



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE
SAN NICOLÁS DE HIDALGO**

FACULTAD DE BIOLOGÍA

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Diversidad y estructura de ensamblajes tróficos de insectos inductores de agallas y
parasitoides asociados a *Quercus castanea* a lo largo de un gradiente hídrico en la
Cuenca de Cuitzeo**

TESIS

Que para obtener el título de

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA

NORMA ANGELICA ESPINOZA OLVERA

Doctor en ciencias Biológicas Pablo Cuevas Reyes

Doctora en Ciencias Cecilia Díaz Castelazo

Morelia, Michoacán Marzo 2014



A todo mi comité

Dra. Cecilia Cecilia Díaz Castelazo

Dr. Antonio Gonzales Rodríguez

Dr. Horacio Cano Camacho

Dr. Pablo Cuevas Reyes

Dr. Ken Oyam

Por cada una de sus observaciones, revisiones o sugerencias enfocadas para el desarrollo de esta investigación ya que gracias esto mi tesis fue creciendo y con ello mejorando. Sus aportaciones siempre fueron muy valiosas en mi trabajo. Estoy muy agradecida y contenta particularmente porque ustedes son parte de mi proceso académico, es una fortuna tener investigadores tan importantes como ustedes en mi formación.

Gracias por compartir sus conocimientos conmigo y hacer de este proceso una estancia reconfortante.

A mi asesor

Dr. Pablo Cuevas Reyes

Gracias por creer en mí y por darme la oportunidad de ser parte de tu equipo de trabajo. Gracias por enseñarme a ser más disciplinada, constante, responsable y dedicada. Te agradezco todo el apoyo durante mi formación académica, ya que este momento no hubiese sido posible sin tus consejos y orientación. Además, quiero agradecerte particularmente por brindarme tu amistad durante todos estos años la cual me ha permitido crecer personal y académicamente

A mis amigos

Ricardo, Mari, Rafa, Gris, Susi, Katy, Sofi, Marisol,
Armando, Bety, Magaly, Vene.

Muchas gracias porque juntos hemos pasado cosas increíbles y momentos muy singulares que siempre tendré presente. Hacen que cada viaje, fiesta o salida a campo, sea una gran aventura. Además, estoy muy agradecida con todos ustedes por su amistad. Los Quiero! y los quiero mucho. Deseo enormemente estar a su lado por mucho tiempo.

Riki, gracias por ser tan buen amigo. Mary te agradezco el gran apoyo que me has dado, por escucharme y por motivarme siempre. Eres una gran amiga. Vaker, gracias por hacerme sonreír tanto. Rafa, gracias por brindarme tu amistad en todos estos años y ser tan incondicional. Magaly gracias por todo tu apoyo y estar conmigo en los buenos y malos momentos. Eres una excelente amiga. Gracias por tu amistad y compañía durante toda la carrera.

A mi familia

J.Jesus Espinoza

N. Lidia Olvera

Angeles, Aridahi y Edrick

Muchas gracias a mis papas por la confianza que me dieron de estudiar lejos de casa, por su amor incondicional, por sus enseñanzas y por inspirarme a ser una mejor persona.

Los Amo!

A mis hermanos les quiero agradecer todo cariño. Ustedes son lo más bonito en mi corazón. Los quiero y siempre los tengo presentes. Me hacen muy feliz y me siento muy afortunada de tenerlos a mi lado.

Son mi inspiración...

CONTENIDO

Resumen General	7
Summary	8
Introducción General	9
Hipótesis	25
Objetivos	26
Capítulo I. Patrones de diversidad de insectos inductores de agallas asociados a <i>Quercus castanea</i> a lo largo de un gradiente hídrico: La importancia de la fertilidad del suelo	27
Materiales y Métodos	30
Resultados	32
Discusión	34
Literatura citada	37
Tablas	40
Leyendas de figuras	40
Figuras	42
Capítulo II. Redes tróficas cuantitativas de insectos inductores de agallas asociados a <i>Quercus castanea</i> : La importancia de los ensamblajes tróficos bajo un gradiente de humedad	46
Materiales y métodos	49
Resultados	51
Discusión	52
Literatura citada	57
Tablas	60

Leyendas de figuras	60
Figuras	61
vii. Discusión general	66
viii. Conclusiones Generales	68
ix. Apéndices o Anexos	69
x. Literatura complementaria	84

RESUMEN GENERAL

Las comunidades naturales están estructuradas por diversos organismos, los cuales forman complejas interacciones bióticas (e.g. mutualistas o antagonistas). La herbivoría es una interacción biótica antagonista donde particularmente, los insectos son reconocidos por el consumo de las comunidades naturales ya que es un factor que determina la estructura y composición de las follaje de una gran diversidad de especies de plantas. La herbivoría es importante en comunidades especies de plantas vegetales que involucra diferentes procesos ecológicos. La herbivoría a su vez, puede ser afectada por factores bióticos (e.g. calidad nutricional y defensa vegetal) y por factores abióticos (e.g. fertilidad del suelo y disponibilidad de humedad) en diferentes escalas espacio-temporales. En este estudio, se evaluó el efecto de la humedad (i.e. precipitación) y de la fertilidad del suelo sobre la estructura y composición de los insectos inductores de agallas asociados a *Quercus castanea*. Cuatro sitios de estudio que presentan un gradiente abiótico de precipitación y fertilidad del suelo en los que se encuentran presentes poblaciones de *Q. castanea*, fueron ubicados y seleccionados dentro de la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán, México. Mediante el uso de análisis de redes tróficas cuantitativas se evaluaron las interacciones tróficas de los insectos inductores de agallas con sus enemigos naturales (i.e. parasitoides) y con *Q. castanea* a lo largo del gradiente. Se encontró una relación positiva entre la precipitación media anual encontrada en cada sitio de estudio y la abundancia de agallas. Además, se encontró que la abundancia de agallas en los diferentes órganos (i.e. ramas vs. hojas) fue diferencial a lo largo del gradiente hídrico y de fertilidad, siendo las agallas de hojas las más abundantes para todos los sitios. No se encontraron diferencias significativas en la riqueza de agallas entre los sitios de estudio indicando que la precipitación y la fertilidad del suelo no afectan la riqueza de este gremio de insectos. Finalmente, las redes tróficas de insectos inductores de agallas-*Q. castanea* fueron diferentes acorde al gradiente de humedad donde existen cambios en la composición de especies, estructura y resiliencia de la red, mostrando que sitios de menor humedad presentan redes especialistas.

Palabras clave: Insectos inductores de agallas, *Q. castanea*, Insectos parasitoides.

SUMMARY

Natural communities are structured by many organisms, which form complex biotic interactions (e. g. mutualists or antagonists interactions). Herbivory is a biotic antagonist interaction, particularly where the insects are recognized by consuming foliage of a wide variety of plant species. Herbivory is important in natural communities because it's a factor that determines the structure and species composition of plants involving different ecological processes. Herbivory, in turn, can be affected by biotic (e. g. nutritional quality and plant defense) and abiotic factors (e. g. soil fertility and moisture availability) at different spatial and temporal scales. In this study, the effect of humidity (i. e. precipitation) and soil fertility on the structure and composition of gall-inducing insects associated with *Quercus castanea* was evaluated. We evaluated four study sites having an abiotic gradient of precipitation and soil fertility in which *Q. castanea* populations are present, this populations were located and selected in Cuitzeo Basin, Michoacán, Mexico. Using analysis of quantitative food webs, we evaluated trophic interactions of gall-inducing insects with their natural enemies (i. e. parasitoids) and with *Q. castanea* along the gradient. A positive relationship between annual rainfall and galls abundance was found at each study site. Furthermore, we found that abundance of galls in different organs (i. e. branches vs. leaves) was spread along the water gradient and fertility, being the leaves galls the most abundant in all sites. No significant differences were found in wealth of galls between study sites, indicating that rainfall and soil fertility does not affect the wealth of this guild of insects. Finally, trophic web of gall-inducing insects *Q. castanea* were different according to the moisture gradient which changes in species composition, structure and resilience of the network exist, showing less moist.

Keywords: Gall-inducing insects, *Q. castanea*, Insect parasitoids.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las comunidades biológicas están constituidas por un conjunto de diversas especies que habitan en una localidad particular, donde ocurren complejas interacciones bióticas (Rozzi, 2006). Estas comunidades biológicas están organizadas en niveles tróficos donde las especies interactúan entre sí formando una compleja red (Waser y Ollerton, 2006) de interacciones reflejando diferentes estrategias adaptativas que maximizan su supervivencia. La herbivoría representa una de estas interacciones más frecuentes en las comunidades naturales y afecta tanto el desempeño de las plantas como su distribución y abundancia (Marquis, 1984; Crawley, 1997; Weis y Berenbaum, 1989; Cuevas-Reyes et al., 2008).

HERBIVORÍA

Una de las interacciones bióticas más frecuentes en la naturaleza es la herbivoría, la cual regula y estructura diversas comunidades naturales (Weis y Berenbaum, 1989; Cuevas-Reyes et al., 2008). La herbivoría es una de las interacciones antagónicas planta-insecto más importantes debido a que tiene un papel importante en la dinámica de la mayoría de los ecosistemas (Weis y Berenbaum, 1989; Cuevas-Reyes et al., 2008). Además, es relevante por las consecuencias demográficas, fisiológicas, genéticas y ecológicas que conlleva (Coley y Barone, 1996), ya que esta interacción antagónica pueden influir en la evolución y dinámica poblacional, la abundancia, distribución y viabilidad de las poblaciones vegetales (García y Johan, 2009).

El consumo de cualquier tejido vegetal (i.e. hojas, flores, raíces, etc.) se define como herbivoría (Crawley, 1997); y los insectos son reconocidos puntualmente por este consumo de follaje en un gran variedad de comunidades vegetales, incluyendo bosques templados y tropicales (Crawley, 1983; Dirzo, 1987; Coley y Barone, 1996). Se estima que aproximadamente el 10% de la productividad primaria terrestre se mueve a través de los herbívoros (Coley et al., 1985).

La función de los herbívoros es esencial para el ecosistema, pues sin ellos los niveles tróficos superiores no existirían (Coley y Barone, 1996). Los herbívoros representan el grupo de organismos más diverso y que ocasiona el mayor daño en plantas (Coley y Barone, 1996). Este grupo comprende la mayor porción de la biodiversidad y representa

aproximadamente entre el 57% de los 1.75 millones de especies descritas (Price, 2002). Estudios filogenéticos de los linajes de insectos confirman que los grupos de insectos herbívoros son significativamente más diversos que los grupos de insectos no herbívoros (Mitter et al., 1991); asimismo, el 26% de las especies de insectos corresponde a gremios de insectos herbívoros (Strong, 1984).

Estudiar los ensamblajes de insectos es muy importante en las comunidades biológicas ya que los herbívoros tienen un gran impacto sobre la productividad, descomposición, ciclaje de nutrientes y otros procesos importantes a nivel ecosistémico (Southwood, 1972; Kremen et al., 1993; Samways, 1994). La presencia de herbívoros y el daño que genera su forma de alimentación juega un papel crucial en el desempeño de las plantas, ya que puede afectar directamente la ganancia de carbono de estas mediante la remoción del tejido fotosintético e indirectamente, a través de la inducción de compuestos defensivos o interrumpiendo el movimiento de agua y nutrientes (Zangerl et al., 2002) además, ejerce fuertes presiones selectivas sobre sus plantas hospederas (Hartley, 2000; Schardl, 1999) aumentando la mortalidad y eliminando biomasa que de otra forma podría asignarse al crecimiento o a su reproducción (Coley et al., 1985). Como resultado de esta gran influencia selectiva han ocurrido la evolución de defensas, mecánicas, fenológicas y químicas en las plantas hospederas (Coley y Barone, 1996).

La defensa química puede ser un factor selectivo directo que reduce la amplitud de hospederos de diferentes gremios de insectos herbívoros. A la defensa química, se le considera el mayor determinante en la elección de hospederos (Fraenkel, 1981), debido a que estos compuestos actúan como defensa o mecanismo “disuasivo” en respuesta al daño por herbívoros reduciendo su tasa de crecimiento, incrementando su mortalidad (Hadwich y Baldwin, 2000) y/o atrayendo a sus enemigos naturales mediante la producción de compuestos volátiles (Coley y Barone, 1996). Por esto, la amplitud de dietas por parte de los insectos herbívoros esta potencialmente influenciada por el contenido de compuestos secundarios (e.g. terpenos, taninos, fenoles, aceites, etc.) (Van Der Meijden et al., 1984; Rossiter et al., 1988) de sus plantas hospederas. Sin embargo, algunos herbívoros han evolucionado mecanismos para disminuir los efectos nocivos de dichos metabolitos (Ehlich y Raven, 1964), adquiriendo caracteres adaptativos “contradefensas” que les han permitido consumir a estas plantas (Berembaum, 2001)

Herbívoros especialistas como los insectos inductores de agallas exhiben tal grado de adaptación a estos compuestos que son capaces de secuestrar estas toxinas en los tejidos de las agallas, lo cual les provee cierto grado de protección contra sus enemigos naturales (Tullberg y Hunter 1996; Wink et al., 2000; Muller et al., 2001).

INSECTOS INDUCTORES DE AGALLAS

La herbivoría por insectos inductores de agallas es particularmente importante ya pertenecen al gremio de insectos más especializados por la interacción químico-ecológica que presentan con sus plantas hospederas (Hartley y Lawton, 1992). La inducción de agallas para la planta hospedera, representa una interacción antagonista que implica costos fisiológicos en la elaboración de recursos para defensa química, además reduce la producción de flores, inflorescencias y semillas afectando negativamente en el desarrollo y éxito reproductivo de la planta (Hartley y Abramson, 1979; Ananthakishan, 1984; Sacchi et al., 1988; Fay et al., 1996; Parra-Tabla y Bullock, 1998), produciendo cambios metabólicos desviando los recursos que las plantas tienen asignados al crecimiento hacia la formación de agallas (Fay et al., 1993; 1996). Por el contrario, para los insectos, las agallas parecen ser adaptaciones que han permitido a diferentes taxa de insectos alimentarse sobre tejidos de alta calidad nutricional proporcionando un microhábitat favorable para obtener un desarrollo y reproducción óptimos, además, protegen a estos insectos de cambios climáticos, enemigos naturales (e.g. folívoros, hongos y parasitoides) y estrés ambiental (Hartley y Lawton, 1992; Hartley, 1998; Pascual-Alvarado et al., 2008). Por ello, las agallas han sido modelo de estudio debido a que presentan un micro hábitat discreto con comunidades de insectos relativamente cerradas y especializadas (Stone y Schonrogge, 2003).

Las agallas surgen como resultado de una asociación inter-específica entre una planta y un insecto (Rohfritsch, 1992) y se definen como un crecimiento anormal de tejidos u órganos de la planta, causado por la presencia del huevo de un insecto o por las actividades de alimentación de las larvas (Shorthouse y Rohfritsch, 1992, Foss y Rieske, 2004, Allison y Shultz, 2005, Price 2005). El proceso de inducción de una agalla es considerada la más compleja asociación entre insecto y la planta en el mundo natural (Shorthouse et al., 2005). Algunos estudios han evaluado el mecanismo de la manipulación

y alteración del desarrollo de las plantas implicadas durante el desarrollo de la inducción de la agalla (Ananthakrishnan, 1984; Dreger-Jauffret y Shorthouse, 1992; Larson y Whitham, 1991). Está documentado que la inducción de la agalla, puede iniciar en el momento de la oviposición, debido a que el insecto inyecta el material estimulante junto con el huevo, éste es depositado sobre o en el interior de los tejidos de la planta, o durante la alimentación las larvas ya que secretan en su saliva una sustancia análoga a las auxinas (i.e. fito-hormonas de crecimiento). La inducción de la agalla incluye, sin excepción, fenómenos de hipertrofia (i.e. crecimiento anormal de células) e hiperplaxia (i.e. multiplicación anormal de células) (Shorthouse y Rohfritsch, 1992; Nieves, 1998). Como resultado de esta oviposición y alimentación se lleva a cabo una reacción química de la planta alterando los patrones de crecimiento y desarrollo de células, tejidos u órganos, desviando los recursos asignados al crecimiento vegetal para la formación de la agalla (Ananthakrishnan, 1984; Cuevas-Reyes, 1998). La inducción de agallas, se presenta principalmente en hojas, tallos, raíces, yemas o partes de la flor (Bronner, 1992).

Desde el punto de vista evolutivo, las agallas pueden ser vistas como adaptaciones que permitieron a algunos taxa de insectos alimentarse de tejidos de alta calidad, y protegerse de los enemigos naturales y de los factores abióticos (Price *et al.*, 1986; Fernandes *et al.*, 1994), por lo que se ha propuesto que de la inducción de la agalla derivan algunas ventajas para este gremio de insectos herbívoros y por ello se les asignó a las agallas un significado adaptativo (Stone, 2003). Diversas hipótesis propuestas explican y apoyan estas ventajas adaptativas de inducir la formación de agallas.

- *Hipótesis nutricional*, propone una ventaja para los insectos inductores de agallas, ya que el tejido vegetal agallado representa una fuente de alimento de mayor calidad que el tejido de la planta sin agallas (Price *et al.*, 1986, 1987) y baja concentración de compuestos defensivos en las hojas que no contienen agallas (Hartley, 1988), lo que les proporciona una ventaja sobre otros insectos herbívoros. Hay evidencia que apoya esta hipótesis nutricional para algunas especies de plantas (Bronner, 1977; Shorthouse, 1986; Abrahamson y Weis, 1986; Hartley y Lawton, 1992). Por ejemplo, los taninos en las agallas pueden reducir la mortalidad de los insectos debido a una infección por hongos de las agallas (Taper *et al.*,

1986), o proteger contra los insectos parasitoides de los agalleros o contra folívoros generalistas (Cornell, 1983; Taper y Case, 1987; Schultz, 1992).

- *Hipótesis de los enemigos naturales*, establece que la estructura de la agalla reduce la mortalidad de insectos inductores de agallas causada por enemigos naturales (e. g. folívoros, hongos y parasitoides). Waring y Price (1989) reportaron que las especies con agallas de paredes gruesas excluirán a parasitoides con oviposidores más cortos y por lo tanto deben tener niveles más bajos de parasitismo. Particularmente, en insectos cinípidos inductores de agallas asociados al género *Quercus* se argumenta que evitan el ataque al inducir agallas de diferente complejidad estructural en diferentes lugares (Stone y Cook, 1998; Stone y Schönrogge, 2003; Stone et al., 2002). La dureza de la agalla y el diámetro biliar en cinípidos impide el ataque por ciertas especies de parasitoides (Washburn y Cornell, 1979).
- *Hipótesis del microambiente*, indica que dentro de la agalla hay un microambiente óptimo que favorece al insecto, ya que lo protege contra cambios ambientales desfavorables como la pérdida de agua y nutrientes, es decir este microclima, propicia efectos benéficos de un ambiente controlado (Fernandes, 1982).

Estas diferentes hipótesis han sido probadas para determinar los patrones de diversidad de insectos inductores de agallas en distintas escalas espacio-temporales dónde tanto factores bióticos y abióticos han sido evaluados como fuentes explicativos de esta variación.

Hipótesis de la *Riqueza de especies de plantas*. Esta hipótesis sugiere que la diversidad florística de los hábitats puede ser la responsable de las diferencias en los patrones locales de la riqueza de especies de insectos inductores de agallas ya que más especies de plantas representan más sitios para ser colonizados por estos insectos (Southwood, 1960, 1961, Murdoch et al., 1972; Southwood et al., 1979; Sanderson, 1992; Cuevas-Reyes et al. 2004a). Diversos estudios han determinado que la riqueza de especies de insectos inductores de agallas aumenta a medida que más especies de plantas hospederas están disponibles (Fernandes y Price 1988; Wright y Samways, 1998; Goncalves-Alvim y Fernandes, 2001; Cuevas-Reyes et al., 2004). Se ha reportado una relación positiva entre la

riqueza de especies de insectos agalleros y la riqueza de especies de plantas en algunos estudios sobre la vegetación de la sabana (Lara 1994, Wright y Samways 1996, 1998).

Arquitectura de la planta. Esta hipótesis predice que formas de crecimiento de las plantas más complejas (i. e. árboles más complejos que arbustos y hierbas), están asociadas con una mayor incidencia de herbívoros (e. g. una combinación de formas de vida, altura, número de brotes, ramas y hojas) (Lawton, 1983; Fernandes y Price, 1988; Goncalves-Alvim y Fernandes, 2001). Cuevas- Reyes et al., (2004a) ha reportado una mayor diversidad de agallas en hospederos asociados a formas de vida arbórea. Igualmente, Goncalves-Alvim y Fernandes (2001) mostraron que la riqueza de insectos inductores de agallas es mayor en los árboles y arbustos.

Edad de la planta. Esta hipótesis sugiere que la frecuencia de las especies de insectos inductores de agallas en una especie en particular de planta huésped está relacionada con su estadio ontogénico. Algunos estudios han demostrado que la frecuencia de los insectos agalleros puede estar relacionado con la edad de sus plantas hospederas (Price et al., 1987a, 1987b; Craig et al., 1989; Price, 1989; Cuevas-Reyes et al. 2004a). Plantas jóvenes son más susceptibles al ataque por insectos inductores de agallas que plantas maduras ya que pueden secuestrar defensas secundarias como un mecanismo de defensa para enemigos naturales (Cornell, 1983; Langenheim y Stubblebine, 1983; Waring y Price, 1990, Cuevas-Reyes et al., 2004a), predice que plantas jóvenes de menor tamaño tienen mayores niveles de defensa química.

Fertilidad del suelo. Esta hipótesis predice mayor riqueza de insectos agalleros en ambientes con baja disponibilidad de nutrientes del suelo (Fernandes y Price, 1991; Cuevas-Reyes et al. 2004b). Estos autores argumentaron que la fertilidad del suelo es un factor importante que afecta la riqueza de especies de insectos inductores de agallas en relación con gradientes. Alvim y Fernandes (2001) indica que los bajos contenidos de fósforo se asocian con un mayor número de especies de insectos inductores de agallas.

Densidad del hospedero. Esta hipótesis indica que la riqueza de especies de insectos agalleros puede estar influenciada por la densidad de la planta huésped (Strong et al., 1984; Cuevas-Reyes et al. 2004) es decir, mayor número de plantas por unidad de superficie y con ello podría aumentar la riqueza de especies de insectos inductores de agallas (Feeny 1976; Lawton 1983).

El hábito de inducir agallas ha evolucionado muchas veces independientemente en varios organismos (Meyer, 1987) y en insectos la inducción de agallas ha evolucionado en al menos siete ordenes diferentes (Meyer, 1987; Dreger-Jauffret y Shorthouse, 1992). Estos son Homoptera, Diptera e Hymenoptera que son los más comunes y diversos y en una menor proporción se encuentran los órdenes Thysanoptera, Hemiptera, Lepidoptera y Coleoptera. En total se han reportado más de 13,000 especies de inductores de agallas (Nieves Aldrey, 1998; Stone y Schönrogge, 2002; Shorthouse et al., 2005). Particularmente las agallas de avispas de la familia Cynipidae (Hymenoptera) constituyen uno de los grupos más grandes de insectos inductores de agallas (Cornell, 1983 Price, 1987; Stone, 2002). Esta familia está conformada por seis tribus de avispas de agallas (i.e. Synergini, Aylacini, Diplolepidini, Eschatocerini, Pediastidini y Cynipini).

Los cinípidos de la tribu Cynipini se asocian a encinos y es la tribu más grande (Ronquist, 1999) con 974 especies agrupadas en 44 géneros (principalmente en el hemisferio norte) (Ronquist, 1999) y son el grupo más complejo y rico en especies de organismos que induce agallas. Las agallas de cinípidos mas conocidas son las que se encuentran en los encinos y rosas (Figura 1) pero también hay un número significativo de agallas de cinípidos en hierbas (Asteraceae, Lamiaceae, Rosaceae, Papaveraceae) (Ronquist y Liljeblad, 2001). Las avispas agalleras de encinos inducen las estructuras más complejas y diversas de agallas conocidas de cualquier grupo que inducen agallas (Dreger-Jauffret y Shorthouse 1992; Rohfritsh 1992).

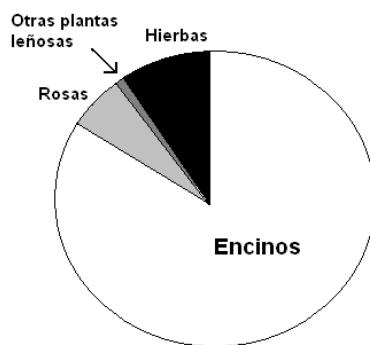


Figura1. Proporción de especies de avispa agalleras que atacar diferentes tipos de plantas (Ronquist y Liljeblad, 2001).

Los encinos soportan diversos ensamblaje de insectos agalleros (Dreger-Jauffret y Shorthouse, 1992) y las avispas de la familia Cynipidae son los insectos más frecuentes (Kinsey, 1920; Bronner, 1983). Las agallas en encinos han sido estudiadas, y el grupo ha sido revisado recientemente (Stone y Cook, 1998; Stone y Schönrogge, 2003). Existen cerca de 1000 especies de avispas inductoras de agallas asociadas a 41 géneros de encinos de todo el mundo (principalmente en el hemisferio norte) (Ronquist, 1999). Sin embargo, la información en México es escasa, a pesar de ser el centro de diversificación del género *Quercus* (Rzedowski, 1983; Nixon, 1998), y poseer 115 especies endémicas (González-Rivera, 1993). Alrededor del 80% de todas las agallas cinípidos se desarrollan sobre especies de encinos (*Quercus*) y especies de Rosas (*Rose*) (Harper et al., 2004, Allison y Shultz, 2005). Cada especie de cinípido induce una agalla con morfología particular, y muchas de las agallas muestran una gran complejidad (Stone y Cook, 1998). Es decir, la morfología de la agalla es característica del insecto inductor de agallas, más que de la planta hospedera (Ambrus, 1974; Rohfritsch, 1992). Los rasgos de la agalla están bajo el control de la avispa inductora, por lo tanto representan los fenotipos extendidos de los genes de insectos inductores de la agallas (Stone y Schönrogge, 2003). Aunque la apariencia externa de las agallas varía ampliamente, la organización interior de los tejidos para la mayoría de las especies es similar (Rohfritsch, 1992).

