a la investigación de insectos que consumen frutos y que dañan a las semillas en bosques tropicales, regularmente estos estudios se han llevado a cabo en sistemas agrícolas como es el caso del cultivo de *Solanum lycopersicum*, en Santa Clara, Brasil. Los depredadores de esta especie son en su mayoría lepidópteros, y causan severos daños a los cultivos, especialmente los insectos minadores atacan a las hojas y los insectos barrenadores atacan los frutos; los barrenadores por el contrario, penetran los frutos y afectan la producción de semillas (Miranda *et al.*, 2005). También existen estudios entomológicos en los que se hace referencia a la ecología de insectos “barrenadores” de frutos, como el que llevaron a cabo González y Barrios (2011) sobre la estacionalidad y comportamiento de un grupo de coleópteros en un bosque tropical de Panamá. En dicho estudio los coleópteros fueron capturados con trampas colocadas en árboles del género *Pseudobombax* sp., y se observó que los escarabajos son capaces de alimentarse de los frutos maduros ó inmaduros gracias a que poseen piezas bucales fuertes y afiladas. Además se detectó

una relación entre la estacionalidad y el comportamiento de los escarabajos que consumen los frutos. Otros estudios que han evaluado la depredación pre-dispersión en bosques tropicales indican que entre los principales agentes de daño se encuentran los escarabajos, avispas y polillas, que en su etapa larval se alimentan de los frutos y semillas (Dalling 2002).

Es evidente que los niveles de daño causados por insectos son bajos en comparación con los hongos, según los análisis el daño que causan los insectos tiene efectos en las poblaciones, en específico los escarificadores en la población Chachalacas durante el 2010 y en ambos años presentan relaciones específicas entre las poblaciones. Algunos autores como Dalling (2002), consideran que la producción masiva y sincrónica de frutos y semillas podría ser una estrategia para que las tasas de depredación de semillas sean menores y tengan un menor impacto en la población, aunque esta interpretación que hace Dalling y que deviene de observaciones experimentales llevadas a cabo por Janzen (1970), también podría aplicarse a la depredación de hojas y al efecto continuo de saciar a los depredadores como un distractor hacia la depredación de otras partes de la planta como los frutos y semillas, lo que podría estar pasando con *A. adstringens*. Además en mi estudio, el porcentaje de área dañada por los diversos depredadores fue relativamente bajo. Es necesario comprender como la variabilidad ambiental afecta las tasas de depredación de semillas para poder entender a su vez el efecto que tienen los depredadores en la dinámica de las poblaciones vegetales (Horvitz y Schenske 1990, Horvitz *et al.*, 2005). Además, debe considerarse que el desarrollo del ciclo de vida de los insectos que habitan en sistemas estacionales está en sincronía con la estacionalidad del ambiente (Bale *et al.*, 2002). Así, las interacciones bióticas varían en espacio y tiempo, y esta variación afecta los resultados ecológicos y evolutivos (Crawley 1992, Kolb *et al.*, 2007).

Por otra parte, se pudo observar que los insectos que normalmente consumen el follaje de *A. adstringens* (Ramos 2012) también se encuentran en los racimos de frutos (G. García-Guzmán Com. Pers.). Considerando que los frutos se producen semanas después de que aparece el follaje, es probable que la mayor tasa de depredación del follaje del Cuachalalate se dé al inicio de la época de lluvias, cuando aparecen las hojas y cuando los insectos se encuentran en etapas larvarias tempranas y por lo tanto, para cuando aparecen los frutos, muchos insectos ya se encuentren en etapas larvarias tardías, cercanas al momento de pupar (requieren menos recursos) o en estado adulto y por lo tanto los frutos pueden ser menos atacados y cuando esto ocurre solo afecten la



superficie del fruto y rara vez dañen a nivel del embrión de la semilla, como se observó en este estudio. Es decir que los frutos podrían no representar un recurso limitado, a menos que fuesen consumidos por herbívoros especialistas.

