

ASIMETRIA FLUCTUANTE EN DOS POBLACIONES DE *CEROGLOSSUS CHILENSIS* (ESCHSCHOLTZ, 1829) (COLEOPTERA: CARABIDAE) EN EL AGROECOSISTEMA *PINUS RADIATA* D. DON REGION DEL BIO-BIO, CHILE

FLUCTUATING ASYMMETRY IN TWO POPULATIONS OF CEROGLOSSUS CHILENSIS (ESCHSCHOLTZ, 1829) (COLEOPTERA: CARABIDAE) IN AGROECOSYSTEM OF PINUS RADIATA D. DON AGROECOSYSTEM, BIO-BIO REGION, CHILE

Hugo Benítez¹, Raúl Briones² & Viviane Jerez¹

¹Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile. Email: hugobenitez@udec.cl.

²Programa de Doctorado en Biodiversidad, Centro Iberoamericano de la Biodiversidad (CIBIO), Universidad de Alicante, Alicante, España.

RESUMEN

Para *Ceroglossus chilensis* se realizó un análisis de Asimetría Fluctuante (AF) en poblaciones presentes en plantaciones de *Pinus radiata* de diferentes edades y tipos de manejo, ubicadas en la cordillera de la costa y precordillera andina de la Región del Bío-Bío, Chile. El objetivo fue comparar en diferentes poblaciones de *C. chilensis* niveles de AF, a través de medidas del tercer segmento antenal. Para ello los insectos se recolectaron mediante trampas de intercepción entre diciembre 2004 y enero 2005, en plantaciones de 6-7, 10, 13 y 22-24 años. Nuestros resultados mostraron para el total de individuos (n = 128), diferencias significativas en los valores de AF en plantaciones de 6-7 (post primer raleo) y 10 años (previo raleo comercial) para ambas situaciones geográficas. Al analizar los sexos por separado, se encontró machos y hembras asimétricas en plantaciones de 13 años de la precordillera andina y Cordillera de la Costa, respectivamente. No se encontró correlación entre las abundancias, porcentaje de cobertura del sotobosque y asimetría fluctuante para ambas situaciones geográficas. Se discute si la asimetría en antenas puede afectar negativamente la adecuación biológica de los individuos expresada en menor éxito en la captura de presas y encuentro de pareja, reflejo probable del efecto que el tipo de manejo al que ha sido sometida la plantación tendría sobre la ontogenia de los individuos.

PALABRAS CLAVES: *Pinus radiata*, agroecosistema, asimetría, adecuación biológica.

ABSTRACT

An analysis of fluctuating asymmetry (FA) was conducted on populations of *Ceroglossus chilensis*. The aim of this study was to compare levels of FA at the third antennal segment, among populations from pine plantations of different ages and handling type located in the Coastal mountain range and the Andes foothill of Chile. Insects were collected with pitfall traps during December, 2004, and January, 2005, in plantations of 6-7, 10, 13, and 22-24 years old. Our results show for the total of insects (n=128), significant differences in FA values in 6-7 (first tree thinning) and 10 years old plantations (commercial thinning) located in both geographical locations. No correlations were found between FA, abundance and the presence of plantation understory. Asymmetry may be the consequence of different plantation management. We discuss how antennal asymmetry may affect in relation to prey capture and mate search.

KEYWORDS: *Pinus radiata*, agroecosystem, asymmetry, biological adaptation.

INTRODUCCION

Los componentes bióticos y abióticos de los agroecosistemas están sujetos a continuas modificaciones antrópicas que afectan prácticamente a todos los procesos ecológicos, incluyendo la dinámica poblacional, composición comunitaria y los flujos de materia y energía (Covarrubias 1993, Albrecht 2003, Briones & Jerez 2007). En la Región del Bio-Bío, Chile, los agroecosistemas forestales son un fenómeno ampliamente extendido que afecta al 27% de la superficie regional y en los cuales el monocultivo dominante es *Pinus radiata* D. Don (Briones & Jerez 2004); sin embargo, los efectos de este agroecosistema sobre las comunidades faunísticas y especialmente en los insectos ha sido escasamente documentado en la literatura.