El desarrollo de agallas (ontogenia) se puede dividir en tres fases: iniciación, crecimiento y maduración (Rohfritsch, 1992). La iniciación comienza con la oviposición de huevos sobre o dentro de un órgano específico de la planta hospedera (Mani, 1964; Shorthouse, 1975). Durante la iniciación, la larva recién eclosionada ejerce el control sobre el desarrollo de las células de la planta en sus proximidades, dando como resulta cambios en la actividad fisiológica de estas células afectadas en la planta y en sus patrones de crecimiento. La fase de crecimiento de la agalla implica un aumento celular del tejido de la planta que rodea la larva (Shorthouse, 1975). Durante esta etapa, las células que recubren la cámara de larvas se diferencian en células nutritivas, que son importantes tanto en la alimentación de la larva como en el desarrollo morfogenético de la agalla (Rohfritsch,

1992). La fase de maduración marca el final del crecimiento de la agalla y corresponde a la etapa de alimentación activa de la larva (Lalonde y Shorthouse, 1984).

ENEMIGOS NATURALES DE INSECTOS INDUCTORES DE AGALLAS

La comunidad conformada por los insectos que inducen agallas, las plantas hospederas y sus enemigos naturales conforman una compleja interacción multitrófica, siendo principalmente la depredación y la competencia las causas principales de la mortalidad de estos insectos inductores de agallas (Floate y Whithan, 1995). Las especies de insectos inductores de agallas presentan una rica fauna de enemigos naturales, incluyendo depredadores, inquilinos y parasitoides, siendo muchos de estos específicos en sus agallas hospederas (Price, 2005)

INSECTOS PARASITOIDES

Las avispas parasitoides son uno de los grupos más importante de enemigos naturales de herbívoros y, particularmente, de insectos inductores de agallas (Washburn, 1981). Un aspecto importante de la ecología de este gremio es el papel que desempeñan los niveles tróficos superiores e inferiores debido a que la mayor parte de la mortalidad de insectos inductores de agallas se debe a la presencia de insectos parasitoides (i.e. “efectos top-down”) y a la defensa química de las plantas hospederas (i.e. “efectos bottom-up”) (Carroll, 1988).

Las avispas parasitoides tienen una biología compleja, con elaboradas interacciones con otros organismos lo que los hace objeto fascinante para los estudios ecológicos (Godfray, 1994). Los insectos parasitoides dependen completamente de otros artrópodos como la fuente principal de alimento para su progenie, los artrópodos pueden ser atacados por parasitoides en diferentes etapas de su ciclo de vida (i.e. huevos, larvas, pupas y adultos) (Turlings, 2006). Las avispas parasitoides depositan sus huevos sobre o dentro de otros organismos (insectos) y la larva que eclosiona de estos huevos consumirá parte de los hospederos y finalmente los matará. Sin embargo, los parasitoides no matan a su víctima inmediatamente, es un proceso lento de modo que estos pueden seguir alimentándose y creciendo por periodos considerables de tiempo. La elección de un hospedero por la hembra

parasitoide puede estar determinada por el uso de varias modalidades sensoriales que generalmente usan en combinación (Wächers y Lewis, 1994); la quimiorrecepción (olfato y gusto) parece ser responsable de la elección de hospedero en los himenópteros parasitoides (Turlings et al., 2003b). El hospedero representa un contenedor del cual el insecto parasitoide puede satisfacer todas sus necesidades nutricionales (Vinson, 1975). Dado que las características de la planta (i.e. defensa química, calidad nutricional) pueden influir en los parasitoides, crecimiento y desarrollo de los insectos herbívoros, por ello, se propuso la hipótesis “crecimiento lento-alta mortalidad” (Clancy y Price, 1987). Esta hipótesis propone que las características de la planta hospedera, tales como la calidad nutricional y morfología pueden hacer más lento el desarrollo de los insectos herbívoros y consecuentemente, incrementar el riesgo de que estos mueran debido al ataque de sus parasitoides. En la mayoría de los casos, un parasitoide puede atacar a su hospedero únicamente si este se encuentra en ciertas etapas de su desarrollo, las etapas vulnerables hacen del hospedero a estar más tiempo expuesto al peligro de ser parasitado.

Diversos estudios han examinado los efectos de los compuestos secundarios sobre la sobrevivencia, desarrollo, tamaño, longevidad, fecundidad y proporción de sexos de los parasitoides (Vinson y Iwantsch, 1980). Uno de los efectos de las sustancias químicas vegetales se manifiesta sobre el tamaño de los parasitoides recién emergidos, el tamaño se correlaciona con la adecuación de los parasitoides, ya que puede estar afectando el éxito reproductivo del individuo particularmente en su fecundidad, longevidad y en su eficiencia en la búsqueda de hospedero (Charnov et al., 1981).

Los parasitoides son uno de los mayores componentes de los ecosistemas terrestres y constituyen más del 20% del total de las especies de insectos (La Salle y Gauld, 1991; Godfray, 1994). Los himenópteros parasitoides representan el grupo más numeroso de parasitoides con más de 50 000 especies conocidas, no obstante se estima que al menos 1 000 000 de éstas especies aún no ha sido descritas (Goldfray, 1994). A pesar de su abundancia, se sabe relativamente poco sobre la estructura de insectos parasitoides en las comunidades naturales (Memmont, 1994) Esta gran diversidad de parasitoides representa a su vez una gran diversidad de ciclos de vida, algunas especies son altamente especialistas atacando solamente a una o pocas especies de hospederos, mientras que otras son más

generalistas ya que pueden desarrollarse en muchas especies de hospederos (Turlings, 2006). Los procesos ecológicos, particularmente efectos indirectos negativos mediados por los enemigos naturales pueden ser importantes en la estructuración de comunidades de insectos fitófagos, se cree que los enemigos naturales especializados tienen probablemente un efecto más significativo (Van Venn, 2006). Price et al., (1980) argumentó que las relaciones entre plantas e insectos herbívoros no pueden ser entendidas sin incorporar a los enemigos naturales.

REDES TRÓFICAS

Las redes tróficas, es decir, quién se come a quién, es uno de los conceptos centrales de la organización ecológica (Elton, 1927; Lindeman, 1942). Los modelos de redes de interacciones tróficas constituyen un marco adecuado para estudiar la estructura de las comunidades, en donde los ecólogos concentran su atención en las conexiones tróficas entre las especies y el flujo de energía, para así entender como es el ordenamiento de los organismos dentro de los sistemas ecológicos (Lawler y Morin, 1993). Una descripción más clara de las comunidades biológicas y su organización es provista por la red trófica (Rozzi, 2006).

Jordano (2009), define a una red de interacciones planta-animal como el conjunto de dos tipos de elementos: nodos o vértices que representan a las especies, y los enlaces sobre ellos. Cada nodo es conectado por estos enlaces y estos pueden tener información acerca de la dirección de transferencia de nodos. Los grupos de nodos más conectados entre sí que con el resto de los nodos se denominan cliques o subredes. (Figura 2).

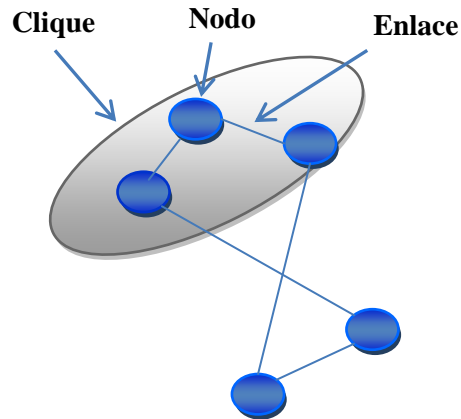


Figura 2. Representación gráfica de una red trófica dónde los nodos representan los elementos de la red conectados por enlaces que pueden o no contener información acerca de la dirección de transferencia entre nodos (e. g. transferencia de energía) (Jordano et al., 2009).

Las interacciones inter-específicas en una comunidad pueden ser representadas gráficamente como una red (Figura 3). Estas representaciones gráficas de las redes son muy importantes ya que ayudan a visualizar la red completa de interacciones, proveen herramientas en la búsqueda de patrones que permiten comprender la complejidad de interacciones en las comunidades naturales (Jordano et al, 2009).

Existen diferentes tipos de redes de interacciones: i) unipartitas o uni-modales aquí, los enlaces se pueden establecer entre cualquiera de los nodos de la red, ii) redes bipartitas o bi-modales aquí las conexiones se dan entre nodos de dos grupos distintos, de tal modo que no existen conexiones entre nodos del mismo grupo (Borgatti y Everett, 1997; Newman et al., 2006) (Fig. 2), iii) redes cualitativas poseen información únicamente de presencia o ausencia de enlaces, iiiii) redes cuantitativas o ponderadas, además de incluir información de presencia o ausencia de enlaces (redes cualitativas) (Figura 3), poseen información cuantitativa sobre la intensidad de los enlaces (Newman, 2004), es decir, las redes tróficas cuantitativas ofrecen una clara descripción de la estructura de la comunidad incluyendo datos de todos los vínculos entre los niveles tróficos y las dependencias recíprocas entre sus asociaciones expresadas en términos de densidad, abundancia y riqueza de especies (Memmot et al., 1994) (Figura 3).

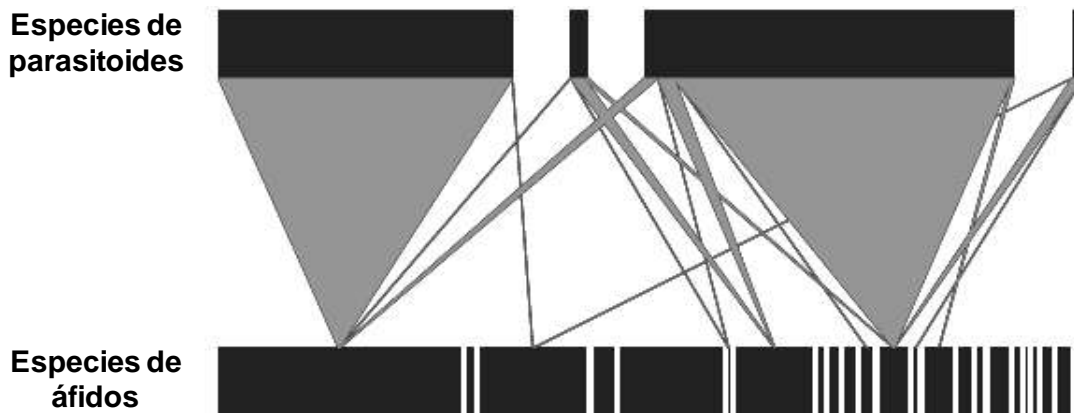


Figura 3. Representación gráfica de las matrices de interacción mediante una red trófica cuantitativa (van Venn, 2008). Cada barra representa cada nodo (especies de áfidos y parasitoides). El grosor de cada una de las barras representa la abundancia relativa de las especies respectivamente, el número de interacciones o el grado (K) entre los nodos esta representado por cada uno de los enlaces entre ellos y el grosor de los enlaces (link) entre las especies representa la densidad relativa de cada una de las especies entre los diferentes niveles tróficos.

Existen diferentes tipos de redes de interacciones: i) unipartitas o uni-modales aquí, los enlaces se pueden establecer entre cualquiera de los nodos de la red, ii) redes bipartitas o bi-modales aquí las conexiones se dan entre nodos de dos grupos distintos, de tal modo que no existen conexiones entre nodos del mismo grupo (Borgatti y Everett, 1997; Newman et al., 2006) (Fig. 2), iii) redes cualitativas poseen información únicamente de presencia o ausencia de enlaces, iiiii) redes cuantitativas o ponderadas, además de incluir información de presencia o ausencia de enlaces (redes cualitativas) (Figura 4), poseen información cuantitativa sobre la intensidad de los enlaces (Newman, 2004), es decir, las redes tróficas cuantitativas ofrecen una clara descripción de la estructura de la comunidad incluyendo datos de todos los vínculos entre los niveles tróficos y las dependencias recíprocas entre sus asociaciones expresadas en términos de densidad, abundancia y riqueza de especies (Memmot et al., 1994) (Figura 3).

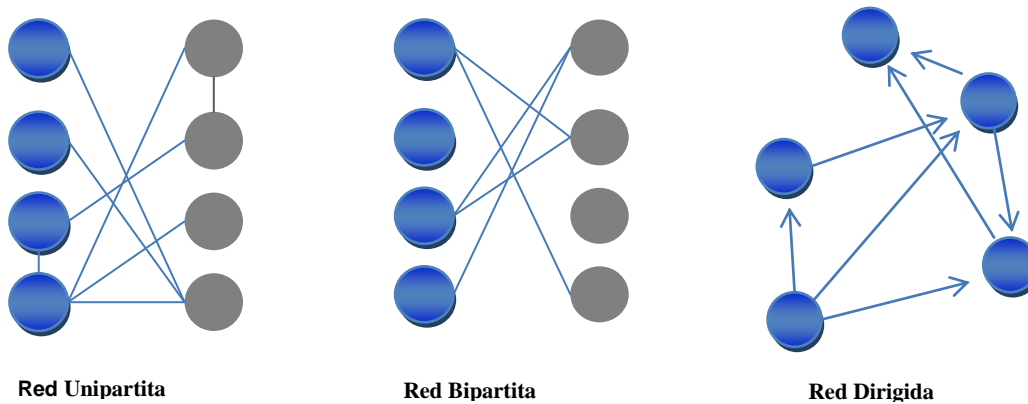


Figura 4. Tipos de redes. La red unipartita tiene conexiones entre los diferentes grupos de nodos. Las redes bipartitas únicamente presentan conexión entre los dos conjuntos diferentes. Las red dirigida contienen información del flujo y dirección de la interacción (Jordano, 2009).

Las redes de interacción planta-animal son redes bipartitas o bimodales que consisten en dos conjuntos distintos de nodos (plantas y animales), estas redes bipartitas muestran las conexiones entre nodos de grupos distintos (Borgatti y Everett, 1997; Newman et al., 2006). La mayoría de las redes tróficas ilustradas en interacciones bióticas se han encaminado en la construcción de redes cuantitativas o ponderadas (Memmonttet et al., 1994; vanVeenet et al., 2006; Novotny et al., 2010; Panigua, 2009; Godray et al., 1999; Tack, 2011; Wilson et al., 1996; Hirao, 2008; Murakami, 2008) en comparación con redes cualitativas.

Existen una variedad de índices (i.e. parámetros o medidas cuantitativas) dentro de las redes tróficas que son utilizados para examinar la topología de la red y aspectos dinámicos de la red. Se denomina como topología de la red a la forma en la que se distribuyen los enlaces entre las especies; la distribución del grado (K) es un índice que indica la forma en que se distribuyen los enlaces entre las especies o el número de interacciones por especie (Bascompte y Jordano, 2006). Por ejemplo, las especies dentro de la red trófica pueden tener pocas o muchas interacciones (k) mostrando un número de enlaces por especie, resultado que se muestra en la estructura de los enlaces entre las especies en proporción y forma. La topología de la red es muy importante, muchos estudios de redes complejas han mostrado que la distribución de los enlaces muestran pautas

invariantes de conectividad, y porque estas propiedades guardan relación con aspectos de su dinámica, como cuan sensibles son a la pérdida de nodos o como se enlazan los nuevos nodos que entrar a formar parte de la nueva red (Jordano y Vázquez, 2006).

La conectancia es otro índice que mide la proporción de posibles enlaces dentro de la red, esto es la suma de los enlaces encontrados en la red dividido por el número total de celdas de la matriz (Dunne et al., 2002). H2 es un índice que muestra el grado de especialización de la red, donde los valores cercanos a cero indican que no existe especialización y valores cercanos a 1 indican una especialización de las interacciones encontradas en la red, por el contrario, valores de cero o cercanos a éste indican que la red es generalista (Blüthgen et al., 2006). La densidad de enlaces hace referencia al número de interacciones por especie, la generalidad de una red examina por ejemplo, el número promedio de presas por especie de depredador, la vulnerabilidad evalúa el número promedio de depredadores por especie de presa (Tylianakis et al., 2007). Finalmente, el anidamiento de una red (“nestedness”) es un índice que muestra la forma en que las interacciones se distribuyen en la red (e.g., si existen partes de la matriz de interacciones con mayor densidad de elementos) y se define como un patrón de interacciones dentro de la red que ocurre cuando las especies especialistas interactúan sólo con las generalistas, pero estas también interactúan entre ellas (Bascompte et al., 2003).

Diversos estudios de redes tróficas han estimado índices cuantitativos como la distribución del grado (K) (Bascompte y Jordano, 2006), la conectancia, la uniformidad de interacción (Schoener 1989; Williams y Martínez 2000; Bersier et al., 2002; Krause et al., 2003; Tylianakis et al., 2007), el anidamiento o encajamiento (“nestedness”) (Lewinsohn et al., 2006) para comprender la dinámica y estructura de las interacciones dentro de las comunidades naturales. Particularmente, Kaartinen y Roslin (2012) utilizaron diversos índices para examinar aspectos dinámicos de la red (i.e. densidad de los enlaces, generalidad, vulnerabilidad y conectancia), utilizó la densidad de los enlaces para describir el número promedio de interacciones encontradas por especie, la generalidad para describir el número promedio de especies huéspedes atacada por cada especie de parasitoide, la vulnerabilidad para examinar el número promedio de especies de parasitoides que atacan cada hospedero y utilizó la conectancia para describir la relación de los vínculos tróficos realizadas a todos los enlaces posibles dentro la red. Estos índices además de ayudar a

comprender la topología de la red, es decir, la distribución de los enlaces entre los diversos niveles tróficos, ayudan a encontrar patrones generales de las interacciones entre especies de diferentes niveles tróficos.

Ciertos trabajos pioneros han caracterizado algunos patrones de las interacciones en relación a los ensamblajes que surgen entre las especies (Schemske, 1983; Jordano, 1987; Fonseca y John, 1996). No obstante, solo en años recientes se ha iniciado un programa de investigación, donde los estudios de las interacciones utilizan herramientas multidisciplinarias como las redes tróficas (Jordano, 1987; Müller et al., 1999; Memmott y Waser, 2002; Jordano et al., 2003; Vázquez y Aizen, 2003; Bascompte et al., 2006; Lewinsohn et al., 2006; Vázquez y Aizen, 2004; Vazquez, 2005; Vázquez y Aizen, 2006; Blüthgen et al., 2006; Montoya et al., 2006; Bascompte y Jordano, 2007).

Estudios de redes tróficas en interacciones bióticas se han hecho frecuentemente para interacciones mutualistas (Jordano et al., 2003) tales como sistemas planta-polinizador (Clements y Long, 1923; Robertson, 1928; Vázquez y Somberlo, 2002; Ollerton et al., 2003; Ashworth et al., 2004; Memmott et al., 2004; Jordano, 1987; Vázquez et al., 2007) mutualismos hormiga-planta (Guimaraes et al., 2006, Blüthgen et al., 2007; Díaz-Castelazo et al. 2010, Díaz-Castelazo et al. 2013 y existen menos estudios para interacciones antagonistas (Memmott et al., 1994) sobre la estructura hospedero-parasitoide de insectos herbívoros, incluyendo insectos minadores de hojas (Memmott et al., 1994; Rott y Godfray, 2000; Valladares et al., 2001; Lewis et al., 2002), áfidos (Müller et al., 1999) y muy pocos estudio se han realizado utilizando a los insectos inductores de agallas en sistemas templados, particularmente de Cynipidae (Schönrogge y Crawley, 2000).

La mayoría de los estudios en interacciones antagónicas han sido encauzados hacia la búsqueda de patrones generales que determinan su interacción desatendiendo sus interacciones multitróficas. Es decir, la mayoría de los estudios de insectos inductores de agallas se han basado en determinar patrones generales, es decir en determinar ¿cómo? o ¿por qué? se da la relación entre las especies, explicando esta interacción por factores abióticos (Fernández y Price 1988; Cuevas-Reyes et al., 2003; Blanche, 2000) o por factores bióticos (Hartley, 1998; Lawton, 1983; Langenheim y Stubblebine, 1983; Abrahamson et al., 1991) dejado de lado particularmente como estos factores (bióticos y abióticos) pueden afectar las interacciones entre los insectos inductores de agallas con sus

plantas hospederas dentro de cada uno de los niveles tróficos. Por ello, estudiar gremios de herbívoros es naturalmente importante ya que forman parte de este proceso ecológico de interacciones tróficas y además porque representan el segundo nivel trófico que constituye a los consumidores primarios; herbívoros a su vez son la fuente de energía para los carnívoros consumidores secundarios (Smith y Smith, 2001).

El estudio de los factores que afectan la comunidad de herbívoros y las redes tróficas en el dosel representan un sistema ideal para entender diferentes procesos ecológicos en interacciones planta-animal (Tovar-Sánchez et al., 2004). Algunos autores mencionan que estudiar cómo las especies están conectadas mediante las relaciones tróficas permite entender la complejidad de las redes tróficas, el flujo de energía, la estructura y composición de diferentes gremios a nivel de comunidades y ecosistemas (Briand y Cohen, 1984, Cohen et al., 1990). Sin embargo, hasta la fecha no hay estudios que hayan evaluado de qué manera los factores ambientales como la fertilidad del suelo y el gradiente hídrico afectan la estructura de redes tróficas de insectos inductores de agallas y sus parasitoides y menos aún qué relación existe entre la estructura de la red y su resistencia a cambios generados por el gradiente hídrico. Debe de examinarse a detalle que propiedades estructurales de la red cambian como consecuencia de estos factores. Además de comprender las interacciones tróficas entre las especies, este estudio nos permite evaluar comparativamente sitios con diferentes condiciones ambientales y físicas (humedad y nutrientes del suelo) para explicar los patrones de riqueza y abundancia de insectos inductores de agallas en sistemas templados, particularmente en *Quercus castanea*.

HIPÓTESIS

Debido a que diversos estudios han demostrado que la disponibilidad de los recursos afecta la asignación de los recursos en las plantas (Coley, 1985) y con ello los procesos de interacciones antagónicas como la herbivoría (Bryant, 1980; Mooney, 1972; Coley, 1983), esperamos que factores abióticos como la precipitación y fertilidad del suelo genere variación en los patrones de diversidad de insectos inductores de agallas asociados a

especies de *Q. castanea*, habiendo una mayor diversidad de insectos inductores de agallas en sitios de menor humedad y fertilidad del suelo.

Si la disponibilidad de este recurso hídrico se refleja en los aspectos fisiológicos de las plantas hospedadoras, se esperaría que la precipitación y/o fertilidad del suelo expliquen la variación en los patrones de abundancia de los insectos inductores de agallas, donde a mayor humedad y fertilidad del suelo exista una mayor abundancia y riqueza de insectos inductores de agallas.

En relación a las interacciones tróficas esperamos encontrar una mayor especificidad de la red en sitios de menor humedad y fertilidad de suelo y redes más generalistas en sitios con mayor humedad y fertilidad del suelo.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Determinar la diversidad y estructura de ensamblajes tróficos de insectos inductores de agallas y parasitoides asociados a *Quercus castanea* a lo largo de un gradiente hídrico en la Cuenca de Cuitzeo

OBJETIVOS PARTICULARES

- Determinar los cambios en la diversidad de morfo-especies de insectos inductores de agallas y sus parasitoides de *Quercus castanea* a lo largo de un gradiente hídrico en la Cuenca de Cuitzeo.
- Determinar la estructura y composición de insectos inductores de agallas en *Quercus castanea* a lo largo de un gradiente hídrico en la Cuenca de Cuitzeo.
- Identificar los cambios en los ensamblajes tróficos de insectos inductores de agallas asociados a *Quercus castanea* a lo largo de un gradiente hídrico en la Cuenca de Cuitzeo mediante la elaboración de redes tróficas cuantitativas.

CAPÍTULO I.

Patrones de diversidad de insectos inductores de agallas asociados a *Quercus castanea* a lo largo de un gradiente hídrico: Importancia de la fertilidad del suelo

Espinoza-Olvera Norma Angélica, Díaz-Castelazo Cecilia, González-Rodríguez Antonio, Ken Oyama y Cuevas-Reyes Pablo

RESUMEN

En este estudio se examinaron los patrones de diversidad de insectos inductores de agallas asociados a *Quercus castanea* a lo largo de un gradiente de precipitación y de fertilidad del suelo en cuatro sitios ubicados en la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán, México. Se encontró una relación positiva entre la precipitación media anual de los sitios y la abundancia de agallas. Se encontró variación en la abundancia de agallas entre los diferentes órganos (i.e. ramas vs hojas) a lo largo del gradiente hídrico y de fertilidad, siendo las agallas de hojas más abundantes para todos los sitios. También se encontró una relación positiva entre abundancia de agallas con el contenido de carbono y nitrógeno del suelo, indicando que la fertilidad del suelo incrementa la abundancia de agallas. No se encontraron diferencias significativas en la riqueza de agallas entre sitios de estudio indicando que la precipitación y la fertilidad del suelo no afectan la riqueza de este gremio de insectos.