Aunque entre los objetivos de este estudio no se encontraba determinar el grado de especificidad de los depredadores de frutos, se ha considerado que la especialización en los insectos depredadores de plantas puede estar limitada por características particulares de las diversas especies de plantas (fisiológicas, morfológicas) o por factores ecológicos (Schoonhoven 1998, Pérez-Contreras 1999). Algunos estudios han mostrado las consecuencias del ataque de herbívoros especialistas y generalistas en plantas tropicales (Janzen 1970). Un caso específico es el estudio realizado por Boeiro *et al.*, (2010) en el que se mostró la variación de daño en *Euphorbia welwitschii* y *Euphorbia characias* que fueron atacadas por insectos especialistas y generalistas, el estudio se llevó a cabo en cinco sitios de bosque templado al oeste de Portugal. Uno de los resultados más notorios fue que los herbívoros especialistas, en este caso avispas, tenían una relación negativa con la producción de frutos en ambas especies; es decir, cuando la producción de frutos fue menor, el ataque por herbívoros especialistas fue mayor y viceversa, además de que las avispas presentaron variación en la depredación de frutos entre las poblaciones muestreadas y entre años. Los autores indican que las pérdidas ocasionadas por especialistas y generalistas no está directamente relacionada con el tamaño del fruto, la fecundidad o el ovario del fruto, sino que más bien se relaciona con los ciclos de vida de los depredadores y el desarrollo y disponibilidad de los frutos. Considerando que muchos recursos vegetales, como fuente de alimento de los depredadores, solo están disponibles por un periodo corto (por ejemplo el follaje en la selva baja caducifolia), para los herbívoros es muy importante sincronizar su ciclo de vida con la fenología de la planta y así aprovechar los recursos (Bale *et al.*, 2002). Para estudios posteriores se podría considerar como los depredadores de frutos generalistas y especialistas responden a la defensa química de las plantas, ya que se ha observado que gremios de herbívoros ecológicamente similares pueden ser influenciados por aspectos de este tipo y que implican una variación considerable en el daño de frutos y semillas (Hare y Futuyma 1978).

#### 6.1.2.1 Incidencia de hongos patógenos

Por otra parte, para que los hongos patógenos se establezcan y causen una enfermedad en las plantas, además de que el agente de infección (patógeno) esté presente, debe

existir un hospedero susceptible y el ambiente debe ser adecuado para el desarrollo del patógeno (Agrios 1988, Gilbert y Hubbell 1996). El presente estudio mostró que la incidencia de daño por hongos patógenos tiende a ser muy alta en todas las poblaciones muestreadas (más de 60% de frutos atacados por árbol) además de que el daño causado por hongos parecer ser homogéneo y con el mismo nivel de daño entre las poblaciones. Aunque el área dañada por fruto fue relativamente baja (menos del 10%) se pudo observar que los hongos patógenos dañan un área mayor del fruto que los insectos. En este sentido es importante destacar que las frecuencias más altas de frutos corresponden a los porcentajes más bajos de área dañada, mientras que los frutos con un área dañada menor tienen frecuencias más bajas. Por lo que podría considerarse también, para investigaciones posteriores, la química de la planta como forma de defensa contra depredadores. A pesar de que no fue posible determinar si los patógenos dañaron las semillas, hay que recordar que aun así existe la posibilidad de que éstas tengan algún tipo de defensa, ya que se sabe que las semillas poseen diferentes compuestos químicos y físicos como defensa (Janzen 1971, Hendry *et al.*, 1994, Baskin y Baskin 1998, Veldman *et al.*, 2007, Gallery *et al.*, 2010).

Por otra parte es probable que las condiciones ambientales durante la producción de frutos sean particularmente favorables para el establecimiento de hongos y por ello su variación entre las poblaciones y entre años. Los sitios de muestreo se localizaron a altitudes similares y también la precipitación y la temperatura media anual fue similar entre sitios (Tabla 1) pero diferentes entre años (Tabla 2). Sin embargo la precipitación anual fue mayor en el año 2010, y la temperatura media anual fue mayor en el año 2009 (Tabla 2). Hay que recordar que las enfermedades causadas por hongos pueden producirse y desarrollarse de manera exitosa cuando existen condiciones bióticas y abióticas favorables, es decir, plantas susceptibles y humedad y temperatura propicias (Agrios 1996). Cabe destacar que la probabilidad de éxito de los hongos para dañar los frutos en 2010 fue mayor que en 2009 coincidiendo con el aumento en la humedad en dicho año (Tabla 2), de esta manera los cambios en las condiciones abióticas pueden favorecer tanto al patógeno como a la planta hospedera (Agrios 1996, Ayres y Lombardero 2000). Así, cambios específicos en la temperatura o en la humedad e incluso en la intensidad lumínica afectan la expresión de las enfermedades en las plantas (Bauer 1991).

En el caso de los frutos de *A. adstringens*, que fueron mayormente atacados por hongos y no tanto por insectos, es probable que la disposición de los frutos en racimos

también pudiera estar determinando este patrón. Es decir, que al desarrollarse en racimos densos, muchos frutos podrían quedar protegidos contra insectos y los más atacados serían los expuestos en las capas superiores. En cambio, si consideramos que los hongos patógenos requieren de una humedad relativa alta, o de capas finas de agua para que las esporas puedan germinar y causar infección (Agrios 1995), es probable que la densidad alta de frutos favorezca una mayor humedad entre las capas adyacentes a los frutos y por lo tanto se propicie el desarrollo de enfermedades. Al parecer no existen estudios en los que se muestre la influencia que puede tener la densidad de frutos provistos en racimos sobre la infección de patógenos, sin embargo hay evidencia de la proliferación de patógenos foliares gracias a la densidad en la cobertura del follaje en comunidades tropicales (Augsburger 1984, García-Guzmán y Dirzo 2001, 2006), lo que podría indicar un resultado similar en la densidad de frutos y semillas. Además se ha visto que la precipitación, el espacio y la disponibilidad de luz, se encuentran entre los principales factores que afectan la incidencia y desarrollo de enfermedades (García-Guzmán *et al.*, 1996, García-Guzmán y Dirzo 2001, Gilbert 2002). También se ha reportado que, posiblemente, los hongos patógenos necesiten de la herbivoría para poder infectar el follaje de muchas plantas tropicales (García-Guzmán y Dirzo 1991; Gilbert y Hubbell 1996), sin embargo en los frutos de Cuachalalate el ataque por hongos patógenos no parece estar asociado al daño causado por los insectos.