La simetría bilateral en metazoos es resultado de la acción de genes o grupos de genes, que controlan el desarrollo de órganos pares, de modo que las diferencias entre el lado derecho e izquierdo de un carácter reflejarían las propiedades intrínsecas del genoma y su capacidad para resistir alteraciones ambientales que ocurran durante la ontogenia del individuo (Labrie *et al.* 2003, Leamy & Klingenberg 2005). En condiciones ideales, las estructuras morfológicas y/o anatómicas bilaterales de un individuo serán perfectamente simétricas; una de las causas por la que esta simetría no se alcanza es el estrés ambiental durante la ontogenia. Así, en ambientes alterados los animales pueden presentar diferentes modalidades de asimetría, entre las que destaca la asimetría fluctuante (AF) (Van Valen 1962), estimada como la desviación aleatoria en las diferencias métricas y merísticas entre los componentes derecho e izquierdo de un carácter bilateral (Sonne *et al.* 2005).

La AF es el parámetro más utilizado para medir estabilidad durante el desarrollo embrionario (Palmer & Strobeck 1986, Pither & Taylor 2000), siendo correlacionada con el estrés fisiológico causado en los organismos por condiciones ambientales extremas (Hosken *et al.* 2000). De ahí su uso como herramienta en el seguimiento de niveles de estrés en poblaciones naturales y como un indicador de adecuación biológica (e.g., Graham *et al.* 2000, Palmer 1996, Moller 1997, Leung *et al.* 2000, Ditchkoff *et al.* 2001, Fréchette & Daigle 2002, Fréchette *et al.* 2003, Briones & Guíñez 2005). La "Hipótesis de la Mortalidad Diferencial"

propuesta por Floate & Fox (2000) establece que el grado de AF refleja la habilidad de un individuo para sobrellevar el estrés; aquellos que sean más simétricos tendrán mayores posibilidades de sobrevivir, en desmedro de los que presenten altos niveles de asimetría. En el caso de los insectos, el estado de desarrollo también influye en el nivel de AF, siendo diferente entre los distintos estadios larvarios y estado adulto (Piscart *et al.* 2005).

Briones & Jerez (2007) señalan que en plantaciones de pino ubicadas tanto en la Cordillera de la Costa, como en precordillera andina de la Región del Bío-Bío y sometidas a distintos tipos de tratamientos forestales, *Ceroglossus chilensis* Eschscholtz es la especie dominante y sus niveles de abundancia relativa son mayores en plantaciones de 6-7 y 10 años en comparación con plantaciones de mayor edad. En estos insectos, los segmentos antenales, que cumplen funciones olfativas y sensitivas (Moller & Zamora-Muñoz 1997, Labrie *et al.* 2003), son sexualmente dimórficos (Jiroux 2006), por lo cual son estructuras importantes para determinar la adecuación biológica de los individuos. Se esperaría que poblaciones de *C. chilensis*, en plantaciones sometidas a diferentes tipos de tratamientos, presenten distintos grados de AF en sus antenas. El objetivo de este trabajo es por tanto estimar el grado de AF en poblaciones de *C. chilensis* presentes en plantaciones de pino de diferentes edades, tratamientos y ubicación geográfica.

MATERIALES Y METODOS

MUESTREO

El estudio se realizó en plantaciones de pino ubicadas en cordillera de la costa (CC), comuna de Santa Juana (37° 10' S - 72° 57' W) y precordillera andina (PC), comuna de Coihueco (36° 37' S - 71° 50' W), Región del Bío-Bío, Chile. En cada sector geográfico se seleccionaron cuatro plantaciones de diferentes edades y tratamientos forestales: 1) 6-7 años: Post primer raleo de desecho y poda; 2) 10 años: previo raleo comercial; 3) 13 años: Post raleo comercial; y 4) 22-24 años: crecimiento pleno.

Los muestreos se realizaron entre diciembre de 2004 y enero de 2005. En cada plantación se ubicaron 10 trampas de intercepción que permanecieron en el lugar por un periodo continuo de 15 días según la

metodología señalada por Briones & Jerez (2007). Las trampas se dispusieron en forma individual y lineal cada 5 m, aledañas a los árboles y a 20 m del borde de la plantación para evitar el efecto borde.

TOMA DE DATOS

Del material de *C. chilensis* recolectado en las trampas, se extrajo al azar 16 individuos por cada una de las 8 plantaciones. Se trabajó por separado con machos y hembras, donde cada individuo fue sexado en base a caracteres antenales señalados por Jiroux (2006). Para las mediciones se seleccionó el tercer antenito de ambas antenas por su mayor longitud y superficie glabra (Figura 1). Cada segmento fue fotografiado en microscopio electrónico de barrido (Jeol JSM-6380LV 2005) y a partir de las fotografías se midió el largo total (LT), ancho (M), ancho proximal (A1) y ancho distal (A2). Para evitar sesgos y errores en las mediciones, se realizó una repetición de las medidas, paso importante para descartar una falsa señal de AF. La repetición de medidas se realizó para cada fotografía