Palabras clave: Insectos inductores de agallas, Gradiente hídrico, Fertilidad del suelo, *Quercus castanea*

INTRODUCCION

Los patrones de diversidad de insectos inductores de agallas se asocian a diferentes factores bióticos como la arquitectura de la planta (Fernandes y Price, 1988) edad del hospedero (Langenheim y Stubblebine, 1983) calidad nutricional y la defensa química (Hartley, 1998) y a factores abióticos como la disponibilidad del agua (Fernandes y Price, 1992; Cuevas-Reyes et al., 2006) y la fertilidad del suelo (Blanche y Westoby, 1995; Cuevas-Reyes et al., 2003). Particularmente, la disponibilidad de agua es un factor abiótico importante que puede generar cambios dentro de una comunidad o ecosistema ya que la falta de agua en grandes extensiones de la superficie de la tierra es el principal factor que limita la productividad crecimiento y desarrollo vegetal (Pandy et al., 1984 a,b; Brown et al., 1985; Jones 1992, Ramball 1993), lo cual a su vez afecta indirectamente la incidencia de insectos herbívoros. La hipótesis del estrés higrotérmico (Price et al., 1986, 1987, 1988) predice que la inducción de agallas se encuentra asociada a variables ambientales como el estrés hídrico, donde las agallas confieren un micro hábitat sin limitaciones de agua en ambientes secos a los insectos. Cuevas-Reyes et al., (2006), mostraron que la abundancia y cantidad de daño foliar por insectos inductores de agallas es mayor en hábitats secos en comparación con hábitats húmedos, en sistemas tropicales. De tal modo, considerando la hipótesis del estrés higrotérmico (Price et al., 1986, 1987, 1998) y la hipótesis del microambiente, es posible esperar que el estrés hídrico incremente la diversidad de insectos inductores de agallas.

Otro factor abiótico importante en la interacción de los insectos herbívoros es la fertilidad del suelo, algunos autores han sugerido que la fertilidad del suelo puede afectar la abundancia, la supervivencia y la riqueza de muchas especies de insectos inductores de agallas (Price 1991; Blanche 1994; Fernandes et al., 1994; Orians y Fritz 1996; Goncalves-Alvim y Fernandes, 2001). Por ello se propuso la hipótesis de la fertilidad del suelo que predice una mayor riqueza de insectos agalleros en ambientes con baja disponibilidad de nutrientes del suelo (Fernandes y Price, 1991). Cuevas-Reyes et al., (2003) indica que la riqueza de insectos inductores de agallas está correlacionada negativamente con la fertilidad del suelo. Alvim y Fernandes (2001) mostraron que los bajos contenidos de fósforo se asocian con un mayor número de especies de insectos inductores de agallas. De

tal modo, los diferentes estudios realizados en sistemas tropicales muestran una relación negativa entre la fertilidad del suelo y la diversidad de agallas (Cuevas-Reyes et al. 2004b; Alvim & Fernandes, 2001).

Ambas hipótesis ha sido evaluadas en las interacciones de los insectos inductores de agallas particularmente en sistemas tropicales (Price et al, 1988; Lara y Fernandes 1996; Blanche, 2000; Lara et al., 2002; Cuevas- Reyes et al., 2006), debido a esto se desconoce cómo estos factores abióticos generan cambios en las interacciones de los insectos inductores de agallas en otros ecosistemas, particularmente en sistemas templados.

Los bosques de encinos son sistemas templados importantes en la ecología de comunidades de insectos herbívoros particularmente de insectos inductores de agallas ya que los encinares soportan diversos ensamblajes de insectos agalleros (Dreger-Jauffret y Shorthouse, 1992) donde las especies de plantas hospederas más comunes asociadas a estos insectos inductores de agallas pertenecen al género *Quercus* el cual presenta alrededor de 600 especies en todo el mundo y crece en diversos hábitats (Price, 2005). Particularmente en México, los bosques de encinos son muy importantes ya que representan el 17% de la superficie de los sistemas forestales (Rzedowski, 1991) siendo uno de los centros de diversificación con 161 especies del género *Quercus* de las cuales 109 son endémicas del país, lo que hace a estos bosques relevantes por su alta diversidad y endemismos (Valencia, 2004). Además, los bosques de encinos presentan una amplia distribución en diferentes condiciones hídricas en el centro del país (Valencia, 2004), encontrándose desde zonas con climas secos, hasta condiciones húmedas, lo cual los hace muy interesantes para evaluar como dichos factores ambientales organizan las comunidades de insectos inductores de agallas. Por ello el objetivo de este estudio fue comparar los patrones de riqueza y abundancia de insectos inductores de agallas asociados a *Quercus* castanea a lo largo de un gradiente hídrico y de fertilidad. Se plantearon las siguientes preguntas, (i) ¿el gradiente hídrico afecta la diversidad de los insectos inductores de agallas? (ii) ¿Existe una relación negativa entre la diversidad de insectos inductores de agallas y la fertilidad del suelo?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se ubicó dentro de la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán, México, localizada en el sistema volcánico transversal entre los 19°30' y los 20°05' de latitud norte y los 100°35' y 101°30' de longitud oeste, con una superficie de 4026 km² (González, 2003). Esta Cuenca es una unidad hidrológica que presenta un gradiente hídrico de 600 a 1500 mm de lluvia promedio anual (García, 1988) en la cual se distribuyen diferentes especies de *Quercus*. Para esta zona se han reportado 14 especies, algunas asociados a sitios secos (i.e., *Q. deserticola*), otras a sitios húmedos (i.e., *Q. laurina*) y otras con una mayor distribución bajo diferentes condiciones hídricas (i.e., *Q. castanea*). Se eligieron cuatro sitios dentro de la cuenca de Cuitzeo (1. Umécuaro: 19° 32' N, 101° 15' W; 2 Atécuaro: 19° 37' N, 101° 11' W; 3. Lagunillas: 19° 35' N, 101° 23' W y Pico del Águila: 19° 37' N, 101° 20' W) con características diferentes en los patrones de precipitación y fertilidad del suelo en los que ocurren poblaciones de *Q. castanea* (Figura 1).

Sistema de estudio

Quercus castanea es un árbol de 5-20 m de alto con diámetros que van de los 10 a los 80 cm, sus ramillas de 2.5-5 mm de grueso, tomentosas de color café castaño cuando son jóvenes, pronto glabras, generalmente con abundantes lenticelas; yemas de 2-4 mm de largo, ovoides o agudas, de color café claro; presenta estipulas de 1-4 mm de longitud, lanceoladas; el envés de las hojas jóvenes con abundante tomento de color amarillo, haz generalmente verde, con escasa pubescencia estrellada, con pelos glandulares, de color rojo; las hojas maduras de color blanco en el envés, coriáceas y rígidas, usualmente oblanceoladas, pero varían entre oblongas, lanceoladas y obovadas, de 2.5-15 cm de longitud por 1.3-5 cm de ancho, ápice de agudo a redondeado, base subcordada o cordada, margen liso o revoluto provisto de 5-9 de aristas a cada lado que se engrosan cerca del ápice, en ocasiones con cuatro serraciones a cada lado, presentan de 7-12 pares de nervios laterales; pecíolos tomentosos, pronto glabros y lisos de color moreno claro a amarillo, de 0.3-1cm de longitud; sus flores son estaminadas con aproximadamente 40-60 estambres, filamentos filiformes, las flores se encuentran incluidas en una bráctea amarillenta de 1.5

mm de longitud por 2 mm de ancho; presenta frutos anuales en grupos de 2 o 3 sobre un pedúnculo grueso de 4-5 mm de longitud, involucro hemisférico de 10-14 mm de diámetro por 5-10 mm de alto, sus escamas son delgadas con escasa pubescencia de color gris, la bellota es ovoide de aproximadamente 18-25 mm de largo por 12 mm de ancho. Esta especie se distribuye en Michoacán prácticamente a lo largo de la Cordillera 16 Neovolcánica, incluyendo manchones en la parte central y este de la depresión del Río Lerma, así como en la parte central de la Sierra Madre del Sur (Bello y Rabat, 1987).

Método de muestreo

Las agallas se censaron marcando 30 árboles de *Q. Castanea* en cada sitio de estudio y en cada individuo se colectaron 5 ramas al azar del dosel arbóreo (inferior, medio y superior). Todas las agallas colectadas en cada sitio fueron separadas por individuo y por morfoagalla para estimar la riqueza y abundancia de agallas. En cada árbol también se midió el diámetro a la altura de pecho (DAP) como un estimador del tamaño. Considerando que los insectos inductores de agallas son altamente especialistas sobre sus plantas hospederas (e.g. nivel género, especie) y que cada especie de insecto induce una agalla con morfología particular, las agallas fueron clasificadas como morfoespecies (Stone 2003; Cuevas-Reyes et al. 2004).

Análisis estadísticos

Se realizó un análisis de regresión lineal para determinar la relación entre la precipitación media anual y la abundancia de agallas. Se comparó la abundancia y riqueza de agallas presentes en cada sitio mediante un análisis de varianza (ANOVA) de una vía. La variación en la abundancia de agallas entre individuos dentro de cada sitio se comparó mediante ANOVAs de una vía. Mediante un ANOVA de dos vías se comparó la abundancia y riqueza de agallas entre los diferentes órganos (i.e. ramas vs hojas) entre sitios. La abundancia de agallas entre sitios y entre morfoagallas se comparó mediante un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías. La variación entre individuos y entre morfoagallas se comparó mediante un análisis de varianza (ANOVAs) de dos vías. Se comparó la abundancia de las morfoagallas comunes mediante un análisis de varianza (ANOVA) de una vía. Se usaron regresiones lineales para investigar si hay una relación entre la fertilidad del suelo y la abundancia de agallas, estos datos fueron obtenidos con

base en un estudio sobre la fertilidad del suelo en la cuenca de Cuitzeo en los mismos sitios de estudio, donde se determinó la cantidad de C, N y P en el suelo (F. García-Oliva datos no publicados).

La diversidad Beta entre poblaciones se determinó mediante el índice de Jaccard utilizando datos de presencia y ausencia de interacciones. La fórmula que se utilizó es la siguiente:

$$J: c/(a+b+c)$$

a= número de morfoagallas exclusivas de la población A

b= número de morfoagallas exclusivas de la población B

c= número de morfoagallas presentes en ambas poblaciones

Los datos de similitud entre las poblaciones se muestran en la Tabla 1.

RESULTADOS

Se encontró un total de 11 morfoagallas diferentes asociadas a *Q. castanea* considerando todos los sitios de estudio. El índice de similitud de Jaccard muestra que existe una similitud de especies de morfoagallas arriba del 70% en todos los sitios de estudio (ver Tabla 1).

El análisis de regresión lineal mostró que la abundancia de agallas está relacionada positivamente con la precipitación media anual ($R^2=0.89$; $P=0.001$) (Figura 2) indicando que los sitios con mayor precipitación presentan la mayor abundancia de agallas. También se encontró una relación positiva de la abundancia de agallas con el contenido de carbono orgánico total (COT) ($R^2 = 0.92$; $P= 0.035$) (Figura 6) y nitrógeno total (NT) ($R^2=0.79$; $P= 0.0013$) (Figura 7).

El ANOVA de una vía mostró que existe una diferencia significativa en la abundancia de agallas entre sitios ($F= 4.7$; $g.l.= 3$; $P= 0.004$) (Figura 3) siendo los sitios con mayor precipitación (sitios más húmedos) los que presentan mayor abundancia de agallas. Los ANOVAs de dos vías indicaron que la abundancia de agallas de hoja y de rama fue significativamente diferente entre sitios ($F=3.1$; $g.l.=3$; $P=0.02$) entre tipo de agallas ($F= 44.8$; $g.l.=1$; $P= 0.0001$) y entre sitios y tipo de agalla ($F= 4.3$; $g.l.=3$; $P= 0.005$)

(Figura 1 ver Anexo). Se encontró variación en la abundancia de agallas por individuo donde la ANOVA de una vía mostro diferencias significativas dentro de cada sitio. Umécuaro ($F= 3.2$; $g.l.=27$; $P= 0.0001$), Atécuaro ($F= 1.5$; $g.l.=29$; $P= 0.0001$), Lagunillas ($F= 1.5$; $g.l.=28$; $P= 0.037$), Pico del Águila ($F= 1.6$; $g.l.=29$; $P= 0.01$) (Figura 3,4,5,6 ver Anexo) .

Se encontraron diferencias significativas en la riqueza de agallas entre los sitios ($F= 27.5$; $g.l.=3$; $P= 0.001$) (Figura 4). La riqueza de agallas de hoja y de rama fue significativamente diferente entre sitios ($F=5.8$; $g.l.=3$; $P= 0.0007$), por tipo de agalla ($F= 10.68$; $g.l.= 1$; $P=0.0013$) entre sitios y tipo de agalla ($F= 8.36$; $g.l.=3$; $P= 0.001$) (Figura 2 ver Anexo). No se encontró ninguna relación entre la riqueza de agallas con la precipitación media anual ($R^2=0.17$; $P=0.57$) y la fertilidad del suelo: nitrógeno total (NT) ($R^2=0.16$; $P= 0.59$) y carbono orgánico total (COT) ($R^2=0.27$; $P= 0.47$).

El ANOVA de dos vías mostro diferencias significativas en la abundancia de morfoagallas entre sitios ($F=3.6$; $g.l.=3$; $P= 0.012$) y en la abundancia de agallas entre especies de insectos ($F=28.5$; $g.l.=10$; $P= 0.0001$) (Figura 5). Se encontraron tres morfoagallas comunes para los sitios de estudio. El análisis de varianza de una vía mostro diferencias significativas en la abundancia del morfo 1 ($F= 4.6$; $g.l.=3$; $P=0.03$) (Figura 7 ver Anexo) y el morfo 5 ($F= 4.3$; $g.l.=3$; $P= 0.03$) (Figura 8 ver Anexo) entre sitios. Solo para el caso del morfo 5, la abundancia de agallas se incrementa a mayor precipitación de los sitios. No se encontraron diferencias significativas en la abundancia de agallas entre sitios para el morfo 6 ($F=1.8$; $g.l.=3$; $P=0.13$) (Figura 9 ver Anexo).

La estructura de morfoagallas entre individuos dentro de cada sitio fue diferente, los ANOVA de dos vías mostraron diferencias significativas entre individuos y entre morfoagallas. Umécuaro: Individuos ($F=3.0$; $g.l.=27$; $P= 0.0001$) Morfoagallas ($F= 0.72$; $g.l.=6$; $P= 0.63$)(Figura 10 ver Anexo); Atécuaro: Individuos ($F= 1.5$; $g.l.=29$; $P=0.04$) Morfoagallas ($F= 10.0$; $g.l.=6$; $P=0.0001$)(Figura 11 ver Anexo). Lagunillas: Individuos ($F=1.5$; $g.l.= 28$; $P=0.03$) Morfoagallas ($F= 15.0$ $g.l.=7$; $P=0.0001$) (Figura 12 ver Anexo). Pico del Águila: Individuos ($F=1.6$; $g.l.= 29$; $P= 0.018$) Morfoagallas ($F= 11.14$; $g.l.=6$; $P= 0.001$) (Figura 13 ver Anexo).

DISCUSIÓN

En el presente estudio se encontró que factores abióticos como la disponibilidad de agua incrementa la abundancia de insectos inductores de agallas en *Q. castanea*, donde los sitios con mayor precipitación es decir los más húmedos presentaron los niveles más altos de abundancia de agallas. Nuestros resultados difieren de los patrones reportados en sistemas tropicales donde se ha reportado que la abundancia de los insectos inductores de agallas se incrementan conforme el estrés hídrico aumenta (Price et al, 1988; Lara y Fernandes 1996; Blanche, 2000; Lara et al., 2002) explicando que el mecanismo que impulsa este patrón de distribución de los insectos inductores de agallas parece ser la supervivencia diferencial de los insectos agalleros entre hábitats secos y húmedos. Las agallas en sistemas tropicales mostraron niveles más altos de mortalidad en ambientes húmedos que en hábitats secos por la presencia de enemigos naturales particularmente patógenos (Fernandes y Price 1992). En sistemas templados los enemigos naturales de insectos inductores de agallas se asocian particularmente a un grupo de avispas parasitoides muy importante del orden Hymenoptera (Nieves Aldrey, 1998). Se ha determinado que el principal factor de mortalidad de algunas especies de agallas es el parasitismo (Cooper y Rieske, 2010), por lo que las avispas parasitoides son uno de los grupos más importante de enemigos naturales de herbívoros de insectos inductores de agallas (Washburn, 1981). Nuestros resultados sugieren que los enemigos naturales de los insectos inductores de agallas ejercen una presión diferencial acorde al sistema considerando que en los trópicos los patógenos son los responsables de una alta mortalidad de insectos agalleros, mientras que en los sistemas templados la mortalidad de agallas está explicada en mayor medida por insectos parasitoides (Price y Fernandes 1992; Cuevas-Reyes et al. 2004). Una explicación alternativa a este resultado es que la disponibilidad de agua afecta la calidad nutricional y defensa química de plantas y esto a su vez la incidencia de herbívoros. Coley et al. (1985) sugieren que plantas de crecimiento rápido adaptadas a hábitats ricos en recursos, muestran mayores tasas de daños causados por herbívoros debido a un alto contenido proteico en las hojas y menor diversidad de tipos de compuestos químicos defensivos en comparación con las plantas de especies de crecimiento lento adaptadas a hábitats pobres en recursos. Aunque en este trabajo no evaluamos la calidad nutricional de las plantas hospederas, se ha demostrado que

la elección de los diferentes insectos herbívoros está determinada por la calidad nutricional de sus hospederos (Van Der Meijden et al., 1984; Rossiter et al., 1988). Particularmente, la calidad nutricional de la hoja puede tener gran influencia en el crecimiento y en la sobrevivencia de los herbívoros, ya que los herbívoros que se alimentan de las hojas más nutritivas muestran una tasa de crecimiento más rápida que los que no lo hacen (Benrey y Denno, 1997). En este estudio se encontró variación en la abundancia de agallas presentes en los diferentes órganos de la planta (i.e. ramas vs. hojas) entre sitios. Particularmente, las agallas de hoja presentaron la mayor abundancia entre los sitios y además se incrementan conforme al gradiente de humedad. Posiblemente las agallas presentes en los sitios más húmedos presenten una mejor calidad nutricional lo cual está generando cambios en la abundancia de agallas entre los órganos de la planta y entre los sitios. Mattson (1980) indica que las hojas y ramas con una alta calidad nutricional pueden influir en la elección de hospederos por parte de los insectos herbívoros, además una alimentación de calidad para los insectos representa pasar al estadio de pupa mucho más pronto, lo cual es una ventaja pues significa acortar el estado larval, etapa en que son más vulnerables a la depredación (Benrey y Denno, 1997).

La abundancia de agallas mostro variación entre las morfoagallas presentes en los sitios y entre los individuos de *Q. castanea*, mostrando particularmente que a lo largo del gradiente de humedad existen morfoagallas dominantes en términos de su abundancia. Estos resultados pueden explicarse por la incidencia diferencial de parasitoides asociados a cada morfoagalla encontrada debido a que se ha reportado que los parasitoides presentan un alto grado de especialización (Stuart, 2001). De tal modo, que efectos “top-down” pueden estar controlando la abundancia de insectos inductores de agallas de manera diferencial en cada especie de insecto agallero (Stone et al., 2002).

La fertilidad del suelo es un factor importante en las comunidades de insectos inductores de agallas (Fernandes y Price, 1991; Alvim y Fernandes 2001; Cuevas-Reyes et al. 2004b). En este estudio, nutrientes del suelo como el nitrógeno y el carbono orgánico fueron utilizados como indicadores de fertilidad para evaluar la abundancia de insectos inductores de agallas. Nuestros resultados indican una relación positiva entre la abundancia de agallas con la fertilidad del suelo, es decir los sitios con suelos más fértiles (con alta disponibilidad de carbono y nitrógeno) presentaron mayor abundancia de agallas que

cuando ocurren en hábitats con suelos infértiles (menor disponibilidad de carbono y nitrógeno). Estos resultados difieren de los sistemas tropicales donde se ha observado que la riqueza de los insectos inductores de agallas está correlacionado negativamente con la fertilidad del suelo, ya que se encontró una disminución en la riqueza de especies de insectos inductores de agallas en suelos que presentan alta concentración de fósforo y nitrógeno (Cuevas-Reyes et al., 2003). Particularmente, Alvim y Fernandes (2001) encontraron que los bajos contenidos de fósforo se asocian con un mayor número de especies de insectos inductores de agallas. Los resultados en este estudio pueden explicarse por la variación en la calidad nutricional de los individuos presentes en los sitios con diferente fertilidad del suelo. Turner (1994) indica que las plantas que crecen en suelos infértiles tienden a tener bajas concentraciones de nutrientes en sus tejidos. Debido a esto la elección de hospederos de los insectos inductores de agallas entre sitios fértiles e infértiles está asociada a cambios en los tejidos nutricionales de las plantas hospederas. Stamp y Casey (1993) indican que los bajos contenidos de nitrógeno y de agua de las hojas reducen la preferencia y desempeño de los insectos. Está documentado que la elección de la planta hospedera por parte de los insectos herbívoros está fuertemente influenciada por el valor de los tejidos de la planta, como es el contenido de nutrientes (i.e. contenido de agua, proteínas, nitrógeno, carbohidratos, etc.) (Van Der Meijden et al., 1984; Rossiter et al., 1988) puesto que la calidad de las plantas hospederas tiene efectos importantes sobre el desempeño de los herbívoros en una amplia variedad de ecosistemas (Blanco 1993; Huxel, 1999). Posiblemente las plantas presentes en los sitios fértiles presentan nichos potencialmente disponibles (ricos en nutrientes) para los insectos inductores de agallas debido a las características del sitio, puesto que las plantas necesitan de nutrientes esenciales para su adecuación biológica (i.e. agua, nitrógeno, carbono, fósforo).

Está documentado que el régimen de precipitación puede generar variación en la disponibilidad de agua y nutrientes (Huante et al., 2002). La disponibilidad de agua genera variación en la disponibilidad de nutrientes del suelo (i.e. C,N,P) incrementando la disponibilidad de nutrientes a mayor humedad (F. García-Oliva datos no publicados). Y debido a que en conjunto la disponibilidad de agua y nutrientes en el suelo afectan el crecimiento y la calidad de las plantas (Blanco 1969, 1976, 1993) nuestros resultados

pueden estar determinados por la interacción de ambos factores abióticos tanto en las plantas hospedadoras como en la interacción de los insectos inductores de agallas. Algunos estudios indican que el estrés hídrico y la disponibilidad de nutrientes tienen efectos sobre la preferencia y el rendimiento de los insectos que se alimentan de las hojas (Herms, 2002; Huberty y Denno, 2004). Debido a esto y que ambos factores abióticos se relacionan positivamente con la abundancia de agallas concluimos que las interacciones de los insectos inductores de agallas en sistemas templados con especies de *Quercus castanea* está determinada por factores abióticos como la disponibilidad de agua y fertilidad del suelo donde los encinos presentes en sitios más húmedos y fértiles representan posiblemente nichos potenciales para los insectos inductores de agallas puesto que las plantas están bajo condiciones favorables para un mejor desarrollo de los individuos de mayor calidad nutricional.

Este trabajo documenta la importancia de factores abióticos sobre los patrones de diversidad de insectos inductores de agallas en sistemas templados. Nosotros concluimos que la precipitación (humedad) y la fertilidad del suelo afectan la interacción insecto-agallero-planta, incrementándose la abundancia de agallas en sitios más húmedos y de mayor fertilidad. Nuestros resultados no son soportados por los datos encontrados en sistemas tropicales, sugiriendo que en los sistemas templados la disponibilidad de humedad y nutrientes del suelo favorecen la incidencia de insectos inductores de agallas.

LITERATURA CITADA

Bello M. y Labat J. 1987. Los encinos (*Quercus*) del estado de Michoacán, México. Cuadernos de estudios michoacanos 1. CEMCA-INIFAR-SARH. México.

Blanche, K. R. 1994. Insect induced galls on Australian vegetation. _/ In: Price, P. W., Mattson, W. J. and Baranchikov, Y. (eds), The ecology and evolution of gall-forming insects. Forest service US department of agriculture, St. Paul, pp. 49_/55.

Dreger-Jauffret, J.D. & Sorthouse, J.D. 1992. Diversity of gall-inducing insects and their galls. Biology of Insect-Induced Galls (eds J.D. Sorthouse & O. Rohfritsch), pp. 8–34. Oxford University Press, New York.

Coley PD, Bryant JP, Chapin FS. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*. 230:895–899

Cooper WR, Rieske LK. 2010. Gall structure affects ecological associations of *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu (Hymenoptera: Cynipidae). *Environmental Entomology* 39:787–797.

Cuevas-Reyes, P, C. Siebe, M. Martinez-Ramos and K. Oyama. 2003. Species richness of gall-forming insect in a tropical rain forest: Correlations with plant diversity and soil fertility. *Biodiversity and Conservation* 3: 411-422.

Cuevas Reyes, P, M. Quesada, and K. Oyama. 2006. Abundance and leaf damage caused by gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica* 38:107-115.

Fernandes, GW and Price, PW. 1992. The adaptive significance of insect gall distributions: survivorship of species in xeric and mesic habitats. / *Oecologia* 90: 14:-20.

Fernandes, GW, Lara, ACF and Price, PW. 1994. The geography of galling insects and the mechanisms that result in patterns. _/ In: Price, P. W., Mattson, W. J. and Baranchikov, Y. N. (eds), The ecology and evolution of gall forming insects. USDA Forest Service Tech. Report NC-174, Minnesota, pp. 49/-55.

Fernandes GW, Price PW. 1988. Biogeographical gradients in galling species richness tests of hypotheses. *Oecologia*. 76:161–167.