A través de este estudio no es posible determinar con exactitud si el grado de infección por hongos patógenos o de depredación de semillas por insectos puede tener consecuencias en la adecuación de *A. adstringens*. Los resultados de mi estudio sugieren que el daño causado por los diferentes agentes aquí estudiados tienden a tener un efecto en la germinación de las semillas y en conjunto es posible que afecten la adecuación de *A. adstringens*. Además es probable que los hongos patógenos e insectos aunque en muchos casos no dañen directamente a la semilla, si causen un daño a su cubierta y durante la dispersión se podría aumentar la susceptibilidad de infección por otros agentes (Wulff 1986, Kremer y Spence 1989, Fenner y Thompson 2005, Levey *et al.*, 2007, Gallery *et al.*, 2010). Varios estudios indican que después de la dispersión y una vez establecido el banco de semillas, los hongos saprofitos y patógenos son los principales agentes causales de mortalidad de semillas en la mayoría de los ecosistemas terrestres (Baskin y Baskin 1998, Agrios 2005, Gallery *et al.*, 2010), sin embargo poco se sabe sobre la mortalidad (pre-dispersión) que causan hongos patógenos. Hay

numerosos estudios en los que se puede apreciar que la depredación de semillas tiene un efecto en la abundancia, la distribución y dinámica de las plantas (Louda 1982, Louda y Povtin 1995, Maron *et al.*, 2002, Froborg y Eriksson 2003, Rose *et al.*, 2005, Maron y Crone 2006, Kolb *et al.*, 2007), y por otra parte hay estudios en los que la depredación de semillas solo es analizada en términos de magnitud y realmente muy pocos van dirigidos a determinar si tiene una repercusión evolutiva o si es relevante en la biología de las plantas (Harper 1977, Kolb *et al.*, 2007), aunque ha sido probado que tanto la depredación de semillas como la herbivoría en general pueden afectar el desempeño de las plantas a nivel individual (Janzen 1971, Louda 1989, Crawley 1992, Hulme y Benkman 2002, Kolb *et al.*, 2007) o incluso pueden afectar el funcionamiento de los ecosistemas (Findlay *et al.*, 1996, Chapman *et al.*, 2006, Kolb *et al.*, 2007). Aun así, la información para determinar si estas interacciones causan un daño agregado a la adecuación de las plantas es por el momento poco conocido (Maron y Crone 2006, Kolb *et al.*, 2007). Además, el estudio de la proporción de semillas dañadas no es una estimación adecuada para poder determinar si las fuerzas generadas en este tipo de interacciones tienen repercusiones en la adecuación de las plantas (Ehrlén 2003, Kolb *et al.*, 2007).

## 6.2 Efecto de la depredación en la germinación

La germinación de las semillas, en condiciones naturales, se ve afectada directamente por factores ó condiciones climáticas y microclimaticas e indirectamente por la depredación pre y pos-dispersión causando una disminución en la producción de semillas (Janzen 1970, Harper 1977; Powell y Powell 1987, Schelin *et al.*, 2004, Vallejo-Marín *et al.*, 2006, Burgos *et al.*, 2008). En este estudio, las pruebas de germinación se llevaron a cabo en condiciones controladas además de que se escogieron los frutos según el estado en el que estaban, es decir sanos o dañados. Los resultados muestran bajos porcentajes de germinación y la tendencia a tener bajos porcentajes de germinación cuando están dañadas, mientras que las semillas sanas germinan en mayor porcentaje, sin embargo las diferencias en la proporción de germinación según la condición del fruto (sanos o dañados) no demuestran diferencias claras en el efecto del daño en la germinación. En esta especie en particular se ha observado que el porcentaje de semillas que germinan en condiciones controladas en laboratorio es relativamente