una vez terminada la primera ronda completa de mediciones, no encontrándose diferencias significativas entre ambas mediciones.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para evaluar el grado de AF se aplicó la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk, verificándola con los niveles de significancia de kurtosis (Sokal & Rohlf 1981). Los niveles de asimetría entre cordillera de la costa y precordillera andina, se compararon usando el índice FA1 (media $|D-I|$) (Palmer 1994). Con los datos de AF se compararon las localidades por sexo, utilizando un análisis de multivarianza (MANOVA) y posteriormente una corrección de Bonferroni. La existencia de diferencias significativas entre poblaciones de la misma edad se puso a prueba mediante un análisis de varianza junto a una prueba de Levene de homogeneidad de varianza. Además se evaluó la existencia de correlación entre la abundancia y porcentaje de cobertura vegetal nativa en el sotobosque (*sensu* Briones & Jerez 2007) con presencia de AF en LT.

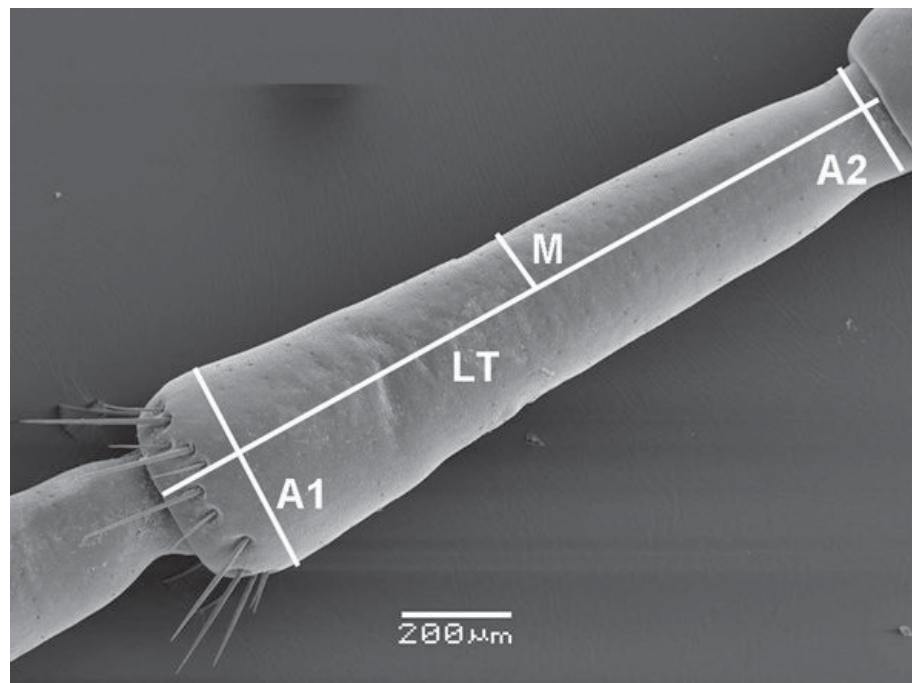


FIGURA 1. Mediciones tomadas del 3er segmento antenal de *C. chilensis*. A1: Ancho proximal; A2: Ancho distal LT: Largo total; M: Ancho.

FIGURE 1. Measurements considered of third antennal segment of *C. chilensis*. A1: Proximal with; A2: Distal with LT: Total length; M: With.

RESULTADOS

Para el tercer antenito las variaciones del lado derecho menos izquierdo presentan valores que no se desvían significativamente de la normal (Prueba de Shapiro Wilk: $p > 0,10$); los valores de kurtosis indicaron pequeñas desviaciones de cero, tanto para la primera tanda de medidas como para la repetición de las mismas, observándose una distribución leptocurtica. El análisis de multivarianza más corrección de Bonferroni ($F=3,49$ $p<0,05$) (Tabla I) muestra diferencias significativas para cada sexo y ubicación geográfica. La Figura 2a y 2b muestra la relación entre el índice de asimetría FA1, edad de las plantaciones y ubicación geográfica. Se observa que al graficar uno de los índices de AF (según Palmer 1994) (FA1 media |D-I|) no se encontró un patrón definido de AF para los predios de distintas edades. Los valores de las medidas repetidas eliminaron la presencia de