Goncalves-Alvim, S. and Fernandes, GW. 2001. Biodiversity of galling insects: historical, community and habitat effects in four Neotropical savannas. *Biodiv. Conserv.* 10: 79-/98.

Hartley, SE. 1998. The chemical composition of plant galls: Are levels of nutrients and secondary compounds controlled by the gall-former. *Oecologia* 113: 492–501.

Huante, P; Barradas VL; Rincon E. 2002. Ecofisiología vegetal. En Noguera, F.,A.,J.H.VegaR.,A.N. García A y M. Quesada. (Ed.) Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, INAM. Mexico. P.p 473-489.

- Langenheim JH, Stubblebine WH. 1983. Variation in resin composition between parent tree and progeny in Hymenaea: Implications for herbivory in the humid tropics. *Biochemical Systematics and Ecology*- 11: 97–106
- Nieves- Aldrey JL. 1998. Insectos que inducen la formación de agallas en plantas: Una fascinante interacción ecológica y evolutiva. *Boletín SEA* 23:3–12.
- Orians, CM. and Fritz, RS. 1996. Genetic and soil-nutrient effects on the abundance of herbivores on willow./ *Oecologia* 105: 388/396.
- Price, PW. & Clancy, KM. 1986. Interaction among three trophic levels: gall size and parasitoid attack. *Ecology*, 67, 1593–1600.
- Price PW, Fernandes GW, Waring GL. 1987. Adaptive nature of insect galls. *Environmental Entomology*. 16:15–24.
- Price, PW, Fernandes, G W, Lara, AC. et al. 1998. Global patterns in local number of insect galling species. /*J. Biogeogr.* 25: 581_/591.
- Price, PW. 1991. Patterns in communities along latitudinal gradients. / In: Price, P. W., Lewinson, T. M., Fernandes, G.W. et al. (eds), Plant animal interactions: evolutionary ecology of tropical and temperate regions. *John Wiley and Sons*, pp. 51_/68.
- Price PW. 2005. Adaptive radiation of gall-inducing insects. *Basic and Appl Ecol* 6:413-421.
- Rzedowsky, J. 1991. Diversity and origin of the Phanerogamic flora of Mexico. In: T.P. Ramamoorthy, A. Lot, J. Ita (Eds.) *Biological Diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press, New York, pp: 129-144., P.B., HERNIMAN, K.A.J.
- Stuart A W. ,2001. Parasitoids. *Nature*.
- Stone, GN, Schönrogge K, Atkinson RJ, Bellido D, Pujade-Villar J.2002 The population biology of oak gallwasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Annual Review of Entomology*, 47,633–668.

Valencia S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Bol. Soc. Bot.México*. 75: 33-53.

Washburn JO, Cornell HV. 1981. Parasitoids, patches and phenology their possible role in the local extinction of a cynipid gallwasp population. *Ecology*. 62:1597–607

TABLAS

Tabla 1.

Diversidades Beta entre poblaciones respecto a las morfoagallas presentes en cada sitio mediante el índice de Jaccard.

	Umécuaro	Atécuaro	Lagunillas	Pico del Águila
Umécuaro	*	0.76	0.81	0.76
Atécuaro		*	0.81	0.86
Lagunillas			*	0.81
Pico del Águila				*

LEYENDA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa que representa los sitios de colecta dentro de la cuenca de Cuitzeo. 1. Umécuaro es el sitio más seco con 950 mm de precipitación media anual; 2. Atécuaro presenta 1000 mm de precipitación media anual; 3. Lagunillas presentan 1150 mm de precipitación media anual; 4. Pico del águila representa al sitio más húmedo con 1200 mm de precipitación media anual. Estos sitios se encuentran en un gradiente de precipitación anual (950-1200 mm)

Figura 2. Relación entre la abundancia de agallas y el gradiente de humedad entre sitios ($R^2=0.89$; $P=0.0014$).

Figura 3. Comparación de la abundancia de agallas asociado a diferentes sitios bajo un gradiente de humedad. Sitios ($F= 4.7$; $g.l=3$; $P= 0.004$)

Figura 4. Comparación de la riqueza de agallas asociado a diferentes sitios bajo un gradiente de humedad. Sitios ($F= 27.5$; $g.l=3$; $P= 0.001$)

Figura 5. Comparación de la abundancia de morfoagallas asociado a diferentes sitios bajo un gradiente de humedad. Sitios ($F= 3.6$; $g.l.=3$; $P= 0.012$) morfoagallas ($F=28.5$; $g.l.=10$; $P=.0001$).

Figura 6. Relación entre la abundancia de agallas y el contenido de carbono orgánico total (Cot) entre sitios ($R^2=0.92$; $P=0.035$).

Figura 7. Relación entre la abundancia de agallas y el contenido de nitrógeno total (NT) entre sitios ($R^2=0.79$; $P=0.0013$).

FIGURAS

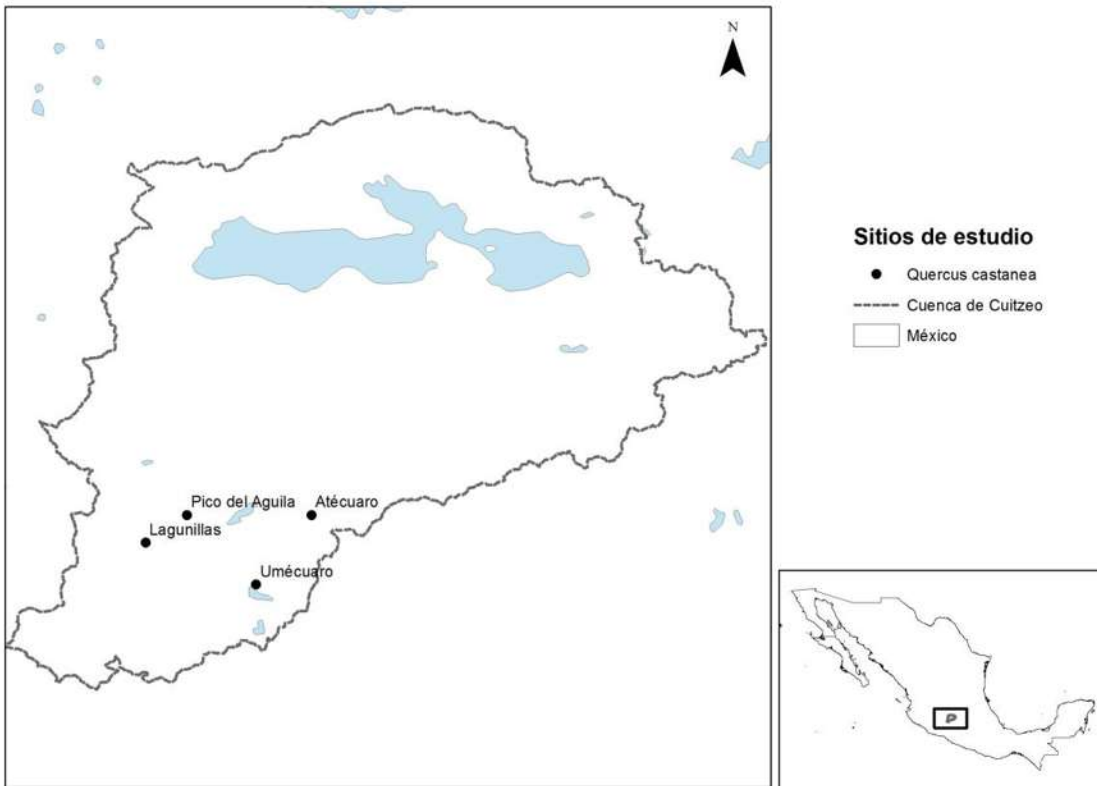


Figura 1

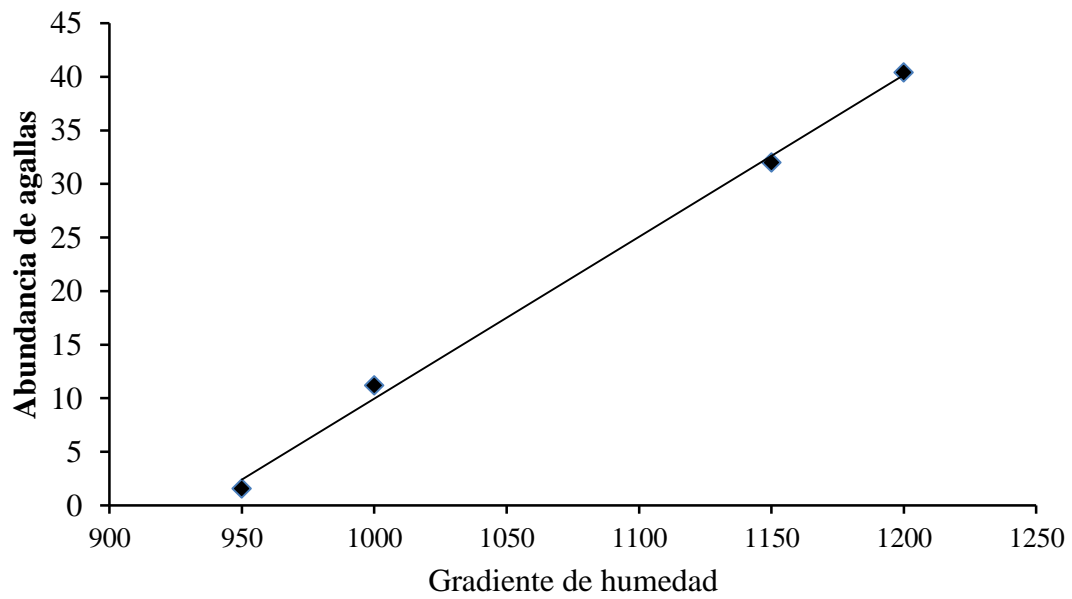


Figura 2

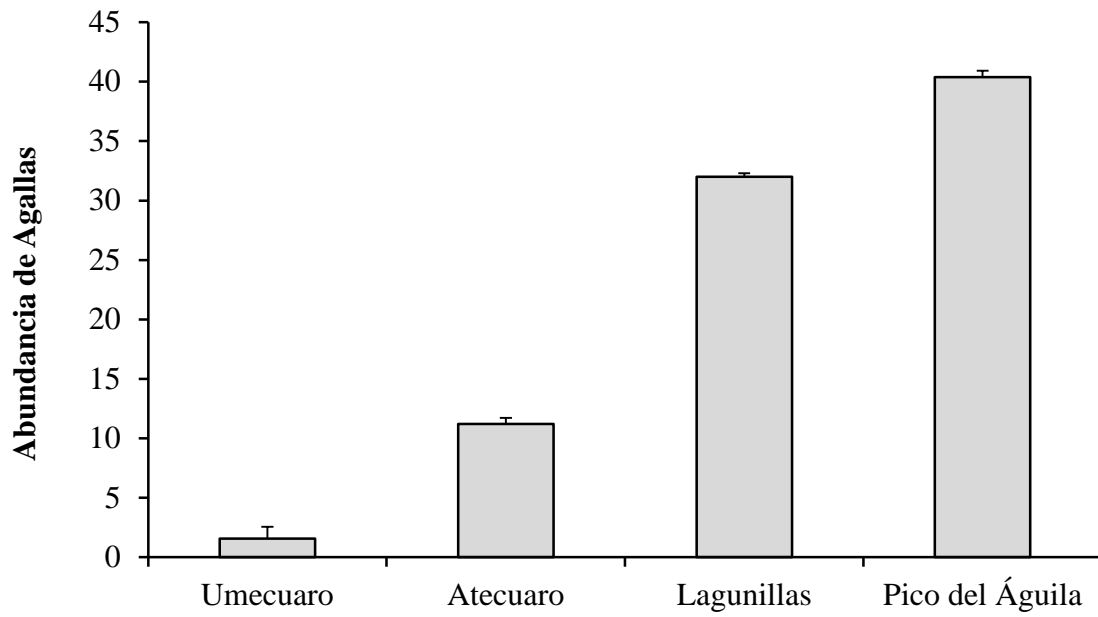


Figura 3

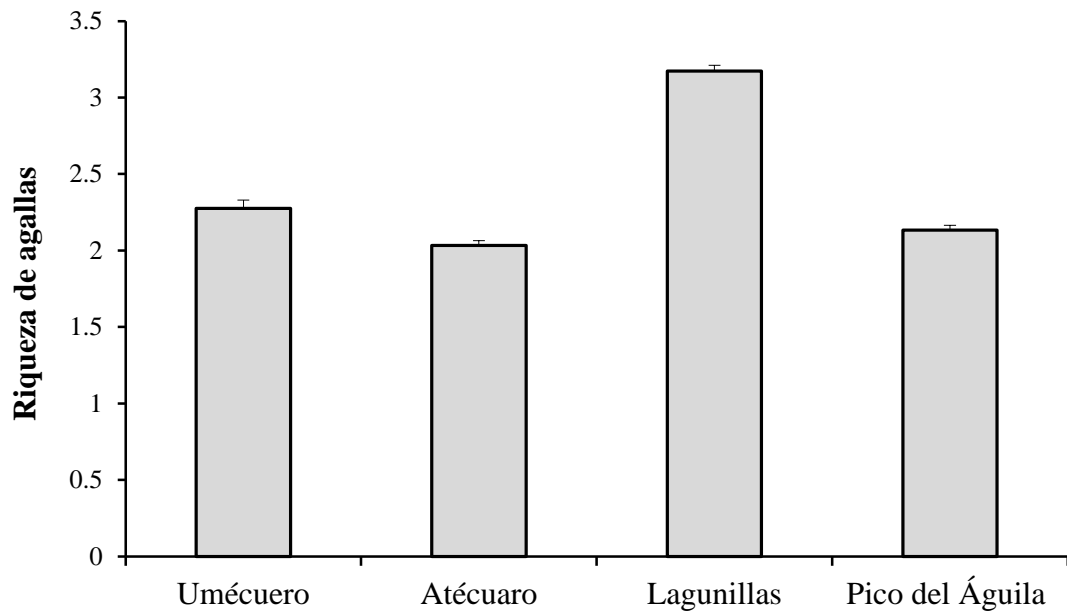


Figura 4

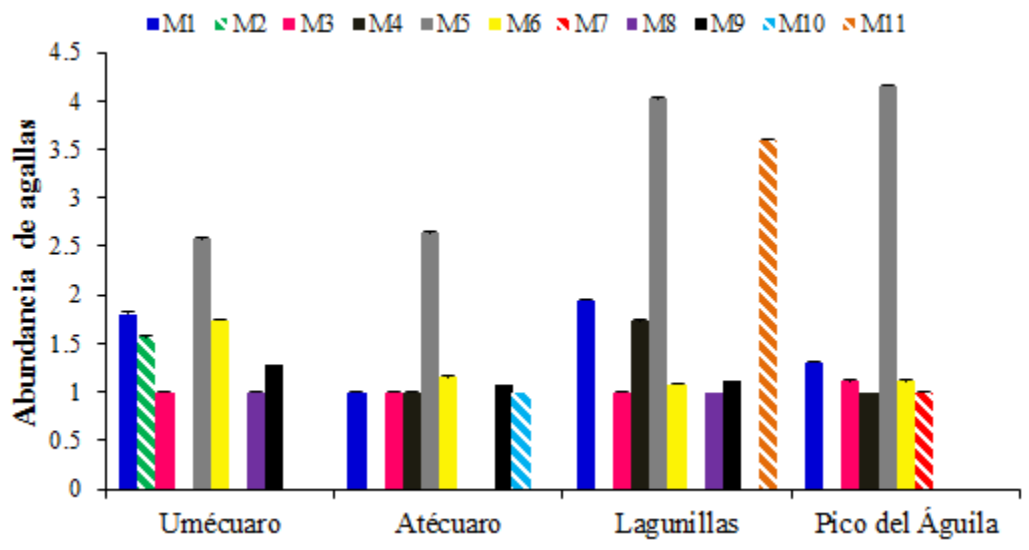


Figura 5

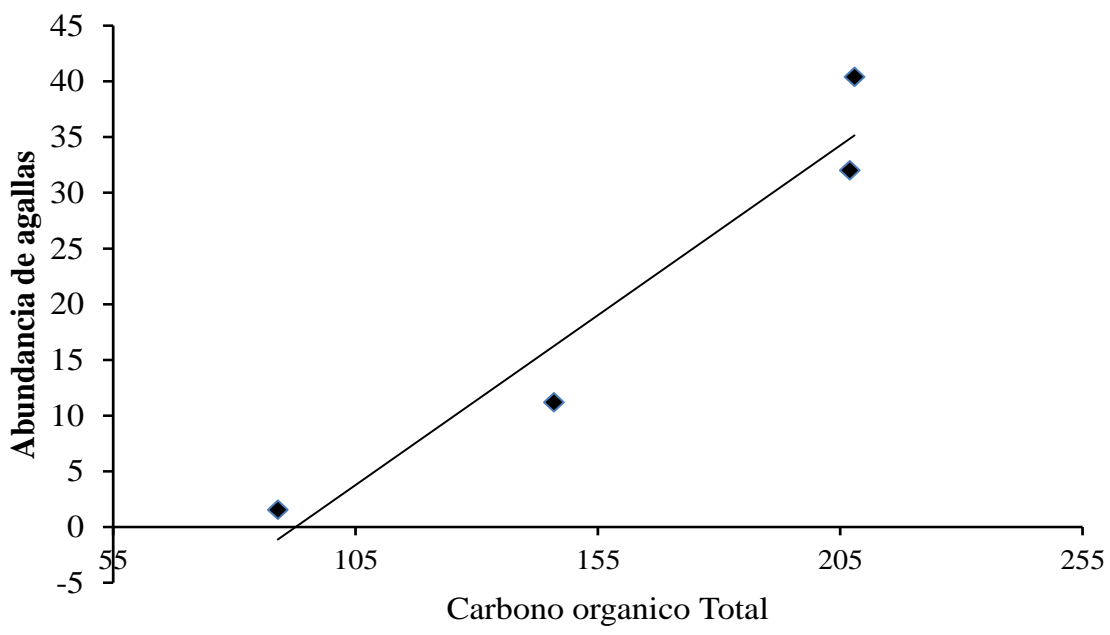


Figura 6

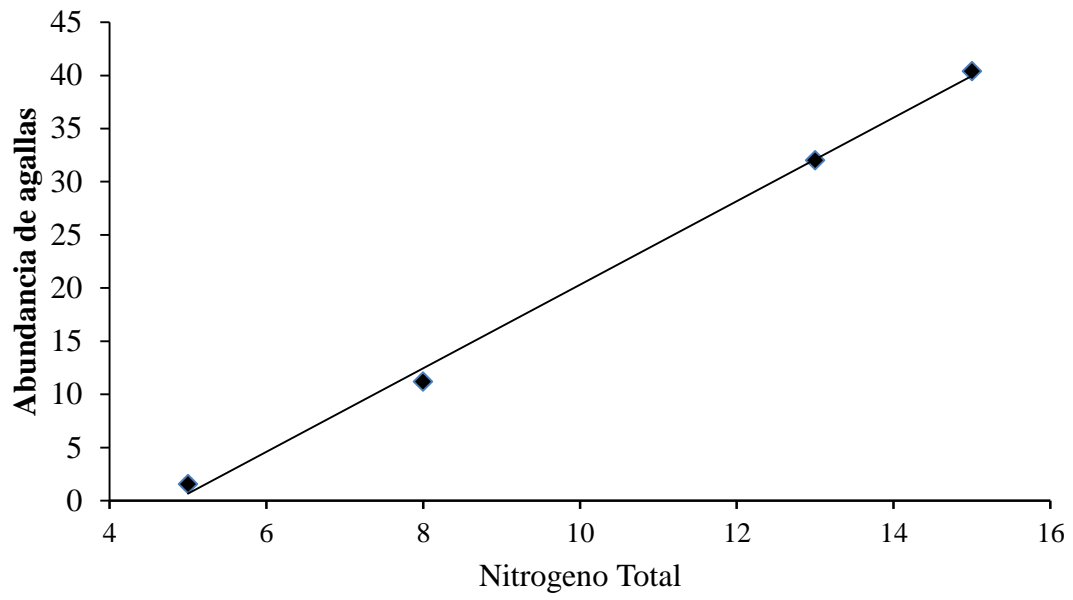


Figura 7

CAPITULO II.

REDES TRÓFICAS CUANTITATIVAS DE INSECTOS INDUCTORES DE AGALLAS ASOCIADOS A *Quercus castanea*: ENSAMBLAJES TRÓFICOS BAJO UN GRADIENTE DE HUMEDAD

Espinoza-Olvera Norma Angélica, Díaz-Castelazo Cecilia, González-Rodríguez Antonio, Ken Oyama y Cuevas-Reyes Pablo.

RESUMEN

En este estudio se examinaron los cambios en la estructura de las redes tróficas cuantitativas de insectos inductores de agallas sobre el encino *Quercus castanea* (Fagaceae) y sus parasitoides en un gradiente de humedad y fertilidad del suelo usando cuatro sitios de estudio ubicados en la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán, México. Las redes tróficas de los insectos inductores de gallas están conformadas por 11 morfo-especies asociadas con 34 morfo-especies de insectos parasitoides en *Q. castanea*. Se observaron que las redes tróficas de insectos inductores de agallas asociados a *Q. castanea* mostraron diferencias en la topología de la red (estructura) entre los sitios con diferente disponibilidad de agua, habiendo redes más especialistas en los sitios de menor humedad. Del mismo modo, las redes de insectos parasitoides asociadas a insectos inductores de agallas mostraron mayor especialización en los sitios de menor humedad.

Palabras clave: Insectos inductores de agallas, Insectos parasitoides, Redes tróficas, *Quercus castanea*

INTRODUCCIÓN

Una interacción antagonista es la herbivoría, definida como el consumo de cualquier tejido vegetal (hojas, tallos, raíces, meristemos, flores, frutos, etc.) por animales (Crawley, 1997) siendo los insectos ampliamente reconocidos por su consumo de follaje en un gran variedad de comunidades vegetales, incluyendo bosques templados y tropicales (Crawley, 1983; Dirzo, 1987; Coley y Barone, 1996). La herbivoría es una de las interacciones más importantes ya que representa el primer eslabón de la cadena trófica afectando la cantidad de energía que llegara a los niveles tróficos superiores a través de depredación y parasitismo (Cebrian, 2004). Particularmente, la herbivoría por insectos inductores de agallas representa una interacción especializada químico-ecológica con sus plantas hospederas (Hartley y Lawton, 1992). A su vez, los insectos inductores de agallas mantienen interacciones con enemigos naturales como parasitoides, los cuales mantienen estrategias generalistas y/o especialistas con éstos (Stuart, 2001).

Las especies vegetales y animales forman parte de una compleja red ecológica, estas especies dentro de un ecosistema interactúan entre sí formando una compleja red de interacciones, donde cada una de estas se conecta con una o más especies (Waser y Ollerton, 2006) y cuando las relaciones son de tipo alimenticio se denominan “redes tróficas” (Briand y Cohen, 1984; Cohen et al., 1990). Los modelos de redes tróficas constituyen un marco adecuado para estudiar la estructura de las comunidades, las conexiones tróficas entre las especies y el flujo de energía, para así entender la distribución y funcionalidad de los organismos dentro de los sistemas ecológicos (Lawler y Morin, 1993).

Las relaciones tróficas se consideran antagonismos (interacciones antagonistas) donde una especie se ve beneficiada por el consumo y otra afectada por el parasitismo o la depredación. Las redes antagonistas asociadas a gremios de insectos herbívoros tratan de explicar, el tamaño, la estructura, composición de ensamblajes de insectos asociados a una especie particular de planta, lo cual nos permite comprender procesos y factores que afecten esta variación (Lewison, 2005). En general se han estructurado redes tróficas cuantitativas para interacciones antagonistas (Memmott et al., 1994; Müller et al., 1999; Rott y Godfray,

2000; Valladares et al, 2001; Tylianakis et al., 2006; Stouffer 2010) puesto que la red trófica, o quién come a quién en la naturaleza, es uno de los conceptos centrales de la organización ecológica (Elton, 1927; Lindeman, 1942). Lewis et al., (2002) construyeron redes tróficas cuantitativas para describir la comunidad de minadores de hojas (Diptera, Coleoptera y Lepidoptera) y sus parasitoides (Hymenoptera), Rott y Godfray (2000) describen una red cuantitativa de una comunidad de minadores de hojas (Lepidoptera: Gracillariidae) que son atacados por una serie de himenópteros parasitoides. Particularmente, en el estudio de redes tróficas, existen trabajos que no solo que exploran los patrones estructurales de las redes, sino también los procesos que los producen, tales como gradientes de modificación antropogénica del hábitat sobre la estructura y especialización de redes tróficas parásito-hospedero (Tylianakis et al., 2006, 2007). Sin embargo, siguen siendo muy pocos los estudios de redes tróficas asociados a interacciones antagonistas, aun cuando las plantas interactúan con diversos organismos simultáneamente y representan una gran fuente de alimentación (Martinez, 1999). A pesar de que los estudios de interacciones en las comunidades naturales no son infrecuentes (Jordano et al., 2003) la mayoría de los estudios con insectos inductores de agallas se han enfocado en estudiar su interacción en base a factores bióticos y abióticos, dejando de lado las interacciones tróficas entre las especies, y como estos factores abióticos estructuran los ensamblajes tróficos de las comunidades naturales de estos insectos herbívoros con sus plantas hospederas y enemigos naturales. Por ello, el objetivo principal de este trabajo fue estudiar la interacción de insectos inductores de agallas en *Quercus castanea* mediante la elaboración sus redes tróficas cuantitativas ya que el enfoque de redes complejas al estudio de las interacciones planta-insecto ofrece herramientas integradoras que permiten comprender el funcionamiento de sistemas mega diversos en ecología de las interacciones planta-animal (Jordano et al., 2009). El análisis de estas redes tróficas nos permitirá detectar patrones estructurales y comparar diferencias entre las comunidades naturales de las interacciones tróficas planta-insectos inductores de agallas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se ubicó dentro de la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán, México, localizada en el sistema volcánico transversal entre los 19°30' y los 20°05' de latitud norte y los 100°35' y 101°30' de longitud oeste, con una superficie de 4026 km² (González, 2003). Esta cuenca es una unidad hidrológica que presenta un gradiente hídrico de 600 a 1500 mm de lluvia promedio anual (García, 1988) en la cual se distribuyen diferentes especies de *Quercus*. Para esta zona se han reportado 14 especies, algunas asociados a sitios secos (i.e., *Q. deserticola*), otras a sitios húmedos (i.e., *Q. laurina*) y otras con una mayor distribución bajo diferentes condiciones hídricas (i.e., *Q. castanea*). Se eligieron cuatro sitios dentro de la cuenca de Cuitzeo (1. Umécuaro: 19° 32' N, 101° 15' W; 2. Atécuaro: 19° 37' N, 101° 11' W; 3. Lagunillas: 19° 35' N, 101° 23' W y Pico del águila: 19° 37' N, 101° 20' W) en los que se encuentren presentes poblaciones de *Q. castanea*. Estos sitios se encuentran en un gradiente de precipitación anual (950-1200 mm). Umécuaro es el sitio más seco con 950 mm de precipitación media anual; 2. Atécuaro presenta 1000 mm de precipitación media anual; 3. Lagunillas presentan 1150 mm de precipitación media anual; y 4. Pico del águila representa al sitio más húmedo con 1200 mm de precipitación media anual.