bajo, y su capacidad de respuesta se da entre los primeros 10 y 15 días de montaje, varía según las condiciones de luz, temperatura, sustrato etc., (I. Acosta-Calixto, com. pers.). Teniendo en cuenta que las semillas son fundamentales en el establecimiento y regeneración de las plantas en comunidades vegetales (Martínez-Ramos y Soto-Castro 1993), además de que éstas mantienen el primer contacto con el medio biótico y abiótico (Burgos *et al.*, 2008) es importante considerar la posibilidad de fracaso de las semillas por factores bióticos o circunstancias adversas. En algunos casos la depredación pre-dispersión no siempre resulta fatal para las semillas, incluso éstas sólo pueden resultar dañadas superficialmente lo que no afectaría la viabilidad y germinación, esto con base en un estudio realizado por Burgos y colaboradores (2008) en un bosque fragmentado en Chile, y que tuvo como objetivo determinar el efecto en la depredación pre-dispersión y sus consecuencias con la germinación del árbol *Nothofagus glauca*, además se obtuvieron datos sobre la germinación en condiciones naturales. La depredación fue similar en ambos años en bosque continuo y fragmentado, sin embargo las semillas dañadas tuvieron un menor porcentaje de germinación que las semillas que no presentaban daño. Concluyen que no hubo diferencias marcadas entre la depredación y la germinación en bosque continuo y fragmentado aunque si existe un efecto considerable de la depredación sobre la germinación de esta especie. En este estudio no se pudo observar

## **7. Conclusión**

Debido a que los niveles de daño producidos por insectos y hongos patógenos fueron bajos, no se pudo observar de manera más precisa la relación que pueden tener áreas conservadas con dichos niveles de daño, ya que en ambos años se obtuvieron los porcentajes de área dañada más elevados en poblaciones que se encuentran en zonas conservadas y no conservadas como es el caso de Las Rosadas. Considerando que *A. adstringens* tiene una importancia económica, ecológica y cultural debe de tomarse en cuenta el papel que juegan los insectos que consumen los frutos y los hongos patógenos que los afectan en la conservación de la especie. Así mismo hay que considerar, en estudios posteriores, que los frutos fueron atacados principalmente por hongos patógenos y en menor grado por insectos y la variación en el ataque parece estar ligada a las condiciones climáticas como la temperatura y la precipitación. Hay que considerar

también, en cuanto a la variación en la depredación de frutos según el agente depredador, el alto porcentaje de daño que causaron los hongos patógenos ya que puede afectar la dispersión de los frutos, la germinación de las semillas y por último modificar la dinámica de las poblaciones de esta especie. En cuanto a la relación entre el daño de los agentes depredadores en conjunto, la relación con variables climáticas pueden estar modificando la relación entre los agentes depredadores y el daño causado a los frutos y semillas, por lo que se puede incluir en estudios posteriores las variables climáticas de cada población en cuestión.

Finalmente el porcentaje de germinación de esta especie es bajo y el daño por insectos y hongos patógenos podría estar afectando la germinación de las semillas, por lo que se le debe prestar suma atención a los depredadores de semillas y la latencia de estas para investigaciones futuras relacionadas con procesos ecológicos de esta especie. Por lo tanto, si se toma en cuenta que las semillas son fundamentales en el establecimiento y regeneración de las comunidades vegetales (Martínez-Ramos y Soto-Castro 1993), los depredadores de frutos y semillas de *A. adstringens* podrían afectar aspectos de la biología de la planta y de las poblaciones en el ecosistema. Además si consideramos que las poblaciones de Cuachalalate se encuentran en peligro debido a la explotación de su corteza por sus propiedades medicinales, es importante determinar cuáles son las consecuencias, tanto biológicas como sociales, en las diversas poblaciones que se encuentran distribuidas naturalmente en el país. Es por esto que debe ser primordial realizar estudios profundos sobre la ecología de esta especie, para que se pueda contribuir, posteriormente, a su conservación.

Tabla 1. Datos promedio de precipitación anual, temperatura media anual y características físicas y ambientales de los sitios de muestreo. Datos proporcionados por la Dra. Irma Trejo Vázquez (instituto de Geografía, UNAM).

Sitio	Latitud	Altitud	Longitud	Precipitación anual (mm)	Temperatura media anual (°C)	Vegetación	Tipo de clima
Chachalacas	19°29'49''	500	105°02'35''	790	26.2	Selva baja caducifolia y subcaducifolia	BS1(h')w(w)i
Las Rosadas	19°33'33''	800	105°05'06''	708	26.5	Selva baja caducifolia y matorral xerófilo rodeado por brechas y asentamiento humano	BS1(h')w(w)i
Eje Central	19°29'59''	500	105°02'33''	790	26.2	Selva baja caducifolia y subcaducifolia	BS1(h')w(w)i
Isla Cocinas	19°32'51''	400	105°06'36''	708	26.5	Selva baja caducifolia, acantilado, matorral xerófilo y duna costera	BS1(h')w(w)i

Tabla 2. Datos promedio de precipitación anual, temperatura mensual y características físicas y ambientales de los sitios de muestreo en 2009 y 2010. Datos tomados de: <http://www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/www/clima.html> (instituto de Biología, UNAM).