antiasimetría o asimetría direccional del análisis. En plantaciones de 6-7 y 10 años de la Cordillera de la Costa, se encontraron diferencias significativas en el ANOVA (rasgo por individuo) (Tabla II), (ANOVA 6-7 años: $F=4,0512$, $p=0,004487$ ♂; $F=5,6842$, $p=0,0054$ ♀, ANOVA 10 años: $F=6,4451$, $p=0,0019$ ♂, $F=91,9920$ $p<0,00001$ ♀). Cuando los sexos se analizaron por separado, se encontraron diferencias significativas sólo en las hembras de plantaciones de 13 años. Para el total de especímenes de ambos sexos y mediante un test de ANOVA (Tabla II) se encontraron diferencias significativas en los valores de (D-I) en plantaciones de 10 años ubicadas en la precordillera andina (ANOVA 10 años: $F=7,2548$ $p=0,0009$ ♂; $F=7,8575$ $p=0,0006$ ♀). Al analizar los sexos por separado, sólo se encontraron diferencias significativas en machos asimétricos de los predios de 13 años.

Tabla I: Análisis de Multivarianza y Corrección de Bonferroni para AF combinando sexo y localidad geográfica. * indica valores significativos.

TABLE I: Analysis of Multivariate and Bonferroni Correction; the significant values are indicated for AF, combining sex and both geographical sectors. * indicates a significant value.

Origen de la variación	Valor	df	F	Efecto	p-valor
Sexo	0,781665	127	8,44945	4	0,00005
Localidad	0,761474	127	9,4756	4	0,000001
Sexo x Localidad	0,896301	127	3,49981	4	0,009666 *
Error de medición	0,00532	128			

Tabla II: Análisis de varianza de una vía para el lado derecho menos el izquierdo (D-I) para ambas situaciones geográficas y sexos separados. Los valores en * indican los máximos valores de significancia y presencia de AF. PC: Precordillera andina; CC Cordillera de la Costa.

TABLE II: One-way analysis of variance for right side less left side (R-L) for both geographical situations and separate sexes. The values in * indicate high significance values and presence of AF. (PC: foothill preandean zone; CC: coastal mountain range).

Edad de Plantación	MS Error	ANOVA Machos			ANOVA Hembra			
		df	F	p-level	MS Error	df	F	p-level
6-7 años PC	0,001879	15	3,8485	0,020049	0,000753	15	1,1285	0,354417
6-7 años CC	0,000068	15	4,0512	0,004487	0,000045	15	5,6842	0,00545
10 años PC	0,000156	15	7,8575	0,000588 *	0,000243	15	7,2548	0,000951 *
10 años CC	0,000191	15	6,4451	0,001861	0,000073	15	91,992	0,0000003 *
13 años PC	0,005306	15	10,826	0,000068 *	0,013016	15	0,7274	0,544259
13 años CC	0,000318	15	2,3176	0,097151	0,000368	15	5,8139	0,00321
21 años PC	0,00017	15	1,116	0,1453	0,000165	15	1,1714	0,15622
21 años CC	0,000268	15	1,8267	0,165203	0,000079	15	3,875	0,02597

No se encontró correlación entre las variables abundancia relativa, porcentaje de cobertura vegetal nativa y AF en LT (Figura 3 A y B). No hubo correlación entre las variables abundancia relativa y AF en LT para Cordillera de la Costa ($R=0,79$, $F=7,47$, $p=0,11$) y precordillera andina

($R=0,58$, $F= 2,72$, $p=0,24$). No obstante, sí se observó correlación entre AF del LT en ambas situaciones geográficas ($R = 0,83$, $F= 15,89$, $p = 0,057$).

La Tabla III muestra una síntesis de la presencia de AF (LT) en las distintas plantaciones y sitios geográficos para los totales de individuos y por sexo.