Sistema de estudio

Los insectos inductores de agallas asociados a sistemas templados por lo general pertenecen al orden Hymenoptera (avispa), son insectos que tienen la capacidad de modificar los niveles nutritivos de los tejidos de sus plantas hospederas, alterando los patrones de crecimiento vegetal, dando como resultado la formación de estructuras denominadas agallas (Ananthakrishnan, 1984).

Las agallas de avispa (Hymenoptera) que pertenecen a la familia Cynipidae constituyen uno de los grupos más grande de insectos inductores de agallas (Cornell, 1983; Price, 1987; Stone, 2002) con 1368 especies (Ronquist, 1999). Los cinípidos de encinos forman la tribu Cynipini, uno de los seis tribus de avispa de agalla de la familia Cynipidae, dentro de la cual Cynipini es la tribu más grande con 974 especies en 44 géneros (principalmente en el hemisferio norte) (Ronquist, 1999). La formación de agallas

Cynipidae es una interacción entre el insecto y la planta hospedante, donde la avispa de las agallas Cynipidae influye en el desarrollo de la planta para formar nuevas estructuras que protege y alimenta el desarrollo de las larvas (Askew, 1984; Stone et al., 2002).

Elegimos este gremio de insectos herbívoros por varias razones. En primer lugar porque en sistemas templados las especies de plantas hospederas más comunes asociadas a estos insectos inductores de agallas pertenecen al género *Quercus*, el cual presenta alrededor de 600 especies en todo el mundo y crecen en diversos hábitats (Price, 2005) y las avispas de la familia Cynipidae son los insectos más frecuentes (Kinsey, 1920; Bronner, 1983). En segundo lugar porque las agallas han sido modelo de estudio en interacciones debido a que presentan un micro hábitat discreto con comunidades de insectos relativamente cerradas y especializadas (Stone y Schonrogge, 2003), esto hace a los insectos formadores de agallas excelentes herramientas para los estudios ecológicos, e ideales para comparar la diversidad de especies entre los diferentes hábitats (Fernandes y Price 1988; Fernandes et al., 1995). En tercer lugar porque que directa o indirectamente controlan la disponibilidad de recursos de la planta afectando a otros organismos de diferentes niveles tróficos y causando cambios en las interacciones bióticas (Jones et al., 1994). En cuarto lugar porque las especies de insectos inductores de agallas presentan una rica fauna de enemigos naturales, incluyendo depredadores, inquilinos y parasitoides, siendo muchos de estos específicos en sus agallas hospederas (Price, 2005).

Método de muestreo

Para cada sitio de estudio se marcaron 30 árboles de *Q. castanea* y en cada individuo se colectaron ramas al azar para todo el dosel arbóreo (inferior, medio y superior). Todas las agallas colectadas en cada sitio fueron separadas por individuo y por morfoagalla en recipientes de plástico cubiertos con una malla para evitar que los adultos emergentes escapen. Mediante esta técnica todas las morfoagallas colectadas en el campo fueron criadas en el laboratorio donde los adultos emergentes y sus parasitoides fueron conservados y preservados con etanol al 70% para su identificación taxonómica. Se realizaron censos mensuales de cada individuo para realizar las colectas de agallas en todos los sitios de estudio durante la temporada húmeda.

Construcción de la red

Utilizamos redes tróficas cuantitativas para proporcionar una descripción de la estructura y composición de las comunidades de insectos inductores de agallas asociados a *Quercus castanea* en sitios con diferente gradiente de humedad. Para construir la red obtuvimos información cuantitativa de las interacciones dentro de cada nivel trófico y entre sitios, es decir, se obtuvieron datos de abundancia de los insectos inductores de agallas y sus parasitoides. Las abundancias de los insectos inductores sobre *Quercus castanea* se estimaron mediante el número de agallas por morfoagalla diferente presente en los individuos de *Quercus castanea* dentro de cada sitio. La abundancia de parasitoides se calculó del mismo modo, contando el número individual de parasitoides asociados a cada morfoagalla. Posteriormente se llevó a cabo la identificación de especies de los insectos inductores de agallas mediante la clave de Borror et al., (1976). Una vez estimada la abundancia de insectos inductores de agallas y sus parasitoides, se construyó la red trófica mediante el paquete Bipartite del software R (Dormann et al., 2008), el cual nos proporciona índices cuantitativos y parámetros ecológicos dentro de las redes tróficas que son utilizados para examinar la topología de la red, sus cambios y la contribución de cada especie a la estructura de la red. Los índices en la red trófica utilizados fueron los siguientes: i) Grado (K) que representa el número de interacciones en la red, visualizada como los enlaces entre nodos (en este caso individuos y morfoagallas, ii) se utilizó H2 para mostrar el grado de especialización de la red, donde los valores cercanos a cero indican que no existe especialización y valores cercanos a 1 indican una especialización de las interacciones encontradas en la red (Blüthgen et al., 2006), iii) se utilizó conectancia (C) para describir la relación de enlaces tróficos realizadas respecto a todas las interacciones posibles entre nodos (individuos, morfoagallas), esto es la suma de los enlaces encontrados en la red dividido por el número total de celdas de la matriz (Dunne et al., 2002).

RESULTADOS

Los resultados se basaron en el análisis de 1421 agallas colectadas asociadas a 120 individuos de *Q. castanea*, con un total de 11 morfoagallas distintas a lo largo de los cuatro sitios de estudio que representan el gradiente de humedad. Los insectos inductores de agallas pertenecen a la familia Cynipinidae y los parasitoides a las familias Bethyilidae,

Braconidae, Ceraphronidae, Eulophidae, Eupelmidae, Eurytomidae, Ichneumonidae, Ormyridae, Perilampidae, Pteromalidae, Torymidae y Encyrtidae.

Se construyeron redes tróficas cuantitativas de las morfoagallas asociadas a individuos de *Q. castanea* en cada sitio (Figura 1, 2, 3, 4) y redes tróficas cuantitativas de la interacción de los insectos parasitoides asociados a las morfoagallas para cada sitio de estudio (Figura 3, 4, 5, 6). Los índices cuantitativos dentro de las redes tróficas de los insectos inductores de agallas y las redes tróficas de los insectos parasitoides por sitio se muestran en la Tabla 1.

Las redes tróficas de los insectos inductores de agallas muestran en la parte superior los nodos correspondientes a las morfoagallas de cinípidos mientras que los nodos de la parte inferior muestran a los individuos de *Q. castanea* parasitados por agallas. Los enlaces entre cada nivel trófico representan el grado (k) que es el número de interacciones por nodo o especie; el grosor de los enlaces hace referencia a la intensidad (fuerza) de la interacción y en este caso es la abundancia relativa de las morfo-especies de agallas sobre cada individuo de *Q. castanea*. Las redes tróficas de los insectos parasitoides representan en la parte superior los nodos correspondientes a cada morfo-especie de parasitoides mientras que los nodos de la parte inferior muestran las morfoagallas de cinípidos de los insectos inductores de agallas.

DISCUSIÓN

Las redes cuantitativas de las morfoagallas asociadas a los individuos de *Quercus castanea* en sitios con diferente disponibilidad de agua mostraron: 1) morfoagallas muy abundantes a lo largo de gradiente hídrico; (2) conjuntos de morfoagallas presentes en todos los sitios (morfoagalla 1, morfoagalla 3, morfoagalla 5 y morfoagalla 6) ; (3) una morfoagalla única dentro de cada sitio respectivamente (morfoagalla 2, morfoagalla7, morfoagalla 10 y morfoagalla 11), y diferencias en los valores de conectancia y especialización de la red (Tabla 1).

Particularmente las redes nos muestran en términos generales los diferentes aspectos de organización de los insectos inductores de agallas, las conexiones tróficas y la interacción entre sitios asociados a especies de *Q. castanea* en sitios con diferente disponibilidad de agua. Nuestras redes tróficas cuantitativas mostraron diferentes niveles de especialización y conectancia. Los valores de conectancia entre las redes presentes en sitios con diferente disponibilidad de agua, fueron análogos (Tabla 1), a excepción de Lagunillas que presenta el nivel más alto de conectancia (0.32) lo que nos habla de un sistema bien conectado, lo que se corrobora con el alto número de interacciones relativas a los otros sitios. La especialización de la red o H2 mostró que sitios con menor disponibilidad de agua presentaron valores altos de H2 (0.58, 0.54) y los sitios con mayor disponibilidad de agua presentaron valores bajos de H2 (0.43, 0.36), lo cual sugiere que los sitios más estresados hídricamente presentan redes especialistas mientras que en los sitios húmedos las redes son más generalistas. Las redes cuantitativas revelaron que los enlaces que suceden entre los sitios difieren sistemáticamente, por lo que la composición de interacciones tróficas mostro características peculiares donde los enlaces muestran que los insectos inductores de agallas no interactúan de forma similar con cada individuo y ii) que factores abióticos como el gradiente de humedad asociado a cada sitio genera cambios en la topología de interacciones de la red entre sitios y entre redes. Por ello concluimos que la variación espacial (en el gradiente de humedad) de las redes de interacciones tróficas de IIA asociados a *Q. castanea* sugieren que posiblemente factores abióticos (i.e. precipitación, humedad relativa, exposición solar) generen cambios en la composición de especies y su contribución a la estructura de la red. La literatura reporta que los niveles de herbivoría pueden ser modificados tanto por fuerzas ascendentes, determinadas por los recursos abióticos y las plantas, como por fuerzas descendentes, producto del control de los herbívoros ejercido por sus enemigos naturales (Power, 1992) debido a que podrían mantener los niveles de herbivoría bajo control mediante la regulación de los tamaños poblacionales de los herbívoros (Hairston et al., 1960). Diversos estudios han mostrado evidencia de que los efectos “bottom-up” en las interacciones cinípido planta hospedera (Stone et al., 2002), sin embargo, ningún estudio ha mostrado claramente los efectos “top-down” de estas avispa sobre la dinámica poblacional de los encinos (Stone et al., 2002).

Muchos de los estudios de redes tróficas se han basado en explicar las interacciones tróficas (Rott, 2000, van Veen et al., 2006; Novotny et al., 2010; Hirao, 2008, Lewis et al., 2002) y algunos de los procesos antropogénicos sobre la estructura y especialización de redes tróficas (Tylianakis et al. 2006, 2007) otros han evaluado procesos (bióticos y abióticos) “top-down” y “bottom-up” en la estructura de las redes tróficas (Schönenrogge et al., 2000). Sin embargo, el presente estudio es el primero en reportar redes tróficas cuantitativas de sistemas especializados como el de inductores de agallas en relación a un gradiente abiótico (humedad), lo cual contribuye a entender los procesos de especialización de estas interacciones tróficas y como especies de insectos inductores menos susceptibles al estrés hídrico pueden reemplazar a especies de inductores más sensibles a la desecación. Estas modificaciones en el ensamble trófico permitirán comprender la interacción desde una perspectiva geográfica, ecológica y adaptativa. Está documentado que el alto grado de especialización de los insectos inductores de agallas sobre sus plantas hospederas puede estar relacionado por: i) la disponibilidad de tejidos indiferenciados de la planta que están presentes solo en determinado tiempo durante cierta estación (Weis y Walton, 1988; Yucama, 2000) ya que la formación de la agalla requiere necesariamente de tejidos indiferenciados (Weis et al., 1988) y ii) por factores indirectos como el clima, que pueden alterar los sitios y modificar la estructura de la comunidad de insectos inductores de agallas. Además, la preferencia de un hábitat para los insectos inductores de agallas se basa en la calidad nutricional de las plantas hospederas, en el contenido de fenoles, azúcares y nitrógeno (Weis y Walton, 1988). Las condiciones ecológicas y presiones evolutivas que conducen a reducir amplitud de la dieta de insectos herbívoros han recibido considerable atención (Ehrlich y Raven, 1964; Futuyma, 1983; Jaenike, 1990). La elección de la planta hospedera es muy importante para los insectos herbívoros debido a que las plantas hospederas representan el recurso más importante para una gran diversidad de organismos, su calidad nutricional, dureza foliar, humedad y metabolitos secundarios, determinan la relación con sus herbívoros, por lo que algunos insectos herbívoros se alimentan únicamente de una sola especie de planta (e.g. insectos especialistas). Sin embargo, algunos otros herbívoros evitan ciertos metabolitos secundarios teniendo una nutrición más generalista aunque de menor calidad nutricional (Weinig, 2003).

Las especies de insectos inductores de agallas presentan una rica fauna de enemigos naturales, incluyendo depredadores, inquilinos y parasitoides, siendo muchos de estos específicos en sus agallas hospederas (Price, 2005). Se ha determinado que el principal factor de mortalidad de algunas especies de agallas es el parasitismo (Cooper y Rieske, 2010), por lo que las avispas parasitoides son uno de los grupos más importante de enemigos naturales de herbívoros de insectos inductores de agallas (Washburn, 1981). En este estudio los insectos inductores de agallas fueron atacados por 34 -especies de insectos parasitoides, los cuales pertenecen a 12 familias (Bethylidae, Braconidae, Ceraphronidae, Eulophidae, Eupelmidae, Eurytomidae, Ichneumonidae, Ormyridae, Perilampidae, Pteromalidae, Torymidae y Encyrtidae). Está reportado que las familias Ichneumonidae, Braconidae, y Chalcidoidea, son las más importantes en términos de riqueza de especies y nivel de mortalidad (Askew, 1984; Wiebes-Rijks y Shorthouse, 1992; Stone et al., 2002; Hayward y Stone, 2005) ya que son responsables del 40-100% de mortalidad de los cinípidos.

Las redes cuantitativas de parasitoides entre sitios con diferente disponibilidad de agua mostraron: i) insectos parasitoides muy abundantes y parasitoides únicos dentro de las redes tróficas. Umécuaro presento cuatro morfo-especies únicas de parasitoides (Eulophidae ssp3, Ichneumonidae spp2, Encyrtidae sp1, Bethylidae spp2). Atécuaro presento dos morfo-especies únicas de parasitoides (Ichneumonidae sp3, Eulophidae sp1). Lagunillas presento 5 morfo-especies únicas de parasitoides (Bethylidae sp1, Braconidae sp2, Ichneumonidae sp5, Pteromalidae sp4, Torymidae sp5). Pico del águila presento 6 morfo-especies únicas de parasitoides (Eulophidae spp2, Ormyridae spp2, Pteromalidae sp2, Torymidae spp4, Eulophidae spp6, Eupelmidae spp2). La variación espacial de los parasitoides entre los sitios puede estar determinada por procesos ascendentes “bottom-up” (i.e. calidad nutricional, defensa química). Esta reportado que la calidad nutricional, características químicas y morfológicas de las plantas (Coley y Kursar, 1996; Pérez-Harguindeguy et al., 2003) pueden determinar la cantidad de energía y nutrientes disponible para los herbívoros. Particularmente una mala calidad de la planta disminuye la densidad de población de herbívoros, así como el desempeño de enemigos naturales, en contraparte una buena calidad nutricional de la planta aumenta la abundancia de herbívoros así como el desempeño de enemigos naturales (Hunter y Price 1992; Nakamura et al., 2005; Kagata y

Ohgushi, 2006). La calidad nutricional afecta directamente las interacciones tróficas al influir en la morfología, el comportamiento y la historia de vida de los insectos (Underwood y Rausher, 2000; Harvey et al., 2003), e indirectamente está determinando la abundancia de los insectos parasitoides. Los efectos en cascada de procesos ascendentes “bottom-up” son poco estudiados, pero son comunes en los sistemas terrestres como una fuerza estructuradora (Hunter y Price 1992; Denno et al., 2002), ii) Conjuntos de parasitoides compartidos presentes entre las redes tróficas, esto puede ser debido a que las diferentes tribus de la familia Cynipidae son comúnmente atacado por los mismos géneros de parasitoides (Csóka et al., 2005) y iii) Asociaciones diferentes en los hospederos de insectos parasitoides dentro de las redes tróficas, lo cual podría estar determinada por la especificidad al hospedero: Está documentado que algunas especies de parasitoides son generalistas, siendo capaz de utilizar varias especies de hospederos, mientras que otros son especialistas, pudiendo desarrollarse en una sola especie de hospedero (Stuart, 2001), particularmente las comunidades de cinípidos en encinos se caracterizan por gran número de especies polífagos y un número limitado de parasitoides especialistas (Askew, 1984),

Además, las redes cuantitativas de insectos inductores de agallas, revelaron cambios en la topología de la red trófica ya que difieren sistemáticamente entre los sitios con diferente disponibilidad de agua. Los valores de especialización de la red de parasitoides indican que las redes tróficas tienden a ser especialistas particularmente para los sitios de Umécuaro, Atécuaro y Lagunillas, debido a los valores cercanos a uno de H_2 (Tabla 1), sin embargo la red trófica en Pico del Águila es generalista ya que presentó valores más bajos. La variación espacial de las redes a lo largo de gradiente de humedad sugiere que este factor puede estar estructurando redes más especializadas particularmente en el nivel trófico superior último, que son los insectos parasitoides.

LITERATURA CITADA

- Ananthakrishnan TN. 1984. Adaptive strategies in cecidogenous insects. In *The biology of gall insects*, ed. TN Ananthakrishnan. Oxford y IBH, New Delhi, pp. 1–9.
- Askew RR. 1984. The biology of gallwasps. In *The biology of galling insects*, ed. Ananthakrishnan TN. New Delhi: Oxford and IBH Publishing Co, pp. 223–271.
- Borror DJ, DeLong DM, Triplehorn CA. 1976. *An Introduction to the Study of Insects*. Fourth Edition Holt Rinehart Winston. 852pp.
- Briand, F., and J. E. Cohen. 1984. Community food webs have scale-invariant structure. *Nature* 307:264–266.
- Cebrian J, Lartigue J. 2004 Patterns of herbivory and decomposition in aquatic and terrestrial ecosystems. *Ecol. Monograph*. 74, 237–259.
- Cohen, J. E., F. Briand, and C. M. Newman. 1990. *Community food webs: data and theory*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Coley, P.D. & Barone J.A. 1996. Herbivory and plant defense in tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:305-335.
- Cornell HV. 1983. The secondary chemistry and complex morphology of galls formed by Cynipidae (Hymenoptera): why and how?. *The American Midland Naturalist*. 110:225–23.
- Csóka Gy, Stone GN, Melika G. 2005. The biology, ecology and evolution of gall wasps. In *Biology, ecology and evolution of gallinducing arthropods*, eds. A Raman, CW Schaefer, TM. Withers. Enfield, New Hampshire: Science Publishers, pp. 573–642.
- Dirzo, R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbivoro en "Los Tuxtlas", Veracruz. *Revista de Biología Tropical* 35: 119–131
- Dunne JA, Williams RJ, Martínez ND. 2002. Food web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 99:12917–12922
- Elton C. 1927. *Animal ecology*. Macmillan, New York, New York, USA.

- Hartley SE, Lawton JH. 1992. Host manipulation by gall- insects: A test of the nutrition hypothesis. *Journal of Animal Ecology*. 61: 113–119.
- Hayward A, Stone GN. 2005. Oak gall wasp communities: evolution and ecology. *Basic and Applied Ecology* 6:435–443.
- Hirao T, Murakami M. 2008. Quantitative food webs of lepidopteran leafminers and their parasitoids in a Japanese deciduous forest. *Ecol. Res.* 23:159–168
- Jordano P, Bascompte J, Olesen JM. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecol. Lett.* 6:69–81
- Jordano P, Vázquez D, Bascompte J. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. In *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*, eds. R Medel, MA Aizen, R Zamora. Universitaria, S.A. Santiago de Chile. pp. 17–41
- Kinsey AC. 1936. The origin of higher categories in Cynips. Indiana University Publications, Science Series, pp. 334.
- Lewis, O.T., Memmott, J., Lasalle, J., Lyal, C.H.C., Whitefoord, C. & Godfray, H.C.J. 2002. Structure of a diverse tropical forest insect-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 71, 855–873.
- Martinez ND, Hawkins BA, Dawah HA, Feifarek BP. 1999. Effects of sampling effort on characterization of food-web structure. *Ecology* 80:1044–55
- Memmott J, Godfray HCJ. 1994. The use and construction of parasitoid webs in community ecology. In *Parasitoid Community Ecology*, ed. BA Hawkins, W Sheehan, pp. 300–17. Oxford: Oxford Univ. Press
- Müller CB, Adriaanse ICT, Belshaw R, Godfray HCJ. 1999. The structure of an aphid-parasitoid community. *J. Anim. Ecol.* 68:346–370
- Novotny V. 2010. Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant – herbivore food webs from a tropical forest. *J. Anim. Ecol.* 79:1193–1203

- Rott AS, Godfray HCJ 2000. The structure of a leafminer–parasitoid community. *J Anim Ecol* 69:274–289
- Ronquist F. 1999. Phylogeny, classification and evolution of the Cynipoidea. *Zoologica Scripta*. 28:139–164.
- Schoonrogge, K., Walker, P. & Crawley, M.J. (2000) Parasitoid- and inquiline attack in the galls of four alien, cynipid gall wasps: host switches and the effect on parasitoid sex ratios. *Ecological Entomology*, 25, 1±12.
- Stone GN, Schönrogge K, Atkinson RJ, Bellido D, Pujade-Villar J. 2002. The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera:Cynipidae). *Annual Review of Entomology*. 47:633–668.
- Stuart AW. 2001. Parasitoids. *Nature*
- Tylianakis JM. 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host – parasitoid food webs. *Nature*. 445:202–205
- Valladares GR, Salvo A, Godfray HCJ. 2001. Quantitative food webs of dipteran leafminers and their parasitoids in Argentina. *Ecol Res*. 16:925–939
- van Veen, F.J.F., Morris, R.J. & Godfray, H.C.J. 2006. Apparent competition, quantitative food webs and the structure of phytophagous insect communities. *Annual Review of Entomology*, 51: 187-208
- Waser NM, Ollerton J. 2006 Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization. Chicago, IL The University of Chicago Press.
- Washburn JO, Cornell HV. 1981. Parasitoids, patches, and phenology: their possible role in the local extinction of a cynipid gall wasp population. *Ecology*. pp. 1597–1607
- Weis AE, Walton R, Crego CL. 1988. Reactive tissue sites and the population biology of gall makers. *Annual Review of Entomology*. 33:467–486.

TABLAS

Tabla 1.

Valores cuantitativos de las redes tróficas dentro de cada sitio

Red cuantitativa	<i>H2</i>	<i>Conectancia</i>	Grado (k)
Agallas			
<i>Umécuaro</i>	0.58	0.27	61
<i>Atécuaro</i>	0.54	0.22	57
<i>Lagunillas</i>	0.43	0.32	80
<i>Pico del águila</i>	0.36	0.23	56
Parasitoides			
<i>Umécuaro</i>	0.94	0.35	16
<i>Atécuaro</i>	0.67	0.27	16
<i>Lagunillas</i>	0.65	0.23	18
<i>Pico del águila</i>	0.34	0.33	23

LEYENDA DE FIGURAS

Figura 1. Rede trófica cuantitativa que muestra la interacción de insectos inductores de agallas asociados a los individuos de *Q. castanea* para el sitio de Umécuaro.

Figura 2. Rede trófica cuantitativa que muestra la interacción de insectos inductores de agallas asociados a los individuos de *Q. castanea* para el sitio de Atécuaro

Figura 3. Rede trófica cuantitativa que muestra la interacción de insectos inductores de agallas asociados a los individuos de *Q. castanea* para el sitio de Lagunillas.

Figura 4. Rede trófica cuantitativa que muestra la interacción de insectos inductores de agallas asociados a los individuos de *Q. castanea* para el sitio de Pico del Águila.

Figura 5. Rede trófica cuantitativa que muestra la interacción de los insectos parasitoides asociados a los insectos inductores de agallas para el sitio de Umécuaro.

Figura 6. Rede trófica cuantitativa que muestra la interacción de los insectos parasitoides asociados a los insectos inductores de agallas para el sitio de Atécuaro.

Figura 7. Rede trófica cuantitativa que muestra la interacción de los insectos parasitoides asociados a los insectos inductores de agallas para el sitio de Lagunillas.