Año	Precipitación media (Jul-Ago-Sep-Oct)	Mes con mayor P.P	P.P anual	Año	Temperatura media mensual (Jul-Ago-Sep-Oct)	Mes con mayor temperatura registrada	Temperatura media anual
2009	101.65mm	Octubre	650mm	2009	28.58 °C	Agosto	26.8 °C
2010	232.77mm	Septiembre	1131.7mm	2010	28 °C	Julio	25.9 °C



Anexo I.



Frutos maduros dañados por hongos  
Corte longitudinal



Frutos inmaduros dañados por hongos  
Corte longitudinal

Literatura citada

Agarwal, V.K. y Sinclair, J.B. 1997. *Principles of seed pathology*, 2nd ed. CRC Press. FL.

Agrios G. N. 1988. *Plant pathology*. 3rd ed. Academic Press, New York.

Agrios G. N. 1996. *Fitopatología*. UTEHA. Universidad de Massachusetts, pp. 150-154, 273-290.

Agrios, G. N. 2005. *Plant pathology*. 5ta edición. (Elsevier Academic Press: San Diego, CA).

Aizen, M. A. y W. A. Patterson III., 1990. Acorn size and geographical range in the North American oaks (*Quercus* L.). *Journal of Biogeography*, 17,327-332.

Alvarez-Buylla E., y R. Martínez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia*, 84, 314-325.

Augspurger, C. K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light gaps, and pathogens. *Ecology*, 65, 1705-1712.

Ayres, M. P. y M. J. Lombardero, 2000. Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *The Science of the total environment*. 262, 263-286.

Bale J. S., G. J. Masters, I. D. Hodkinson, C. Awmanck, T. M. Bezemer, B. K. Brown, J. Butterfield, A. Buse, J. C. Coulson, J. Farrar, J. G. Good, R. Harrington, S. Hartley, T. H. Jones, R. H. Lindroth, M. C. Press, I. Symrnioudis, A. D. Watt, J. B. Whittaker, 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*. 8, 1-16.

- Baskin, C. C. y Baskin, J. M. 1998. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press. pp 666.
- Bauer de la I. L. 1991. *Fitopatología*. México, Colegio de Postgraduados. Pp. 25-47.
- Benitez-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: 143-150.
- Blaney C. S., y Kotanen, P. M. 2001. Effects of fungal pathogens on seeds of native and exotic plants: a test using congeneric pairs. *Journal of Applied Ecology*, 38, 1104-1113.
- Boieiro M., C. Rego., R. M. Serrano, X. Spalader. 2010. The impact of specialist and generalist pre-dispersal seed predators on the reproductive output of a common and a rare Euphorbia species. *Acta Oecologica*, 36, 227-233.
- Bradford D. F. y C. C. Smith. 1977. Seed predation and seed number in *Scheelea* palm fruits. *Ecology*, 58, 667-673.
- Briani C. y R. Guimaraes. 2007. Seed predation and fruit damage of *Solanum lycocarpum* (Solanaceae) by rodents in the cerrado of central Brazil. *Oecologia*, 31, 8-12.
- Bullock H., H. Mooney., E. Medina. 1995. *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press. pp. 315-316.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco and trends in the south coastal region of Mexico. *Arch. Met. Geaph. Biocl., Ser B*, 36, 297-316.
- Burdon J.J. 1987. *Diseases and plant population biology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Burgos A., A. A. Grez., R. O. Bustamante. 2008. Seed production, pre-dispersal seed predation and germination of *Nothofagus glauca* (Nothofagaceae) in a temperate fragmented forest in Chile. *Forest ecology and management*. 255, 1226-1233.
- Boyás, D., JC. F, A. Solares, JM. Javelly, M.M. Linares, y M. A. Cervantes. 1988. Diagnóstico Forestal del Estado de Morelos. *INIFAP-SARH. Zacatepec, Morelos. Informe Técnico*. 333p.
- Cascante, A., M. Quesada., J. J. Lobo., E. A. Fuchs., 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conservation Biology*, 16, 137-147.
- Chambers J.C. y J. A. MacMahon, 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual review of ecology and systematics*, 25: 263–292.
- Chapman, S.K., J. A. Schweitzer., T. G. Whitham, 2006. Herbivory differentially alters plant litter dynamics of evergreen and deciduous trees. *Oikos*, 114, 566–574.
- Cid de la Torre K. S. 2008. Propagación sexual de Cuachalalate (*Amphipterygium adstringens*), especie de uso medicinal. Tesis de Licenciatura. UNAM. México.
- Crawley, M. J. 1983. *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific Publications. pp. 437.
- Crawley, M.J., 1992. Seed predators and plant population dynamics. In: Fenner, M. (Ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Wallingford, pp. 157–191.
- Crawley M. H., 2000. Seed Predators and Plants Population Dynamic. *En* Michael Fenner (Ed.) *Seeds the Ecology of regeneration in plant communities*. CABI publishing, UK, pp. 167-168.