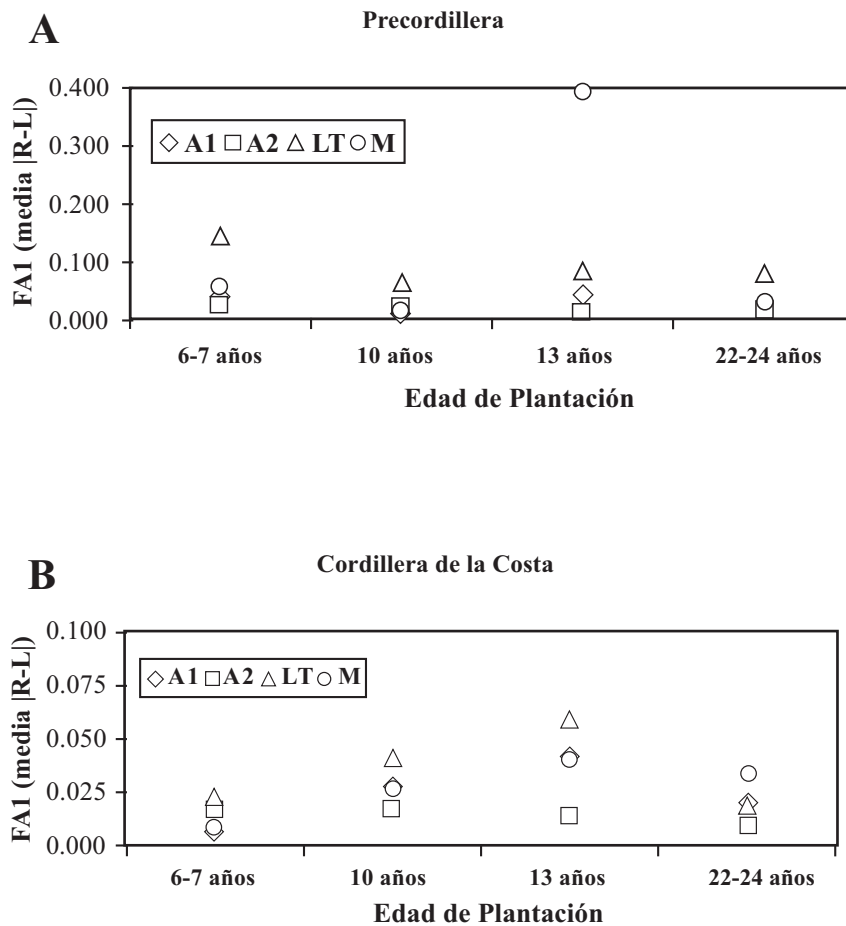


FIGURA 2: Relación entre el índice de asimetría FA1 y edades de las plantaciones de pino en diferentes situaciones geográficas. Se indica el valor de asimetría FA1 para las mediciones A1, A2, LT, M (Figura 1). A: Precordillera andina; B: Cordillera de la Costa.

FIGURE 2: Relationship between the asymmetry index FA1 and ages of pine plantations in different geographical locations. The value of FA1 asymmetry is indicated for measurements A1, A2, LT, and M (Figure 1) A: Foothill preandean zone; B: Coastal mountain range.