Figura 8. Rede trófica cuantitativa que muestra la interacción de los insectos parasitoides asociados a los insectos inductores de agallas para el sitio de Pico del Águila.

FIGURAS

Umécuaro

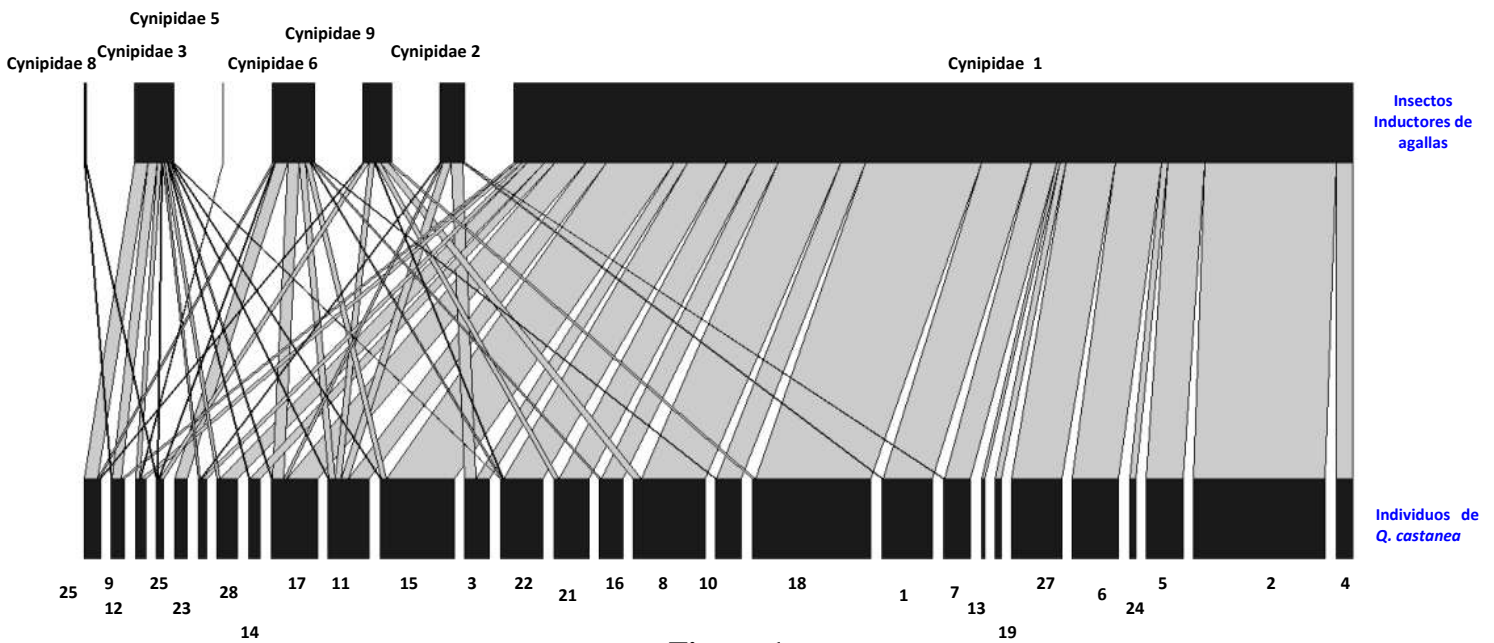


Figura 1

Atécuaro

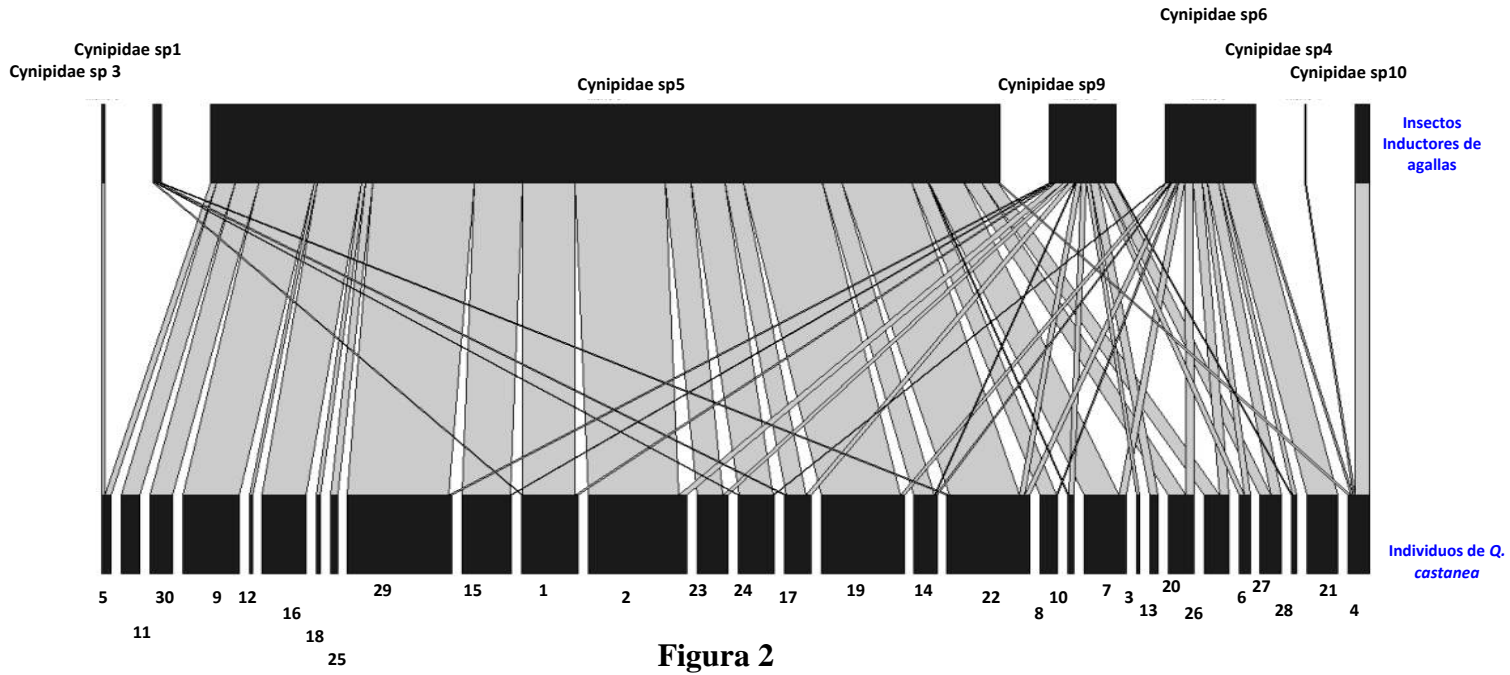


Figura 2

Lagunillas

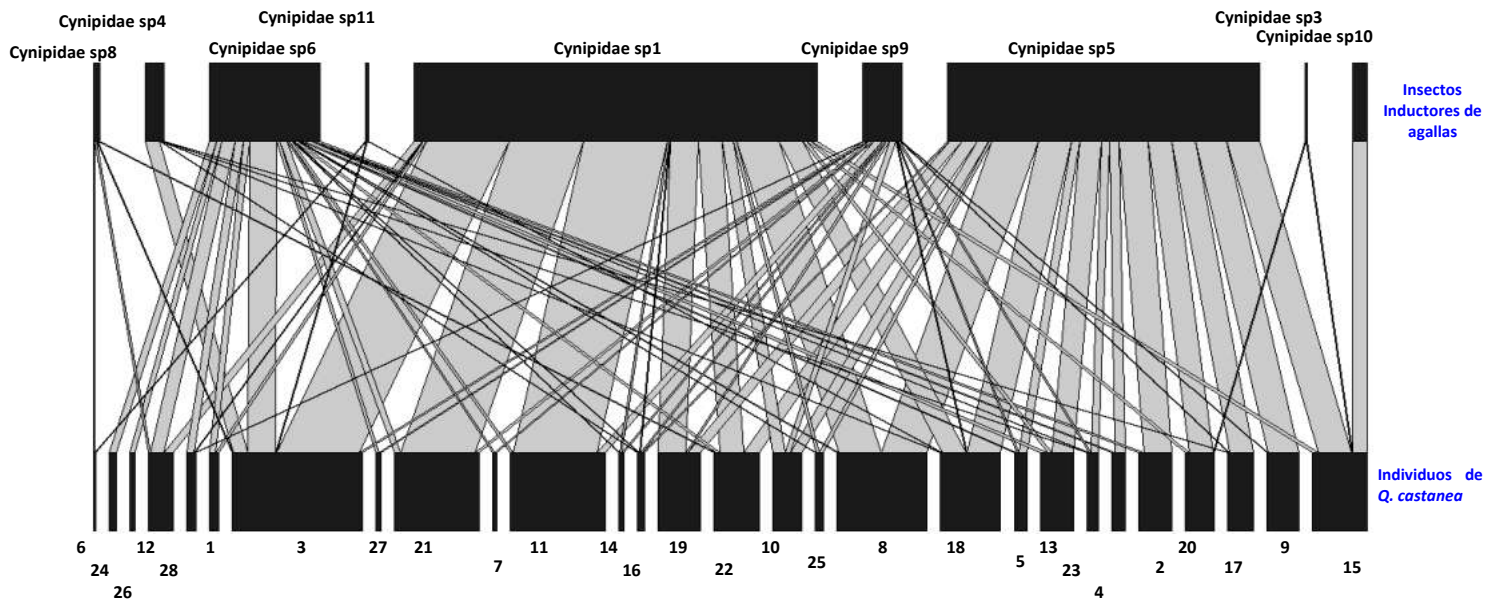


Figura 3

Pico del Águila

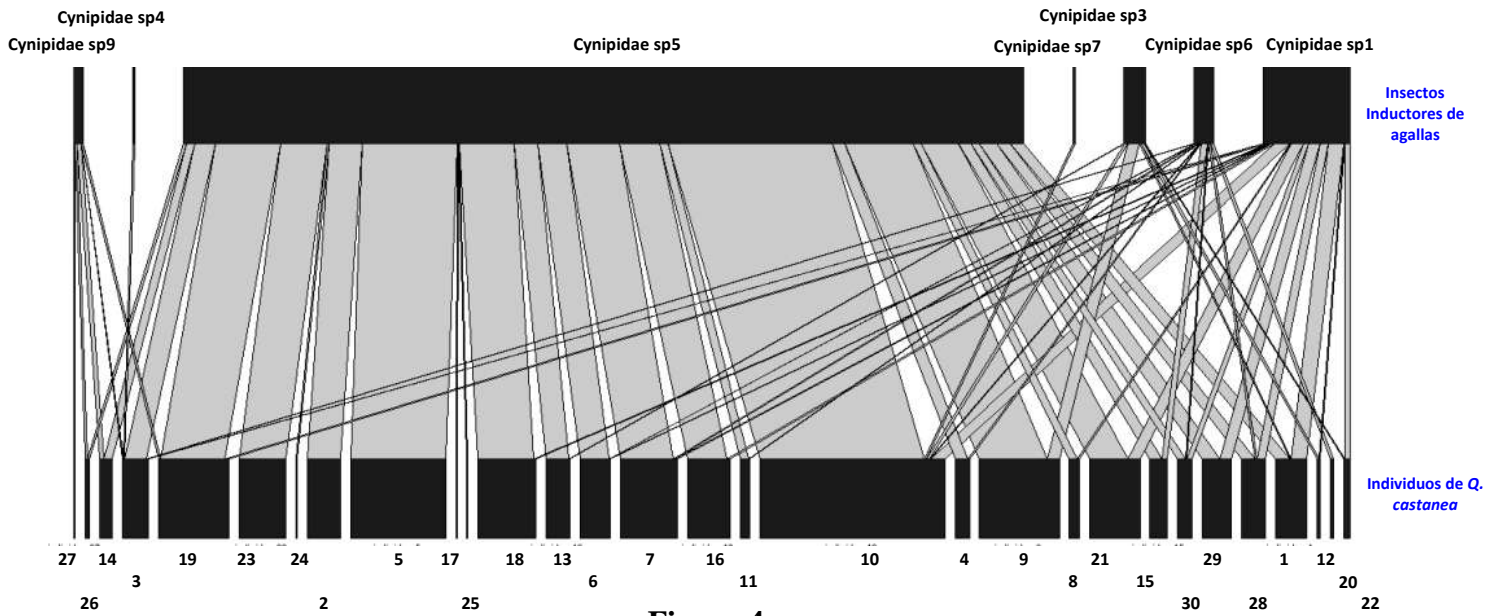


Figura 4

Umécuaro

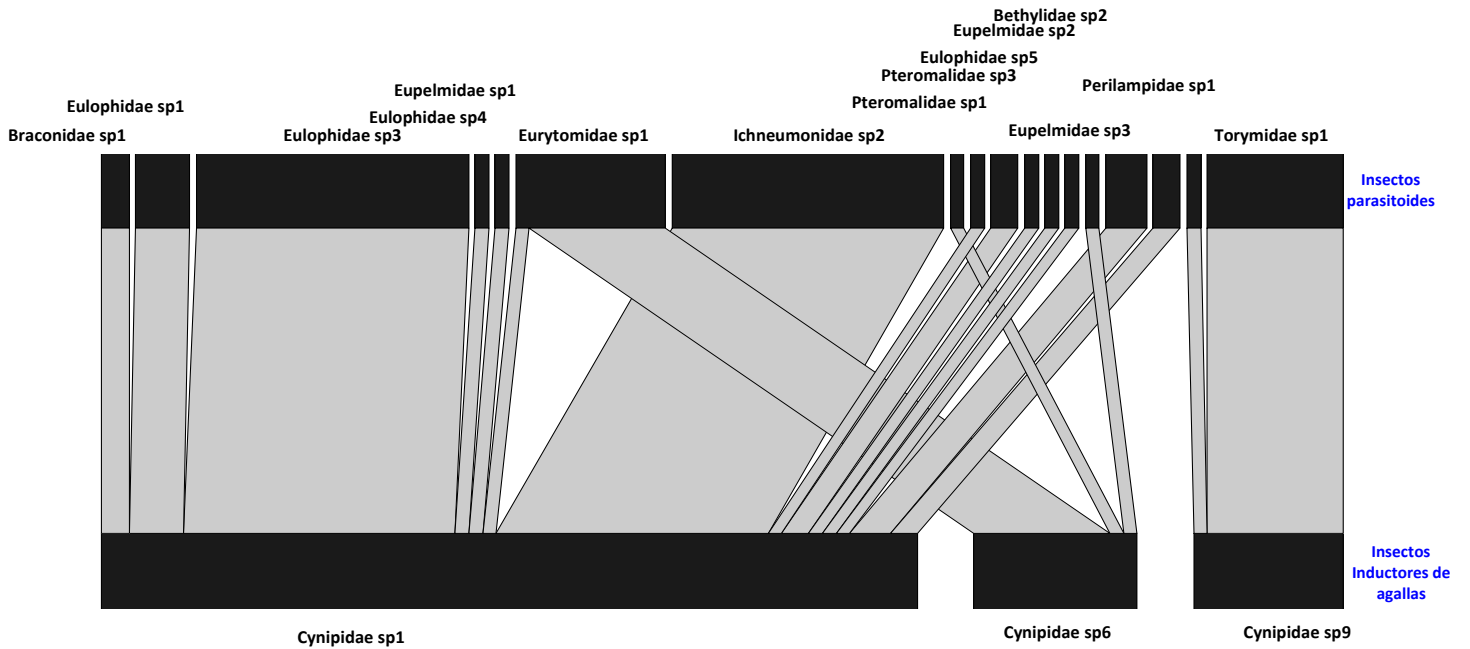


Figura 5

Atécuaro

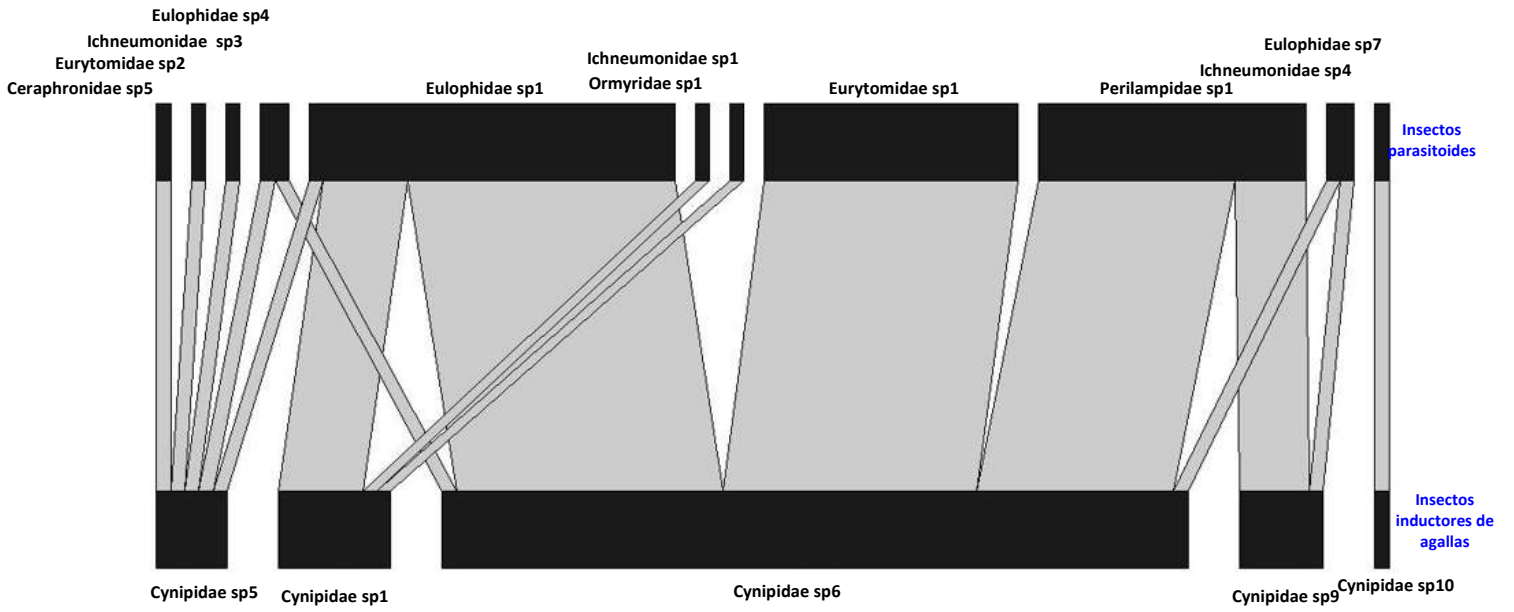


Figura 6

Lagunilla

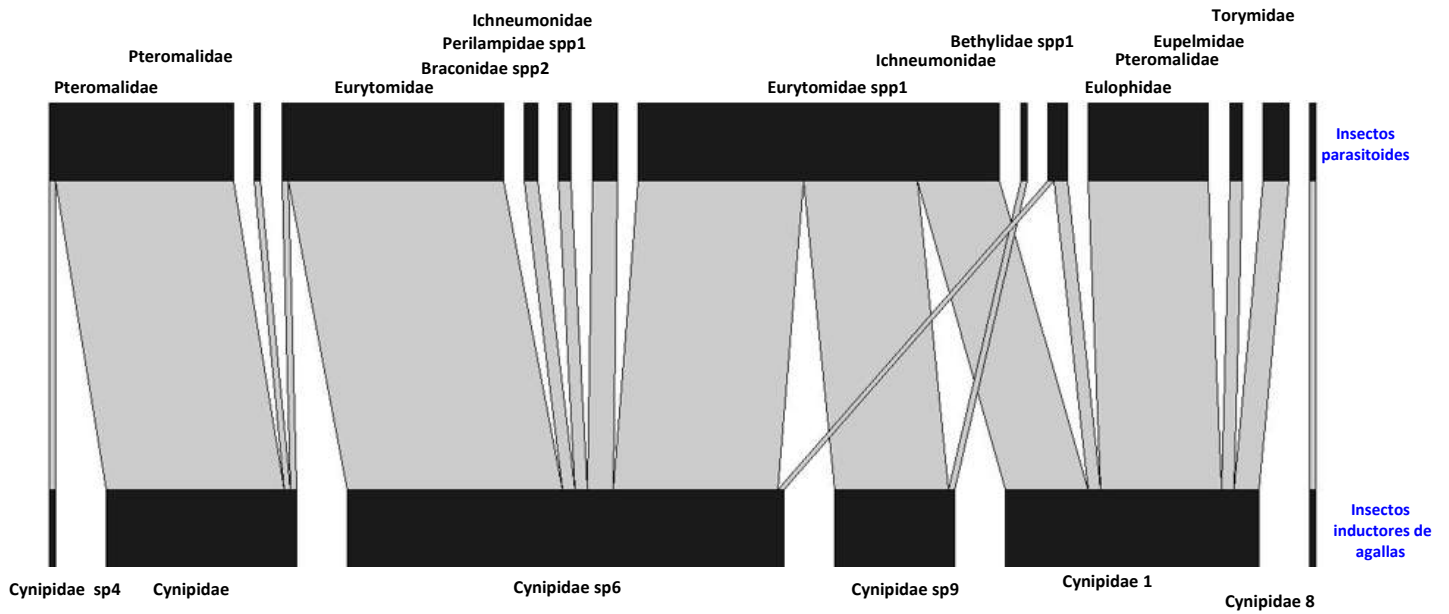


Figura 7

Pico del Águila

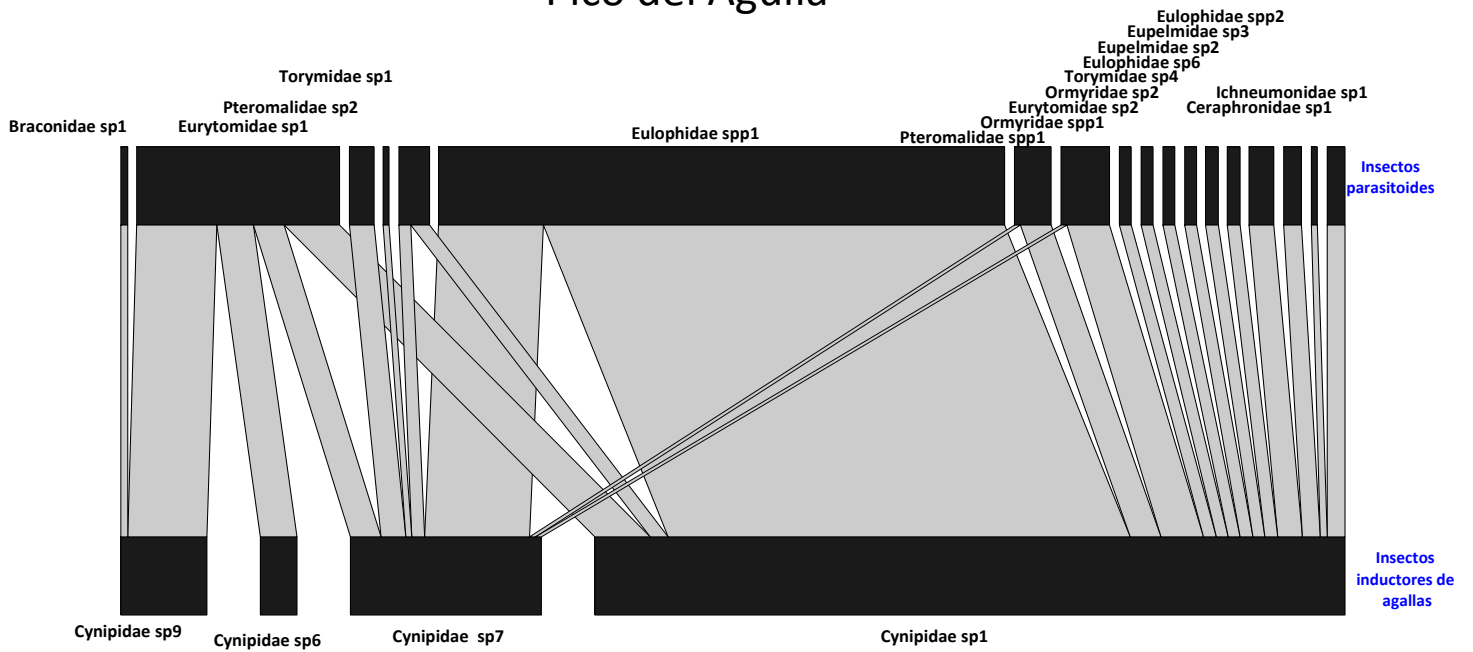


Figura 8

DISCUSIÓN GENERAL

Las agallas han sido modelo de estudio en interacciones debido a que presentan un micro hábitat discreto con comunidades de insectos relativamente cerradas y especializadas (Stone y Schonrogge, 2003) y a que la morfología de la gallas está determinada principalmente por el formador de agallas, no por la planta hospedera, por lo que la agallas pueden ser consideradas un fenotipo extendido (Stone, 2003) del insecto agallero; lo cual hace a los insectos formadores de agallas excelentes herramientas para los estudios ecológicos, e ideales para comparar la diversidad de especies entre los diferentes hábitats (Fernandes y Price 1988; Fernandes et al., 1995). Y debido a que los bosques de encinos presentan una amplia distribución en diferentes condiciones hídricas en el centro del país (Valencia, 2004), los hace muy interesantes para evaluar como factores ambientales como el gradiente hídrico afectan la estructura de los insectos inductores de agallas y su interacción con encinos, además dentro de los sistemas templados las especies de plantas hospederas más comunes asociadas a estos insectos inductores de agallas pertenecen al género *Quercus* el cual presenta alrededor de 600 especies en todo el mundo y crecen en diversos hábitats (Price, 2005) otro aspecto importante de hacer este estudio en sistemas templados radica en que la mayoría de los estudios de insectos inductores de agallas se han basado en sistemas tropicales (Fernández y Price, 1988; Blanche y Westoby, 1995; Cuevas-Reyes et al., 2003), Por lo que la documentación de la biodiversidad y estructura de los insectos inductores de agallas y sus interacciones con los encinos es importante para el desarrollo de estrategias de conservación y manejo, además considerando que los insectos representan la mayoría de la biota mundial (Lowman y Wittman, 1996) y en México, los bosques de encinos son muy importantes ya que ocuparon el 17% de la superficie de los sistemas forestales (Rzedowski, 1991) y es uno de los centro de diversificación con 161 especies del genero *Quercus* de las cuales 109 son endémicas del país, lo que hace a estos bosques relevantes por su alta diversidad y endemismos (Valencia, 2004).