- Crawley M. H. 2007. Plant-Herbivore Dinamyc. En *Plant ecology*. Blackwell publishing, UK. pp. 426-427.
- Dalling, J., K. Harms., R. Aizprúa., 1997. Seed damage tolerance and seedling resprouting ability of *Prioria copaifera* in Panama. *Tropical Ecology*, 13, 481–490.
- Dalling J. 2002. Ecología de semillas. En: Williams-Linera, G; J. Meave., Guariguata-Urbano., M. R. Kattan., G.H, (eds.) *Ecología y Conservación de bosques neotropicales*. pp. 345-375.
- Davidson, D. W. 1993. The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos*, 68, 23-35.
- Didham R. K., J. Ghazoul., N. E. Stork., A. J. Davis. 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *Tree*, 11, 255-260.
- Dirzo, R., y C. A. Domínguez. 1995. Plant–herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forest. En: Bullock, S. H., H. A. Hooney, E. Medina (Eds) 1995. *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press, pp. 304–309.
- Dirzo, R., y C. Dominguez. 2002. Interacciones planta-herbívoro en la selva baja caducifolia de Chamela. En: Noguera, A.F., H. J. Vega., A. N. García., M. Quesada (Eds.) *Historia Natural de Chamela*, Instituto de Biología, UNAM. pp. 517-523.
- Ehrlén J. 1996. Spatiotemporal variation in pre-dispersal seed predation intensity. *Oecologia*, 4, 708-713.
- Ehrlén, J., 2003. Fitness components versus total demographic effects: evaluating herbivore impacts on a perennial herb. *The American Naturalist*, 162, 796–810.

- Elena, S. B. M., y C. S. Alicia, 2002. Guías Técnicas para la Propagación Sexual de 10 Especies Latifoliadas de Selva Baja Caducifolia en el Estado de Morelos. INIFAP, Zacatepec, Morelos, México. pp. 30.
- Fenner M. 1992. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Wallingford, UK.
- Fenner, M. y K. Thompson 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 40-46.
- Findlay, S., M. Carreiro., V. Krischik., C. G. Jones 1996. Effects of damage to living plants on leaf litter quality. *Ecological Applications*, 6, 269–275.
- Frøborg, H. y O. Eriksson, 2003. Predispersal seed predation and population dynamics in the perennial understorey herb *Actaea spicata*. *Canadian Journal of Botany*, 81, 1058–1069.
- Gallery, R. E., J. W. Dalling, y A. E. Arnold, 2007. Diversity, host affinity, and distribution of seed-infecting fungi: a case study with *Cecropia*. *Ecology*, 88, 582-588.
- Gallery R. E., J. P Moree., J. W. Dalling. 2010. Interspecific variation in susceptibility to fungal pathogens in seeds of 10 trees species in the neotropical genus *Cecropia*. *Journal of Ecology*, 98,147-155.
- García-Gúzman G., J. Burdon, J. Ash, R. Cunningham. 1996. Regional and local patterns of the spatial distribution of the flower infecting smut fungus *Sporisorium amphiphis* (Syd.) Langdon & Fullerton in natural populations of its host *Bothriochloa macra* (Steud) S.T. Blake. *New Phytologist* 132, 459–469.
- Garcia-Guzman, G. y R. Dirzo, 1991. Plant-pathogen-animal interactions in a tropical rainforest. In *Association for Tropical Biology Annual Meeting, San Antonio, Texas*, pp. 4-8.

- García-Gúzman G. y R. Dirzo, 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.
- Gilbert G.S. 2002. Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. *Annual Review of Phytopathology* 40: 13–43.
- Gilbert G. S. y S. P. Hubbell, 1996. Plant disease and the conservation of tropical forests. *BioScience*, 46, 98-106.
- Gilbert, G. S., 2002. Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. *Annual Review Phytopathology*, 40, 13-43.
- Gómez-Anaya J. A., J. G. Palacios-Vargas., G. Castaño-Meneses. 2010. Abundancia de colémbolos (hexapoda: collembola) y parámetros edáficos de una selva baja caducifolia. *Revista Colombiana de Entomología*, 36, 96-105.
- González M. y H. Barrios, 2011. Estacionalidad de coleoptera (curculionoidea) de trampas de luz en la isla barro colorado. *Scientia* (panamá), 21, 61-84.
- Hammond, D.S. y V. K. Brown, 1998. Disturbance, phenology and life-history characteristics: factors influencing distance/density-dependent attack on tropical seeds and seedlings. *Dynamics of Tropical Communities*, 51–78.
- Hare D. J. y D. J. Futuyma. 1978. Different Effects of Variation in *Xanthium strumarium* L. (Compositae) on Two Insect Seed Predators. *Oecologia*, 37, 109-120.
- Harper J. L. 1977. *Population biology plant*. Academic press, London. pp. 892.