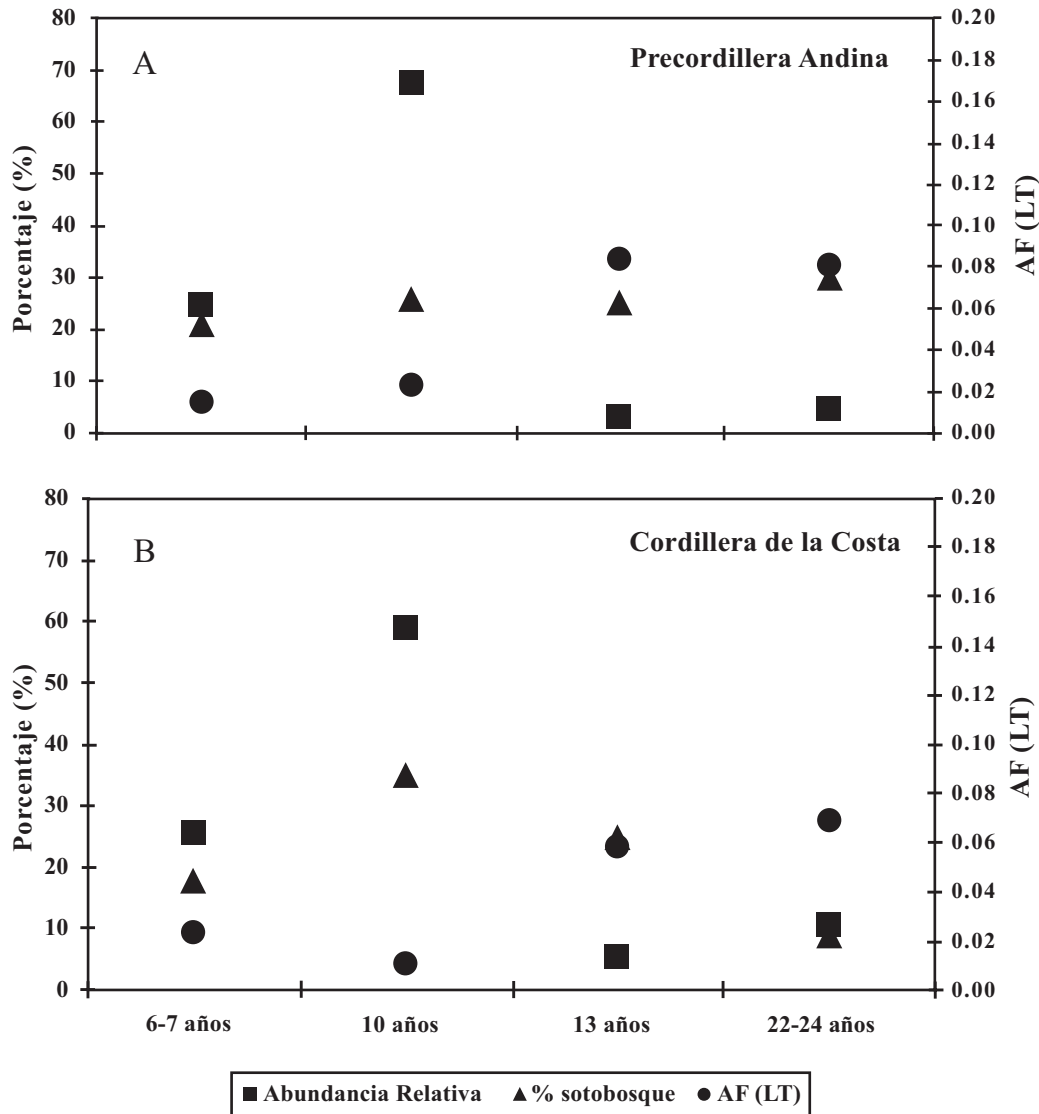


FIGURA 3: Gráficos de correlación entre abundancias relativas de *C. chilensis* (%), cobertura vegetal en sotobosque (%) y asimetría fluctuante (AF) en el largo total (LT) del 3er. segmento antenal en plantaciones de pino de diferentes edades y situaciones geográficas. A: Precordillera andina; B: Cordillera de la Costa.

FIGURE 3: Correlation graphics among the relative abundance of *C. chilensis* (%), understory vegetation cover (%), and fluctuating asymmetry (AF) of the third antennal segment total length (LT) in pine plantations of different ages and geographical locations. A: Foothill preandean zone; B: Coastal mountain range.

TABLA III. Presencia de Asimetría Fluctuante en el largo total del tercer segmento antenal en poblaciones de *C. chilensis*.TABLE III. Presence of Fluctuating Asymmetry in the total length of the third antennal segment in populations of *C. chilensis*.

	Cordillera de la costa			Precordillera andina		
	♀	♂	Total	♀	♂	Total
6-7 años	✓	✓	✓	-	-	-
10 años	✓	✓	✓	✓	✓	✓
13 años	✓	-	-	-	✓	-
22-24 años	-	-	-	-	-	-

✓ = Presencia de Asimetría Fluctuante

- = Ausencia de Asimetría Fluctuante

DISCUSION

La asimetría de rasgos bilaterales es reconocida como una estimación de la incapacidad de los organismos para mantener su desarrollo normal, contra ruidos o perturbaciones de origen ambiental y como un reflejo de la inestabilidad del desarrollo (Palmer & Strobeck 1992, Lens *et al.* 1999) y constituye por tanto un patrón de variación que puede tener orígenes genéticos y ambientales (Leary & Allendorf 1989, Palmer & Strobeck 1992, Parsons 1990, 1992, Clarke 1993, Palmer 1994, Leamy & Klingenberg 2005). En las poblaciones de *C. chilensis* analizadas, los resultados indicaron que las mayores diferencias en los rangos de AF se encontraron en insectos recolectados en plantaciones de 6-7 años y 10 años de edad, donde los valores de kurtosis con pequeños desvios de cero muestran una distribución leptocurtica, lo que indica la presencia de AF.

Las variaciones de AF para el total de los individuos, en ambas situaciones geográficas, no arrojaron grandes diferencias. Sin embargo se observaron variaciones de AF para hembras en plantación de 13 años de la Cordillera de la Costa y machos en plantación de 13 años en la precordillera andina. La literatura indica que estas variaciones pueden tener su origen en el entrecruzamiento intrapoblacional, con mutaciones y/o anomalías cromosómicas (Parsons 1990, Moller & Swaddle 1997); Labrie *et al.* (2003) indican que individuos de *Pterostichus melanarius* presentan variaciones morfológicas asociadas a la densidad poblacional. Briones & Jerez (2007) señalan que en la Cordillera de la Costa y precordillera andina, *C. chilensis*

presentó los mayores valores de abundancia en plantaciones de 6-7 y 10 años. Sin embargo y aunque nuestros resultados indicaron AF (LT) en estas mismas plantaciones, no hubo correlación entre la abundancia y AF.