Además, si deseamos mantener la riqueza biológica de nuestro planeta y ecosistemas saludables para el futuro, debemos desarrollar un profundo entendimiento acerca de cómo los procesos ecológicos y evolutivos continuamente moldean las interacciones entre plantas y animales (Thompson, 2009).

Es importante estudiar las interacciones antagónicas de los insectos herbívoros ya que nos permiten comprender los factores que influyen durante esta interacción pero también es igualmente importante que estas interacciones antagónicas se estudien a través de sus enlaces tróficos ya que las interacciones ecológicas planta-insecto representan la red que aglutina las especies presentes en los ecosistemas y son por lo tanto la estructura desde la cual se despliega la biodiversidad, por lo que el estudio de los factores que afectan la comunidad de herbívoros y las redes tróficas en el dosel representan un sistema ideal para entender diferentes procesos ecológicos en interacciones planta-animal (Tovar-Sánchez et al. 2004).

Los estudios de redes tróficas asociados a interacciones antagonistas son muy pocos, aún cuando las plantas interactúan con diversos organismos simultáneamente y representan una gran fuente de alimentación (Martinez, 1999) y los insectos, son reconocidos puntualmente por este consumo de follaje en un gran variedad de comunidades vegetales, incluyendo bosques templados y tropicales (Crawley, 1983; Dirzo, 1987; Coley y Barone, 1996). Estudiar los factores que afectan la comunidad de herbívoros y las redes tróficas en el dosel representan un sistema ideal para entender diferentes procesos ecológicos en interacciones planta-animal (Tovar-Sánchez et al., 2004). Sin embargo existen pocos estudios de redes tróficas con encinos, a pesar de ser un género de la familia Fagaceae, que presenta una gran distribución en todo el mundo, lo podemos encontrar en casi todos los bosques templados del Hemisferio Norte, así como en algunas regiones tropicales y subtropicales del mismo, además de ser de gran interés debido a su importancia ecológica y económica (Valencia, 2004).

El enfoque de redes complejas al estudio de las interacciones planta-insecto ofrece herramientas integradoras (Jordano et al., 2009) que permiten comprender el funcionamiento de sistemas mega diversos en ecología de las interacciones planta-animal. Ya que las interacciones planta-animal son tan variadas y frecuentes que sería implícitamente imposible encontrar una planta sin algún tipo de relación con el reino animal (García, 2009). Estudiar las interacciones bióticas bajo los modelos de redes tróficas resulta un marco adecuado para estudiar la estructura de las comunidades, las conexiones tróficas entre las especies y el flujo de energía, para así entender como es el ordenamiento de los organismos dentro de los sistemas ecológicos (Lawler y Morin, 1993).

CONCLUSIONES

- La disponibilidad de agua es un factor abiótico importante que genera cambios en la ecología de las interacciones de insectos inductores de agallas en sistemas templado asociados a especies de *Quercus castanea*.
- La asociación de agallas en sistemas templados está asociada a sitios más húmedos donde una mayor precipitación específica de una comunidad conlleva cambios en la naturaleza ecológica de las interacciones bióticas de los insectos inductores de agallas.
- Las condiciones abióticas generan cambios en las interacciones bióticas de los insectos inductores de agallas favoreciendo su abundancia en los sitios con mayor disponibilidad de agua y fertilidad del suelo.
- Los sitios más húmedos representan nichos potenciales para los IIA puesto que las plantas no están bajo estrés ambiental y las condiciones favorecen nichos con mejor calidad nutricional lo cual favorecen la abundancia de los insectos inductores de agallas en los sitios más húmedos.
- Los insectos inductores de agallas son sensibles a la variación en los factores abióticos como la disponibilidad del agua del medio ambiente local y fertilidad del suelo debido a que presentan variación en su abundancia entre sitios con diferente disponibilidad de agua y fertilidad del suelo.
- Las interacciones de los insectos inductores de agallas pueden cambiar a través de gradientes abióticos.
- La riqueza de agallas no está determinada por factores abióticos como la disponibilidad de agua y fertilidad del suelo para *Quercus castanea*.

APÉNDICE

Apéndice 1. Figuras

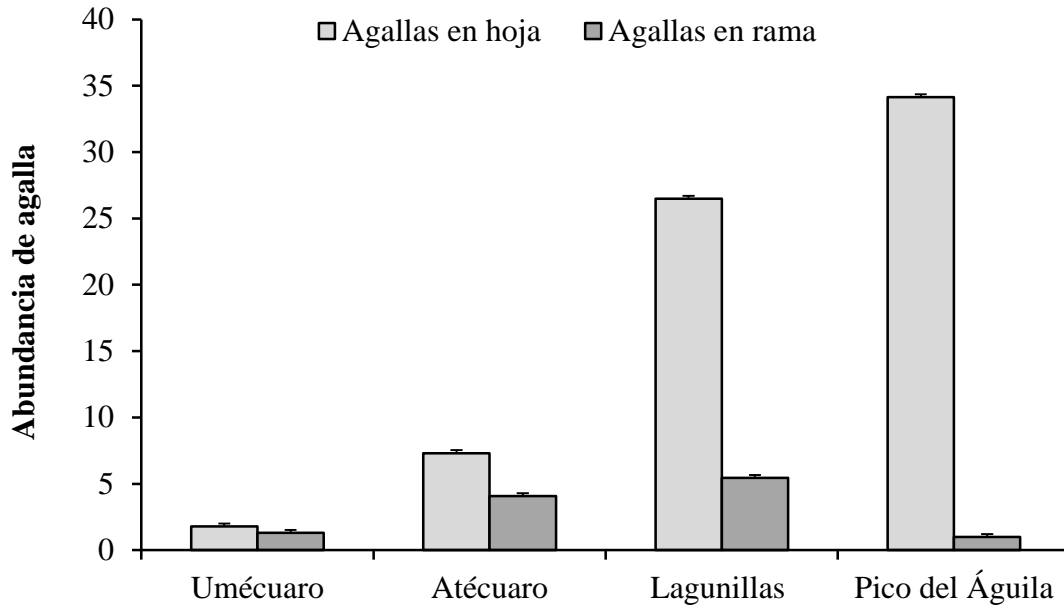


Figura 1. Comparación en la abundancia de agallas entre los diferentes órganos (i.e. ramas vs hojas) asociado sitios con diferente disponibilidad de agua

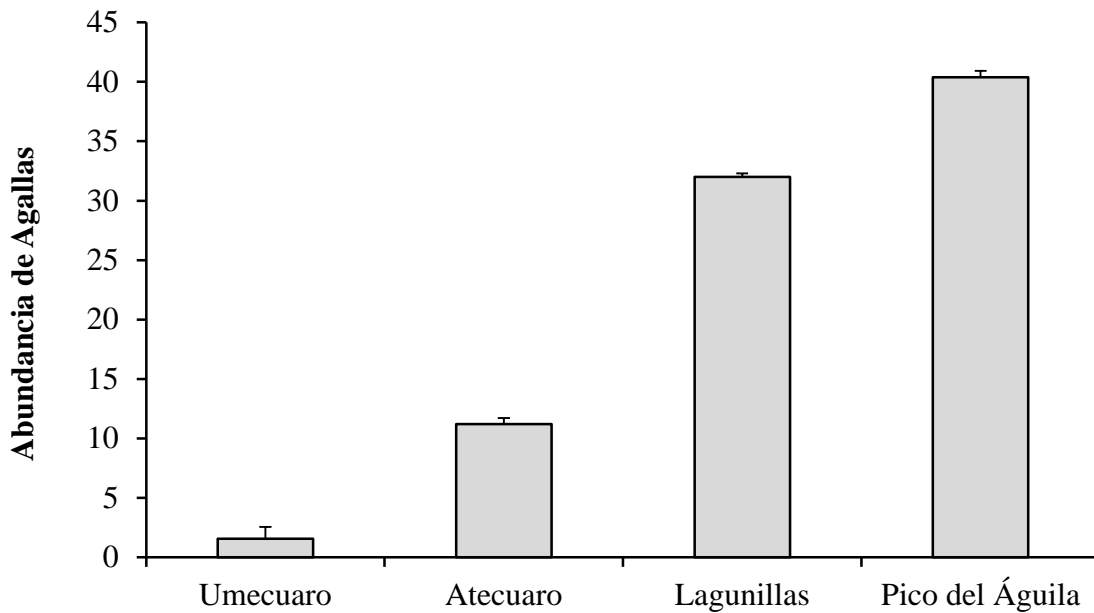


Figura 2. Comparación en la riqueza de agallas entre los diferentes órganos (i.e. ramas vs hojas) asociado sitios con diferente disponibilidad de agua

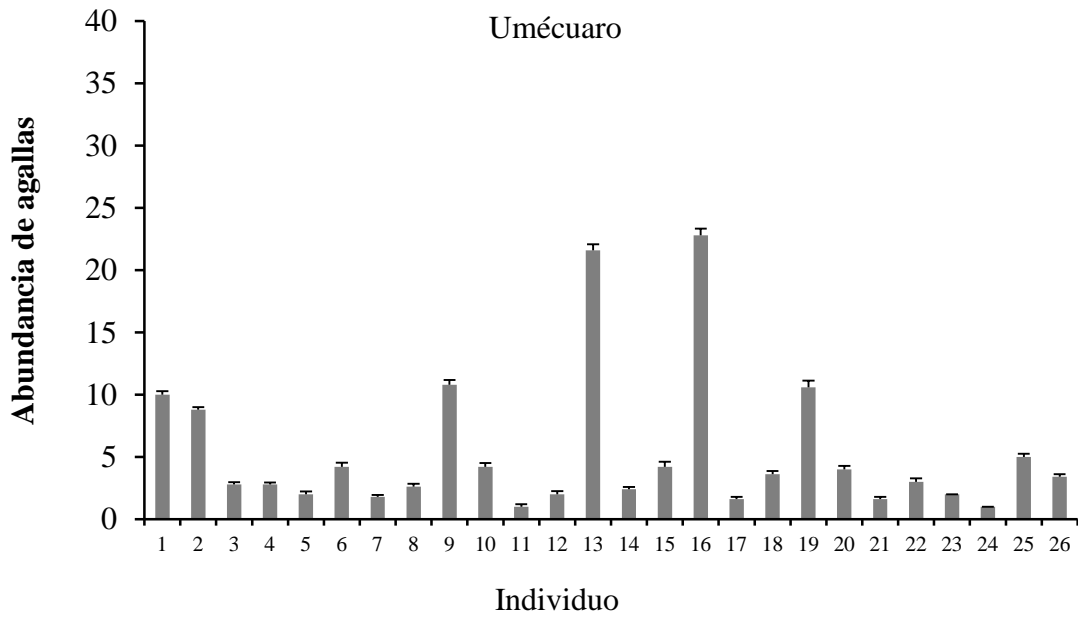


Figura 3. Comparación de la abundancia de agallas entre individuos de *Q. castanea*.

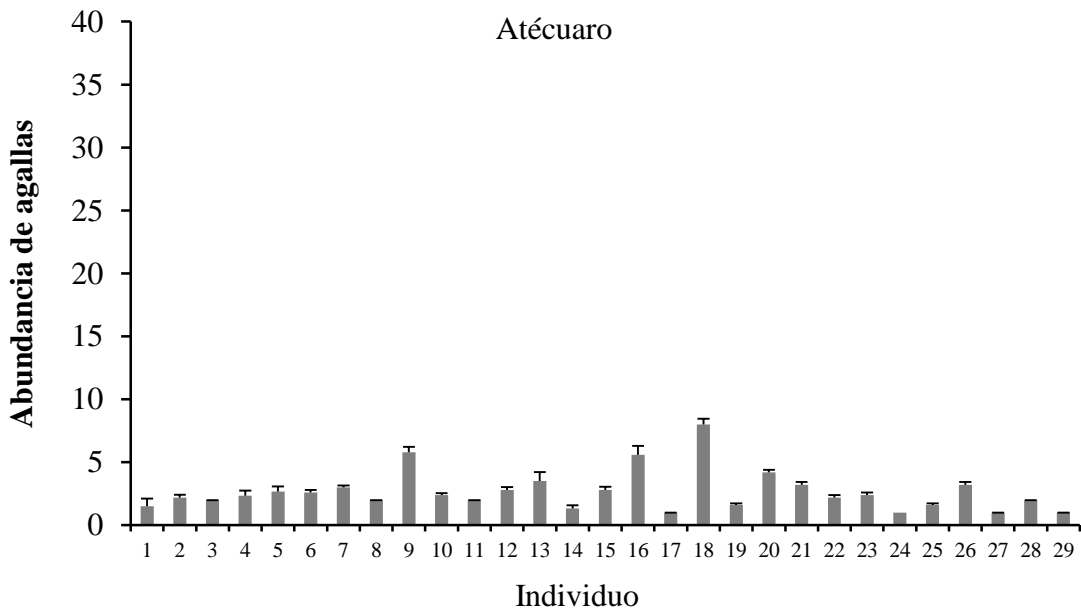


Figura 4. Comparación de la abundancia de agallas entre individuos de *Q. castanea*.

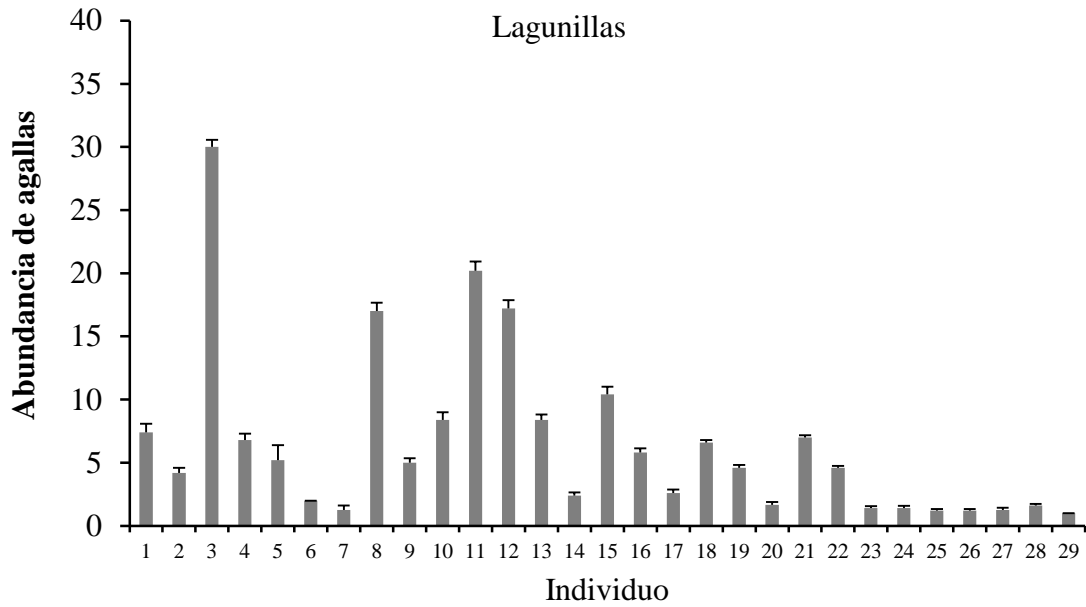


Figura 5. Comparación de la abundancia de agallas entre individuos de *Q. castanea*.

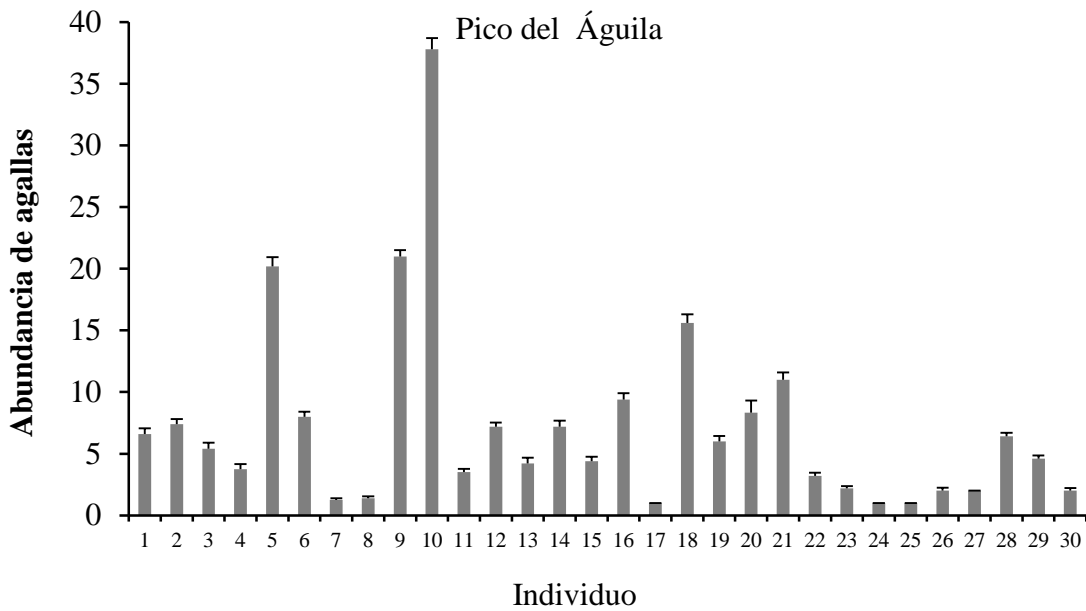


Figura 6. Comparación de la abundancia de agallas entre individuos de *Q. castanea*.

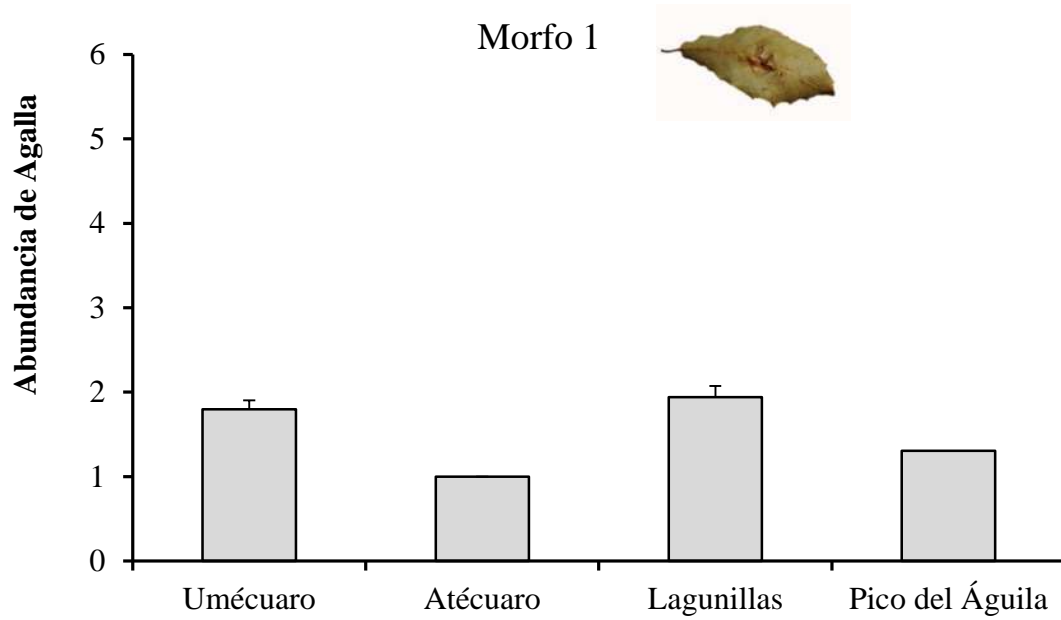


Figura 7. Comparación en la abundancia de agallas para el morfo1 (*Cynipidae* sp1) entre sitios con diferente disponibilidad de agua.

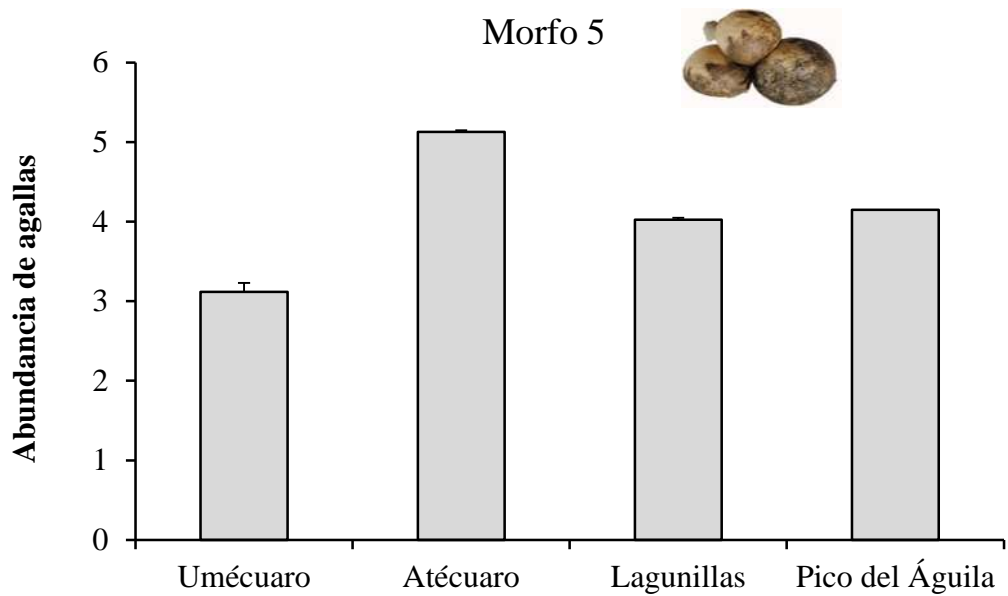


Figura 8. Comparación en la abundancia de agallas para el morfo5 (*Cynipidae* sp5) entre sitios con diferente disponibilidad de agua.

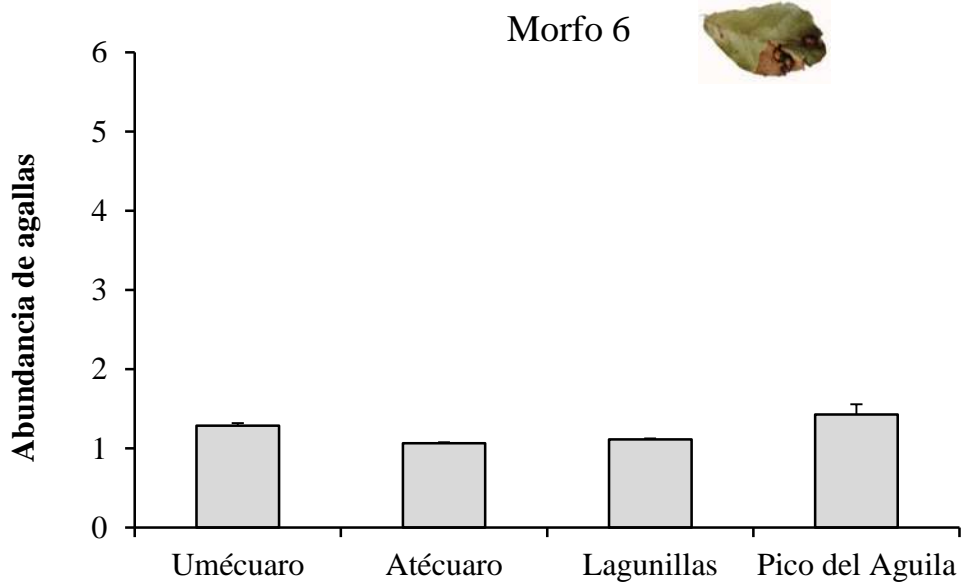


Figura 9. Comparación en la abundancia de agallas para el morfo6 (*Cynipidae* sp6) entre sitios con diferente disponibilidad de agua.