- Hendry, G.A., F.K. Thompson., C.J. Moss, E. Edwards., P.C. Thorpe., 1994. Seed persistence – a correlation between seed longevity in the soil and ortho375 dihydroxyphenol concentration. *Functional Ecology*, 8, 658–664.
- Herrera M. C. y O. Pellmyr. 2002. *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science Ltd, USA, pp. 313.
- Herrerías-Diego Y., M. Quesada., K. e. Stoner., J. A. Lobo., Y. Hernández-Flores., G. S. Montoya. 2008. Effect of forest fragmentation of fruit and seed predation of the tropical dry forest tree *Ceiba aesculifolia*. *Biological Conservation*. 141, 241-248.
- Horvitz, C. C. y D. W. Schemske. 1990. Spatiotemporal variation in insect mutualists of a Neotropical herb. *Ecology*, 71, 1085–1097.
- Horvitz, C. C., S. Tuljapurkar., J. B. Pascarella. 2005. Plant-Animal interactions in random environments: habitat-stage elasticity, seed predators, and hurricanes. *Ecology*, 86, 3312-3322.
- Hubbell, P. S. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Sciences New series*. 203, 1299-1311.
- Hulme, P. E. 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, 1, 32-46.
- Hulme, P.E., C. W. Benkman. 2002. Granivory. En: Herrera, C.M., Pellmyr, O. (Eds.), *Plant–Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Blackwell, Oxford, pp. 132–154.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104, 501-528.



- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual reviews of Ecology and Systematic*, 2, 465-492.
- Janzen, D. H. 1978. Seeding patterns of tropical trees. *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 83-128.
- Janzen, D. H. 1980. Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rica deciduous forests. *Journal of Ecology*, 68, 929-952.
- Janzen, D. H. y C. Vázquez-Yañes. 1991. Aspects of tropical seed ecology of relevance to management of tropical forested wildlands. *Rain forest regeneration and management*. UNESCO and The Parthenon Publishing Group, Paris, France, pp. 137-157.
- Kirkpatrick B. L., F. A. Bazzaz, 1979. Influence of certain fungi on seed germination and seedling survival of four colonizing annuals. *Journal of Applied Ecology*, 16, 515-527.
- Kolb, A., J. Ehrlén., O. Eriksson. 2007. Ecological and evolutionary consequences of spatial and temporal variation in pre-dispersal seed predation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9, 79-100.
- Kremer, R.J., Spencer, N.R. 1989. Interaction of insects, fungi and burial on velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) seed viability. *Weed Technology*, 3, 322-328.
- Leck M. A., V.T. Parker y R.L. Simpson, 1989. *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego, CA.

- Levey, D. J., J. J. Tewksbury., I. Izhaki., E. Tsahar., D. C. Haak. 2007. Evolutionary ecology of secondary compounds in ripe fruit: case studies with capsaicin and emodin. *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*, 37-58.
- Louda, S. M., 1978. *A test of predispersal seed predation in the population dynamics of Haplopappus (Asteraceae)* Tesis Doctoral. University of California, Riverside.
- Louda S. M., 1982. Distribution ecology: variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. *Ecological Monographs*, 52, 25-41.
- Louda, S. M. 1989. Predation in the dynamics of seed regeneration. *Ecology of soil seed banks*, 25, 51.
- Louda, S.M., y M. A. Potvin. 1995. Effect of inflorescence feeding insects on the demography and lifetime fitness of a native plant. *Ecology* 76, 229–245.
- Maron, J.L., J. K. Combs., S. M. Louda. 2002. Convergent demographic effects of insect attack on related thistles in coastal vs. continental dunes. *Ecology*, 83, 3382–3392.
- Maron, J.L., y E. Crone. 2006. Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proc. R.* 273, 2575–2584.
- Martínez-Ramos M. y A. Soto-Castro. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forests. *Vegetatio*, 108, 299-318.
- McNaughton, S. J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, 40, 329-336.
- Miranda A. 2002. Diversidad, historia natural, ecología y conservación de los mamíferos 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, pp. 359-377.

- Miranda M. M., M. Coutinho, J. Cola, L. Bacci., E. Marques. E.M. Da silva. 2005. Impact of integrated pest management on the population of leafminers, fruit borers, and natural enemies in tomato. *Cienc. Rural* vol.35.
- Monroy-Ortíz, C. Monroy, R, 2006. *Las plantas, compañeras de siempre: La experiencia en Morelos*. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, 1er ed. México. pp. 582.
- Neergaard, P. 1977. *Seed Pathology*, Vol. I. Halsted Press, New York, NY.
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 1998. *Árboles tropicales de México*. Fondo de cultura economica, UNAM, México. pp. 322-323.
- Pérez-Contreras, T. 1999. La especialización en los insectos fitófagos: una regla más que una excepción. *Bol. S.E.A.* 26, 759-776.
- Powell, A. y G. Powell. 1987. Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, 19, 176–179.
- Pringle G. E., P. Alvarez-Loayza y J. Terborgh. 2007. Seed characteristics and susceptibility to pathogen attack in tree seeds of the peruvian amazon. *Plant Ecology*, 193, 211-222.
- Ramos-Calderon, M. P. 2012. Variación intra e inter poblacional en los niveles de herbivoría y en la densidad de tricomas en *Amphipterygium adstringens* (Anacardiaceae). Tesis de Maestría. UNAM. México.
- Ridham R. K., J. Ghazoul, N. E. Stork., A. J. Davis. 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *TREE*. 11, 255-260.