La AF ha sido empleada frecuentemente como una medida de la adecuación biológica, expresada en términos de supervivencia, éxito reproductivo y circunstancias ambientales (Alibert *et al.* 1994, Graham *et al.* 2000, Simmons *et al.* 1999, Lens *et al.* 1999). Polak (2003) entrega abundantes ejemplos que relacionan el *fitness* con inestabilidad durante el desarrollo embrionario (IDE) (e.g. entendido como resultado de un conjunto de pequeños accidentes estocásticos, que tienden a alterar la precisión del desarrollo dentro de un ambiente determinado). En este sentido, antenas asimétricas afectarían negativamente el éxito de captura de presas y encuentro de pareja, reflejando, probablemente el efecto que tendría el tipo de manejo al que ha sido sometida la plantación, sobre la ontogenia de los individuos. La existencia de AF en machos en Cordillera de la Costa y hembras en la precordillera andina en poblaciones de 13 años se debe a factores que están en proceso de ser determinados. De forma similar sería interesante explorar la presencia de AF en otras estructuras (e.g., élitros; Garnier *et al.* 2006).

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al personal del Laboratorio de Microscopía Electrónica de la Dirección de Investigación de la Universidad de Concepción, al

Dr. E.P. Lessa, a un revisor anónimo y al proyecto 205.113.066-1.0 de la Dirección de Investigación de la Universidad de Concepción por el financiamiento.

BIBLIOGRAFIA

- ALBRECHT, H. 2003. Suitability of arable weeds as indicator organisms to evaluate species conservation effects of management in agricultural ecosystems. *Agriculture Ecosystems and Environment* 98(1-3): 201-211.
- ALIBERT, P., S. RENAUD, B. DOD, F. BONHOMME & J.C. AUFFRAY. 1994. Fluctuating Asymmetry in the *Mus musculus* Hybrid Zone: A Heterotic Effect in Disrupted Co-Adapted Genomes. *Proceedings of the Royal Society B*. 258(1351): 53-59.
- BRIONES, C., & R. GUÍNEZ. 2005. Asimetría bilateral de la forma de las valvas y posición espacial en matrices del chorito *Perumytilus purpuratus* (Lamarck, 1819) (Bivalvia: Mytilidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 78(1): 3-14.
- BRIONES, R. & V. JEREZ. 2004. Coleópteros asociados al follaje y fenología de *Lithrea caustica* (Mol.) (Anacardiaceae) en un fragmento de bosque costero, VIII Región, Chile. *Gayana* 68(1): 43-52.
- BRIONES, R. & V. JEREZ. 2007. Efecto de la edad de la plantación de *Pinus radiata* en la abundancia de *Ceroglossus chilensis* (Coleoptera: Carabidae) en la Región del Biobío, Chile. *Revista Bosque* 28(3): 207-214.
- CLARKE, G.M. 1993. The genetic basis of developmental stability. I. Relationships between stability, heterozygosity and genomic coadaptation. *Genetica* 89(1-3): 15-23.
- COVARRUBIAS, R. 1993. Comparación de fauna de microartrópodos, entre bosque nativo y plantaciones de *Pinus radiata* de reemplazo, en biotopos equivalentes. *Acta Entomológica Chilena* 18(1): 41-51.
- DITCHKOFF, S.S., R.L. LOCHMILLER, R.E. MASTERS, W.R. STARRY & J.R. LESLIE. 2001. Does fluctuating asymmetry of antlers in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) follow patterns predicted for sexually selected traits? *Proceedings of the Royal Society B*. 268(1470): 891-898.
- FLOAT, K.D. & A.S. FOX. 2000. Flies under stress: a test of fluctuating asymmetry as a biomonitor of environmental quality. *Ecological Applications* 10(5): 1541-1550.
- FRÉCHETTE, M. & G. DAIGLE. 2002. Growth, survival and fluctuating asymmetry of Iceland scallops in a test of density-dependent growth in a natural bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 270(1): 73-91.
- FRÉCHETTE, M., GOULLETQUER, P. & DAIGLE, G. 2003. Fluctuating asymmetry and mortality in cultured oysters (*Crassostrea gigas*) in Marennes-Oleron basin. *Aquatic Living Resources* 16(4): 339-346.
- GARNIER, S., N. GIDASZEWSKI, M. CHARLOT, J. RASPLUS, P. ALIBERT. 2006. Hybridization, developmental stability, and functionality of morphological traits in the ground beetle *Carabus solieri* (Coleoptera, Carabidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 89(1): 151-158.
- GRAHAM, J.H., D. FLETCHER, J. TIGUE & M. McDONALD. 2000. Growth and developmental stability of *Drosophila melanogaster* in low frequency magnetic fields. *Bioelectromagnetics*. 21(6): 465-472.
- HOSKEN, D.J., W.U. BLANCKENHORN & P.I. WARD. 2000. Developmental stability in yellow dung flies (*Scathophaga stercoraria*): fluctuating asymmetry, heterozygosity and environmental stress. *Journal of Evolutionary Biology* 13(6): 919-926.
- JIROUX, E. 2006. Le genre *Ceroglossus*. Editorial Magellanes. Collection Systematique. Chile. 14: 175 pp.
- LABRIE, G., PRINCE, C., & BERGERON, J. M. 2003. Abundance and Developmental Stability of *Pterostichus melanarius* (Coleoptera, Carabidae) in Organic and Integrated Pest Management Orchards of Québec, Canada. *Environmental Entomology* 32 (1): 123-132.
- LEAMY, L.J. & C.P. KLINGENBERG. 2005. The genetics and evolution of fluctuating asymmetry. *Annual Reviews of Ecology Evolution and Systematics* 36: 1-21.
- LEARY, R.F. & F.W. ALLENDORF. 1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress. Implications for conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 4(7): 214-217.
- LEUNG, B., M.R. FORBES & D. HOULE. 2000. Fluctuating Asymmetry as a Bioindicator of Stress: Comparing Efficacy of Analyses Involving Multiple Traits. *American Naturalist* 155(1): 101-115.
- LENS, L., S. VAN DONGEN, C. WILDER, T. BROOKS & E. MATTHYSEN. 1999. Fluctuating asymmetry increases with habitat disturbance in seven bird species of fragmented afro-tropical forest. *Proceedings of the Royal Society B*. 266(1425): 1241-1246.
- MOLLER, A.P. 1997. Development stability and fitness: a review. *American Naturalist* 149(1): 916-932.
- MOLLER, A.P. & J.P. SWADDLE. 1997. *Asymmetry, Developmental Stability and Evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- MOLLER, A.P. & C. ZAMORA-MUÑOZ. 1997. Antennal asymmetry and sexual selection in a cerambycid beetle. *Animal Behaviour* 54. 1509-1515.
- PARSONS, P.A. 1990. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 65(2): 131-145.