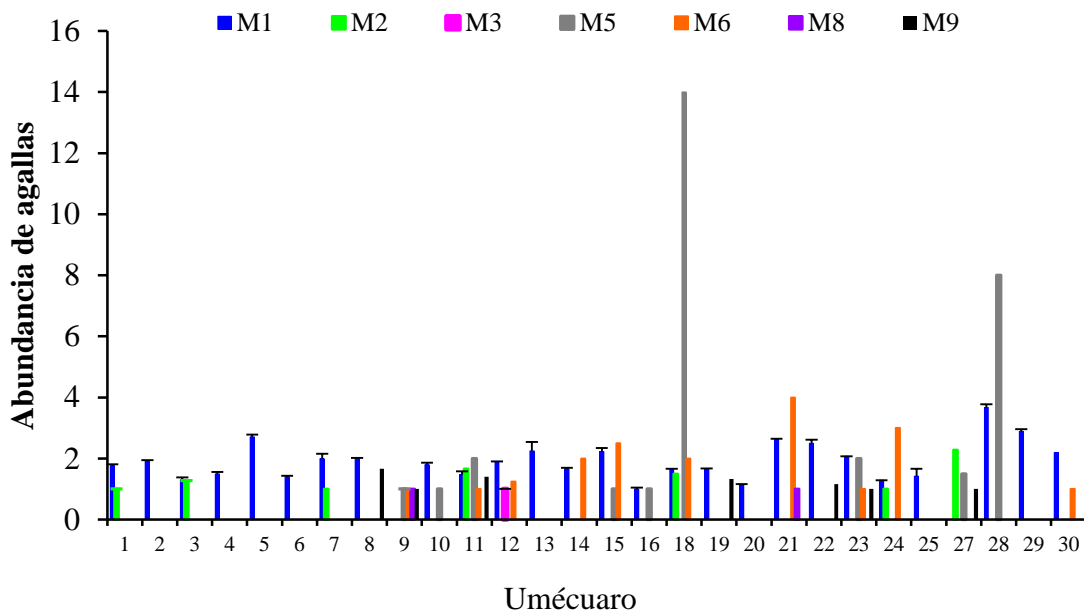


Figura 10. Comparación en la abundancia de agallas entre morfoagallas y entre individuos de *Q. castanea*

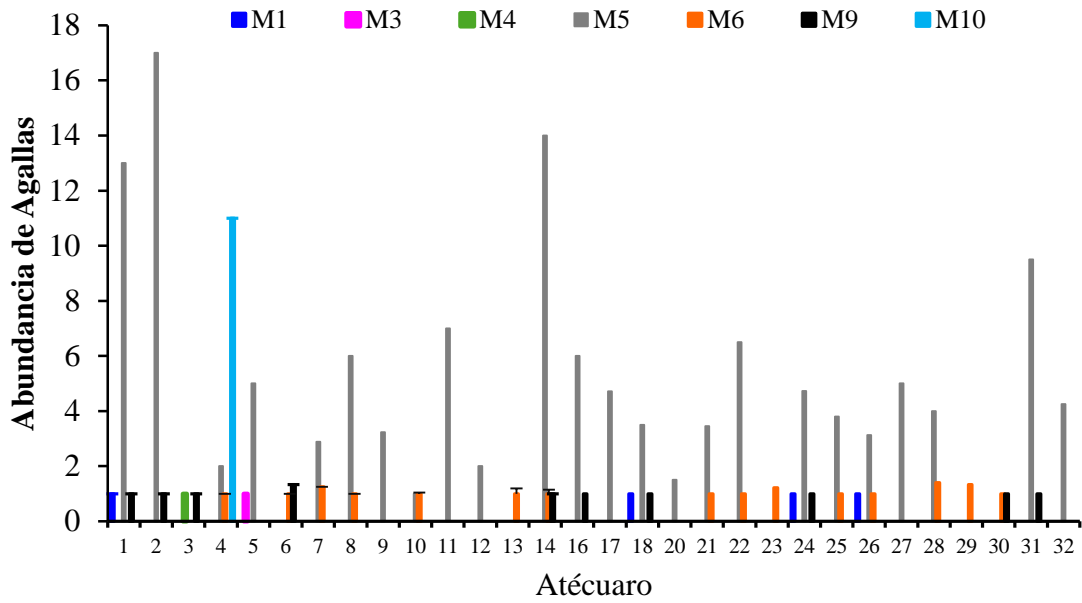


Figura 11. Comparación en la abundancia de agallas entre morfoagallas y entre individuos de *Q. castanea*

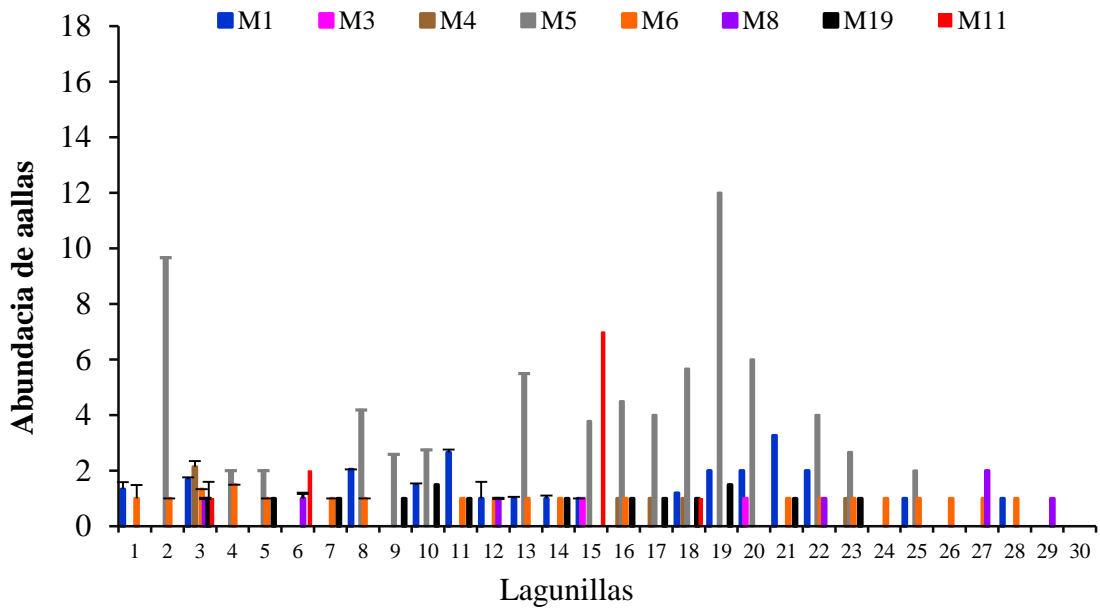


Figura 12. Comparación en la abundancia de agallas entre morfoagallas y entre individuos de *Q. castanea*

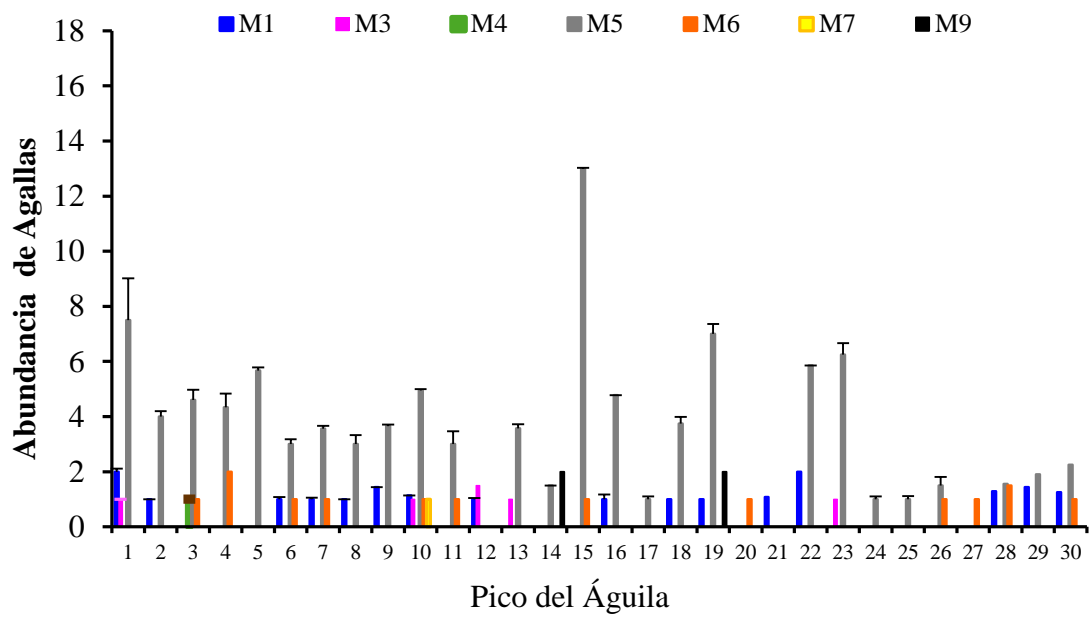


Figura 13. Comparación en la abundancia de agallas entre morfoagallas y entre individuos de *Q. castanea*

Apéndice 2. Catálogo de insectos inductores de agallas asociados a *Q. castanea* en la Cuenca de Cuitzeo, México.



Cynipidae sp1



Cynipidae sp2



Cynipidae sp3



Cynipidae sp4



Cynipidae 5



Cynipidae 6



Cynipidae sp7



Cynipidae sp8



Cynipidae sp9



Cynipidae 10



Cynipidae 11

Apéndice 3. Catálogo de insectos parasitoides asociados a insectos inductores de agallas en *Q. castanea*.



Bethylidae sp1



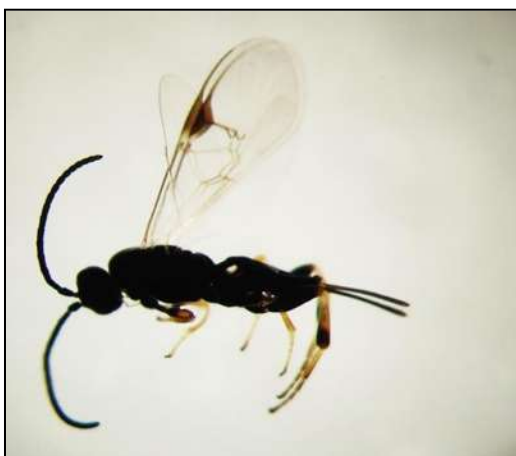
Bethylidae sp2



Ceraphronidae sp1



Perilampidae sp1



Braconidae sp1



Braconidae sp2



Eurytomidae sp1



Eurytomidae sp2



Eurytomidae sp3



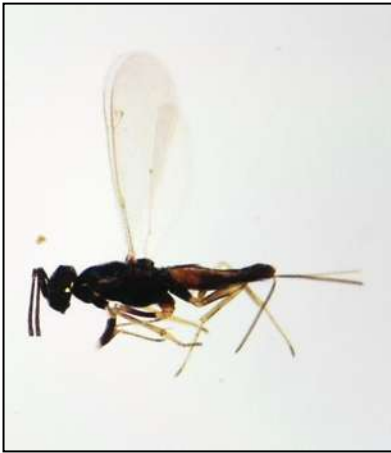
Ormyridae sp1



Ormyridae sp2



Eupelmidae spp1



Eupelmidae sp2



Eupelmidae sp 3



Ichneumonidae sp1



Ichneumonidae sp2



Ichneumonidae sp3



Ichneumonidae sp4



Ichneumonidae sp5



Pteromalidae sp1



Pteromalidae sp2



Pteromalidae sp3



Pteromalidae sp4



Eulophidae sp1



Eulophidae sp2



Eulophidae sp3



Eulophidae sp4



Eulophidae sp5



Eulophidae sp6



Eulophidae sp7



Eulophidae sp8



Torymidae sp1



Torymidae sp2



Torymidae sp3

LITERATURA COMPLEMENTARIA

Allison, S. A., & J. C. Schultz. 2005. Biochemical responses of chestnut oak to chestnut oak to a galling cynipid. *Journal of Chemical Ecology* 31: 151-166.

Ananthkrishan, TN. 1984. Adaptive strategies in cecidogenous insects. In T. N. Ananthkrishan (Ed.). *The biology of gall insects*, pp. 1–9. Oxford and IBH, New Delhi.

Ashworth L., Aguilar R, Galetto L, Aizen MA. 2004. Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation?. *J Ecol.* 92:717–719.

Bascompte, J, Jordano P, Melián CJ & Olesen JM. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 100: 9383-9387.

Bascompte, J, Jordano P & Olesen JM. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312: 431-433.

Bascompte, J & Jordano P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 567-593.

Berembaum, M.R. 2001. Relaciones entre frugívoros y plantas: intermediación química en la dispersión de frutos. En: Anaya A.L., Espinosa-García F. y Cruz Ortega R. (eds.) *Relaciones químicas entre organismos; aspectos básicos y perspectivas de su aplicación*. Ed Plaza y Valdes, México. pp 377-399.

Bersier, F., Banaek-Richter, C. & Cattin, M.-F. (2002) Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology*, 83, 2394–2407.

Blüthgen, N, Menzel F & Blüthgen N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *Bio Med Central Ecology* 6: 9.

Blüthgen N, Menzel F, Hovestadt T, Fiala B, Blüthgen N. 2007. Specialization constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Curr. Biol.* 17:341–346.

- Borgatti, SP. & Everett MG. 1997. Network analysis of 2-mode data. *Social Networks* 19: 243-269
- Coley PD, Bryant JP, Chapin FS. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*. 230:895–899
- Briand F, Cohen JE. 1984. Community food webs have scale-invariant structure. *Nature* 307:264–266.
- Bronner R. 1992. The role of nutritive cells in the nutrition of cynipids and cecidomyiids. In *Biology of insect-induced galls*, eds. JDS Shorthouse, O Rohfritsch, pp 118–140. Oxford University Press, New York.
- Clements, RE. & FL. Long. 1923. *Experimental pollination: an outline of the ecology of flowers and insects*. Carnegie Institute of Washington, Washington D.C.
- Coley, PD. & Barone JA. 1996. Herbivory and plant defense in tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:305-335.
- Cornell, H C. 1983. The secondary chemistry and complex morphology of galls formed by Cynipinae (Hymenoptera): Why and how? *Am. Midl. Nat.* 110: 225–234.
- Crawley MJ 1983. *Herbivory: dynamics of plant-animal interactions*. University of California Press, Berkeley, Calif.
- Cuevas-Reyes, P., M. Quesada, C. Siebe, and K. Oyama. 2004. Spatial patterns of herbivory by gall-forming insects: A test of the soil fertility hypothesis in a Mexican tropical dry forest. *Oikos* 107: 181–189.
- Díaz-Castelazo, and Delfín-González H. 2010. Spatial variation in the strength of a trophic cascade involving *Ruellia nudiflora* (Acanthaceae), an insect seed predator and associated parasitoid fauna in Mexico. *Biotropica* 42(2): 180–187.
- Dirzo, R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbivoro en "Los Tuxtlas", Veracruz. *Revista de Biología Tropical* 35: 119–131

Dreger-Jauffret, JD. & Sorthouse, JD. 1992. Diversity of gall-inducing insects and their galls. *Biology of Insect-Induced Galls* (eds J.D. Sorthouse & O. Rohfritsch), pp. 8–34. Oxford University Press, New York.

DunnE, JA., Williams R.J & Martínez ND. 2002a. Food web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 99: 12917-12922.

DunnE, JA., Williams R.J & Martínez ND. 2002b. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* 5: 558-567.

Elton C. 1927. *Animal ecology*. Macmillan, New York, New York, USA.

Fay, PA. 1993. Increased photosynthesis and water potentials in *Silphium integrifolium* galled by cynipid wasps. *Oecologia* 93

Fay, PA, Preszler RW, and T. G. whitham. 1996. The functional resource of a gall-forming adelgid. *Oecologia* 105: 199–204.

Feeny, P. (1976) Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances of phytochemistry*, 10, 1–40.

Fernandes, GW. & Price, PW. (1988) Biogeographical gradients in galling species richness: test of hypotheses. *Oecologia*, 76, 161–167. 114–120

Fernandes GW., Lara ACF and Price PW. 1994. The geography of galling insects and the mechanisms that result in patterns. In: Price P.W., Mattson W.J. and Baranchikov Y.N. (eds), *The Ecology and Evolution of Gall Forming Insects*. Technical Report NC-174. USDA Forest Service, St. Paul, Minnesota, pp. 49–55.

Floate KD, Whitham TG. 1995. Insect as traits in plant systematics: their use in discriminating between hybrid cottonwoods. *Can. J. Bot.* 73:1–13

García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Copen*. UNAM, México, DF. 217 páginas.

Godfray HCJ.1994. Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton:Princeton University Press.

Godfray HCJ, Lewis OT, Memmott J. 1999. Studying insect diversity in the tropics. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B Biol. Sci.* 354:1811–24

Goncalves-Alvim S. and Fernandes GW. 2001. Biodiversity of galling insects: historical, community and habitat effects in four neotropical savannas. *Biodiversity and Conservation* 10: 79–98.

González RR: (1993) La diversidad de los encinos mexicanos. *Rev. Soc. His. Nat.* 44: 125-142

Hartley, SE. & Lawton, JH. 1992. Host-plant manipulation by gall-insects: a test of the nutrition hypothesis. *Journal of Animal Ecology*, 61, 113–119.

Hartley, SE.1998. The chemical composition of plant galls: Are levels of nutrients and secondary compounds controlled by the gall-former. *Oecologia* 113: 492–501.

Hartley, SE. 2000. Plant interaction with biotic factors. *Nature Encyclopedia of Life Sciences*. London: *Nature* Publishing Group. <http://www.els.net/>

Harper LJ, Shornrogge K, Lim KY, Francis P, Lichtenstein CP. 2004. Cynipid galls: Insect-induced modifications of plant development create novel plant organs. *Plant, Cell and Environment* 27:327–335

Jordano P 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129: 657-677.

Jordano P, Vázquez D, Bascompte J. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. In *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*, eds. R Medel, MA Aizen, R Zamora. Universitaria, S.A. Santiago de Chile. pp. 17–41.

Kaartinen R, Roslin T. 2012. High temporal consistency in quantitative food web structure in the face of extreme species turnover. *Oikos*. 121:1771–1782.

- Kremen, C., Colwell, RK., Erwin, TL., Murphy, DD., Noss, RF.& Sanjayan, MA. 1993. Terrestrial arthropod assemblages their use in conservation planning. *Conservation Biology*, 7, 796–808.
- Langenheim JH, Stubblebine WH. 1983. Variation in resin composition between parent tree and progeny in Hymenaea: Implications for herbivory in the humid tropics. *Biochemical Systematics and Ecology*- 11: 97–106.
- Lawton JH. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 28:23–39
- Mani MS. 1964. Ecology of plant galls. Dr W Junk, The Hague.
- Memmott J, Godfray HCJ. 1994. The use and construction of parasitoid webs in community ecology. In *Parasitoid Community Ecology*, ed. BA Hawkins, W Sheehan, pp. 300–17. Oxford: Oxford Univ. Press
- Memmott, J. Waser NM. 2002. Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 2395-2399.
- Meyer J. 1987. Plant galls and gall inducers. Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung *Science Publishers, Berlin*. pp. 291.
- Müller CB, Adriaanse ICT, Belshaw R, Godfray HCJ. 1999. The structure of an aphid-parasitoid community. *J. Anim. Ecol.* 68:346–370.
- Muller, I. Schmid, B. & Weiner, J. 2000. The effect of nutrient availability on biomass allocation in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution, and Systematics*, 3, 115–127.
- Newman, MEJ. 2004. Analysis of weighted networks. *Physical Review E* 70: 056131.
- Nieves, A. J. L. 1998 Insectos que inducen la formación de agallas en plantas: Una fascinante interacción ecológica y evolutiva. *Boletín SEA* 23:3-12.

- Nixon, KC. (1993) The genus *Quercus* in Mexico. *En: Biological diversity of Mexico, Origins and distribution*. Oxford University Press, New York.
- Novotny V. 2010. Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant – herbivore food webs from a tropical forest. *J. Anim. Ecol.* 79:1193–1203.
- Ollerton J, Johnson, SD, Cranmer L, Kellie S. 2003. The pollination ecology of an assemblage of grassland asclepiads in South Africa. *Ann. Bot.* 92:807–834.
- Parra-Tabla, VV. & Bullock SH. 1998. Factors limiting fecundity of the tropical tree *Ipomoea wolcottiana* (Convolvulaceae) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology*.
- Price, PW. & Clancy, K.M. 1986. Interaction among three trophic levels: gall size and parasitoid attack. *Ecology*, 67, 1593–1600.
- Price, PW., Roininen, H. & Tahvanainen, J. 1987. Plant age and attack by the bud galler, *Euura mucronata*. *Oecologia*, 73, 334–337.
- Price, PW. 2000. Species interactions and the evolution of biodiversity. In C. M. Herrera, & O. Pellmyr (Eds.), *Plant–animal interactions: An evolutionary approach* (pp. 3–25). Oxford: Blackwell.
- Price, W. P. 2005. Adaptive radiation of gall-inducing insects. *Basic and Applied Ecology* 6:413–421.
- Ronquist, F. 1999. Phylogeny, classification and evolution of the Cynipoidea. *Zool. Scr.* 28:139–164
- Ronquist, F. and Liljeblad, J. (2001) Evolution of the gall wasp-host plant association. *Evolution Int. J. Org. Evolution* 55, 2503–2522
- Rohfritsch, O. 1992. Patterns in gall development. In: Shorthouse J.D. and Rohfritsch O. (eds), *Biology of Insect-Induced Galls*. Oxford University Press, New York, pp. 60–82.

Rossiter, PB., Wafula, J. S., Gumm, I. D., Stagg, D. A., Morzaria, S. P. & Shaw, M. K. 1988. Growth of rinderpest and bovine virus diarrhoea viruses in *Theileria parva* infected lymphoblastoid cell lines. *Veterinary Record* 122, 491-492.

Rozzi R. 2006. ¿Qué es la diversidad biológica?. In *Fundamentos de conservación biológica*, eds. R Primack, R Rozzi, P, Feisinger, R Dirzo, F Massardo. *Perspectivas latinoamericanas*. Fondo de la cultura económica. México D.F. pp. 59–97

Rzedowsky, J. 1991. Diversity and origin of the Phanerogamic flora of Mexico. In: T.P. Ramamoorthy, A. Lot, J. Ita (Eds.) *Biological Diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press, New York, pp: 129-144., P.B., HERNIMAN, K.A.J.

Sacchi, C, Price pw, Tomothy P, Craig P, and ITAMI JK. 1988. Impact of shoot galler attack on sexual reproduction in the arroyo willow. *Ecology* 69: 2021–2030.

Samways, MJ. 1994. *Insect Conservation Biology*. Chapman & Hall, London

Schardl, CL. 1999. Plant defenses against herbivore and insect attack. *Nature Encyclopedia of Life Sciences*. London: *Nature Publishing Group*. <http://www.els.net/>.

Schemske, DW. 1983. Limits to specialization and coevolution in plant-animal mutualisms. En: Nitecki, M.H. (Ed.), *Coevolution*. University of Chicago Press, Chicago.

Schönenrogge K, Walker P, Crawley MJ. 2000. Parasitoid- and inquiline attack in the galls of four alien, cynipid gall wasps: host switches and the effect on parasitoid sex. Smith R.L & Smith T.M. 2001. *Ecología* 4ta Edición S.A., Madrid. ratios. *Ecol. Entomol.* 25:1–1

Shorthouse, JD, Rohfritsch O. 1992. *Biology of Insect-Induced Galls*. New York: Oxford Univ. Press. 285 pp.

Shorthouse, JD, Leggo, JJ, Silva, MD, & Lalonde, RG. 2005. Has egg location influenced the radiation of *Diplolepis* (Hymenoptera: Cynipidae) gall wasps on wild roses? *Basic and Applied Ecology*, 6, 423–434.

Strong, DR Jr, Simberloff D, Abele LG, Thistle AB, eds. 1984. *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Stone, GN. and Cook, JM. (1998) The structure of cynipid oak galls: patterns in the evolution of an extended phenotype. *Proc. R. Soc. Lond.Ser. B* 265, 979–988

Stone, GN, Schönrogge K, Atkinson RJ, Bellido D, Pujade-Villar J.2002 The population biology of oak gallwasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Annual Review of Entomology*, 47,633–668.

Stone G. N. and K. Schönrogge . 2003 . Th e adaptive signifi cance of insect gall morphology . *Trends in Ecology and Evolution* 18 : 512 - 522 .

Tylianakis, J. M., Tschardtke, T. & Klein, A. M. 2006. Diversity, ecosystem function and stability of parasitoid–host interactions across a tropical habitat gradient. *Ecology* 87: 3047–3057

Tylianakis, J. M., Tschardtke, T. & Lewis, O.T. 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host–parasitoid food webs, *Nature* 445: 202-205.

Tullberg, BS. & Hunter, AF.1996. Evolution of larval gregariousness in relation to repellent defences and warning coloration in tree-feeding Macrolepidoptera: a phylogenetic analysis based on independent. contrasts. *Biological Journal of the Linnean Society*, 57, 253–276.

van Der Meijden P., van der Drift C. and Vogels G. D. 1984. Methanol Conversion in *Eubacterium limosum*. *Arch. Microbiol.* 138, 360-364..

van Veen, F.J.F., Morris, R.J. & Godfray, H.C.J.2006. Apparent competition, quantitative food webs and the structure of phytophagous insect communities. *Annual Review of Entomology*, 51: 187-208

van Veen FJF. 2008. Food web structure of three guilds of natural enemies: predators, parasitoids and pathogens of aphids. *J. Anim. Ecol.* 77:191–200

Vázquez, DP. & Simberloff D. 2002. Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and refutations. *American Naturalist* 159: 606-623

Vázquez, DP, Morris WF & Jordano P. 2005. Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecology Letters* 8: 1088-1094.

Vázquez, DP, Melián CJ, Williams NM, Blüthgen N, Krasnov BR & Poulin R., 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos* 116: 1120-1127.

Waring, GL. & Price, PW. 1989. Parasitism pressure and radiation of gall forming group (Cecidomyiidae: Aspondylia spp.) on creosote bush (*Larrea tridentata*). *Oecologia*, 79, 293–299.

Williams RJ, Martinez ND. 2000. Simple rules yield complex food webs. *Nature*. 404:180–183.

Wink, M, Guicking D and Fritz U, 2000. Molecular evidence for hybrid origin of *Mauremys iversoni* Pritchard et McCord, 1991 and *Mauremys pritchardi* McCord, 1997 (Reptilia: Testudines: Bataguridae). *Zoologische Abhandlungen Staatl. Mus. Tierkunde Dresde* 51: 41–49.

Wright, M.G. & M.J. Samways. 1998. Insect species richness tracking plant species richness in a diverse flora: Gall-insects in the Cape floristic region, South Africa. *Oecologia*, 115, 427-433.

Zangerl AR, Huang T, McGovern JL, Berenbaum MR. 2002. Paradoxical host shift by *Depressaria pastinacella* in North America: is enemy-free space involved. *Oikos* 98:431–436