- Roberts, H. A. 1962. Studies on the weeds of vegetable crops. Effect of six years of cropping on the weed seeds in the soil. *Journal of Ecology*, 50, 803-813.
- Rose, K. E. S. M. Louda., M. Rees. 2005. Demographic and evolutionary impacts of native and invasive insect herbivores on *Cirsium canescens*. *Ecology* 86, 453–465.
- Ruiz-Guerra, B. R. Guevara., N. A. Mariano., R. Dirzo. 2009. Insect herbivory declines with forest fragmentation and covaries with plant regeneration mode: evidence from a Mexican tropical rain forest. *Oikos* 119, 317–325.
- Ruiz-Guerra, B., K. Renton., R. Dirzo. 2012. Consequences of fragmentation of tropical moist forest for birds and their role in predation of herbivorous insects. *Biotropica* 44, 228–236.
- SAS Institute. *JMP: The Statistical Discovery Software*. Sas Inst.
- Schoonhoven, L. M. 1998. *Insect-Plant biology*. Champan and hall, Londres. pp. 408.
- Sánchez-Ramos G., P. Reyes-Castillo, A. Mora Olivo., J. G. Martínez-Ávalos. 2010. Estudio de la herbivoría de la palma camedor (*Chamaedorea radicalis*) Mart., en la Sierra Madre Oriental de Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 26, 153-172.
- Schafer, M., y P. M. Kotanen, 2004. Impacts of naturally-occurring soil fungi on seeds of meadow plants. *Plant Ecology*, 175, 19-35.
- Schelin, M., M. Tigabu., I. Eriksson., L. Sawadogo., P.C. Odén., 2004. Predispersal seed predation in *Acacia macrostachya*, its impact on seed viability, and germination responses to scarification and dry heat treatments. *New Forest* 27, 251–267.

- Solares-Arenas F., J. J. Mata, J. Vargas-Hernández, M. R. Soto-Hernández, y C. Rodríguez-Franco, 2006. Capacidad de regeneración en grosor y lateral en corteza de cuachalalate (*Amphipterygium adstringens* Schiede ex Schlect.) en el Estado de Morelos. *Ra Ximhai*, 2, 481-495.
- Sperens, U. 1997. Fruit production in *Sorbus aucuparia* L. (Rosaceae) and pre-dispersal seed predation by the apple fruit moth (*Argyresthia conjugella* Zell.) *Oecología*, 110, 368-373.
- Thompson K. 2000. The functional ecology of soil seed banks. En: Fenner M. ed., *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. 2da edn. CAB International, Oxford, UK, pp. 215–235.
- Trejo I., y Dirzo, R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological conservation*, 94, 133-142.
- Vázquez-Yanes C., A. Orozco, M. Rojas, M. E. Sánchez, y V. Cervantes (1997). *La reproducción de las plantas: semillas y meristemos*. Secretaría de Educación Pública. Fondo de cultura económica, México. pp. 11-12.
- Vallejo-Marín, M., C. A. Domínguez., R. Dirzo. 2006. Simulated seed predation reveals a variety of germination responses of neotropical rain forest species. *American Journal of Botany*, 93, 369–376.
- Veldman, J.W., K. G. Murray., A. L. Hull., J. M. Garcia-C., W. S. Mungall., G. B. Rotman., M. P. Plosz., L. K. McNamara. 2007. Chemical defense and the persistence of pioneer plant seeds in the soil of a tropical cloud forest. *Biotropica*, 39, 87–93.
- Willott S. J., S. G. Compton., L. D. Incoll. 2000. Foraging, food selection and worker size in the seed harvesting ant *Messor bouvieri*. *Oecologia*, 125,34-44.

Wilson, D. E. y D. H. Janzen. 1972. Predation on scheelea palm seeds by bruchid beetles: seed density and distance from the parent palm. *Ecology*, 53, 954-959.

Willson, M. F. 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetation*, 108, 261-280.

*WinFOLIA* Regent Instruments Inc. 2008

Wulff, R.D. 1986. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*: II. Effects on seedling growth and physiological performance. *Journal of Ecology*, 74, 99-114.

Zhang J., y M. A. Maun, 1989. Effect of partial removal of endosperm on seedling sizes of *Panicum virgatum* and *Agropyron psammophilum*. *Oikos*, 56, 250-255.

Datos de clima de la estación Chamela-Cuixmala, 2009,2010:

<http://www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/www/clima.html> (instituto de Biología, UNAM).