- PARSONS, P.A. 1992. Fluctuating asymmetry. A biological monitor of environmental and genomic stress. *Heredity* 68: 361-364.
- PALMER, A.R. 1994. Fluctuating asymmetry analyses: a Primer. In Markow T. A. *Developmental instability: its Origins and Evolutionary Implications*. pp. 335-364. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- PALMER, A.R. 1996. Waltzing with asymmetry. *BioScience* 46(7): 518-532.
- PALMER, A.R. & C. STROBECK. 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 17: 391-421.
- PALMER, A.R. & C. STROBECK. 1992. Fluctuating asymmetry as a measure of development stability: implications of non-normal distributions and power of statistical tests. *Acta Zoologica Fennica* 191: 57-72.
- PISCART, C., J.C. MORETEAU & J.N. BEISEL. 2005. Decrease of fluctuating asymmetry during ontogeny in an aquatic holometabolous insect. *Comptes Rendus de Biologie*. 328(10-11): 912-917.
- PITHER, J & P.D. TAYLOR. 2000. Directional and fluctuating asymmetry in the black-winged damselfly *Calopteryx maculata* (Beauvois) (Odonata: Calopterygidae). *Canadian Journal of Zoology* 78(10): 1740-1748.
- POLAK, M. 2003. *Developmental Instability: Causes and Consequences*. Oxford University Press, New York, 459 pp.
- SIMMONS, L., J. TOMKINS, J. KOTIAHO & J. HUNT. 1999. Fluctuating paradigm. *Proceedings of the Royal Society B*. 266(1419): 593-595.
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF. 1981. *Biometry*. Second edition. Freeman, San Francisco, California. 815 pp.
- SONNE C., F.F. RIGET, R. DIETZ, M. KIRKEGAARD, E.W. BORN, R. LETCHER & D.C.G. MUIR. 2005. Trends in fluctuating asymmetry in East Greenland polar bears (*Ursus maritimus*) from 1892 to 2002 in relation to organohalogen pollution. *Science of The Total Environment* 341(1-3): 81-96.
- VAN VALEN, L. 1962. A study of fluctuating asymmetry. *Evolution*. 16: 125-142.

Recibido: 22.05.07

Aceptado: 02.09.08