



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Efecto de un gradiente de diversidad genética del encino hospedero
Quercus castanea sobre la comunidad de insectos asociados a
agallas.**

**TESIS PROFESIONAL
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
BIÓLOGO**

P R E S E N T A:

ALAN PÉREZ GARCÍA

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Efraín Tovar Sánchez

CODIRECTOR: Dra. Leticia Valencia Cuevas

Este trabajo está dedicado a mis padres con todo mi amor y respeto, por su apoyo incondicional y su cariño.

A mi pequeña Ximenita, por darme esas fuerzas para seguir adelante y por ser ese rayo de luz en mi camino...

Agradecimientos

A la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos y al CIByC (Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación).

Gracias al comité de sinodales y a los directores del presente trabajo por su gran apoyo y su tiempo para la realización de este trabajo.

Al **Dr. Efraín Tovar Sánchez** por su haberme brindado la oportunidad de trabajar a su lado en este trabajo y demostrarme que si se puede! Gracias por darme la confianza para seguir adelante tanto en lo personal así como en lo académico, por esas pláticas llenas de motivación, sobre todo aprendizaje y también por los regaños. Gracias Dr. Por su apoyo y confianza, le estaré eternamente agradecido. Todo un ejemplo a seguir.

A la **Dra. Leti Valencia** por brindarme su tiempo, apoyo y su gran paciencia para explicarme un gran número de cosas tanto académicas así como de carácter personal, de igual manera gracias por apoyarme todas aquellas veces que me estanque durante la realización de este trabajo, su apoyo y confianza fueron decisivos para la finalización de mi trabajo, mil gracias por todo Dra. Todo un ejemplo a seguir.

Al **Maestro Gabriel Flores** por sus comentarios sobre este trabajo, ya que fueron de gran ayuda para la elaboración de dicho proyecto.

A la **Bióloga Leticia Peña** por su tiempo otorgado para la redacción de este proyecto y sus comentarios tan acertados.

Al **Maestro Alejandro Flores** de igual manera por su tiempo para la redacción de este proyecto y sus comentarios tan acertados.

A la **Dr. Miriam Serrano** por su apoyo en la identificación de las agallas y su tiempo.

Al **Dr. Juli Pujade-Villar** por su gran enseñanza durante su visita al CIByC y esa salida a campo, por transmitir esas enormes ganas por aprender sobre las avispa.

Al **Dr. Miguel Angel Santoyo** por su apoyo y sus pláticas y por los ánimos que me brindaste durante mi estancia en el cuerpo académico.

Al cuerpo académico del laboratorio de Ecotoxicología por brindarme el espacio para realizar este trabajo.

Agradecimientos a título personal

Al **Dr. José Guadalupe Granados**, por su apoyo durante mi estancia en la facultad, por sus clases llenas esmero y de aprendizaje, por las charlas en el laboratorio de invertebrados, gracias por transmitirme esa admiración por los “bichos” muchas gracias Dr. Pepe.

Al **Dr. Rolando Ramírez**, todo un ejemplo a seguir, por esa buena vibra que transmite en su persona, sin duda un gran investigador y un gran ser humano. Gracias por todos esos ánimos que me transmitía cada que nos saludábamos.

Al **Dr. Jaime Bonilla Barbosa**, usted fue al primer investigador a quien conocí cuando ingrese a la facultad, un gran maestro y amigo, gracias por su confianza y su amor por la biología, sobre todo por las plantas acuáticas y por haberme presentado al helecho más pequeño del mundo, siempre estará en mi mente Dr. Hasta siempre!

A la **Dra. Laura Lina**, por su gran enseñanza y esmero en sus clases. Por los regaños y ánimos para sacar mi carrera adelante.

A la **Dra. Dulce Arias**, por su gran apoyo durante mi recorrido en sus clases de biología evolutiva, y por sus pláticas y comentarios, gracias Dra.

A la **Dra. Angélica Corona** por sus regaños, pláticas y enseñanzas en el laboratorio. Y por su valiosa ayuda para la identificación de los escarabajos. Una gran investigadora y excelente persona. Gracias Dra.

Al **Dr. Jaime Hernández** por tu ayuda y tu tiempo para la identificación de mis hormigas.

A la **Dr. Miriam Serrano** por su apoyo en la identificación de las agallas y su tiempo.

Al **Dr. Hugo Suarez** por su gran enseñanza y sus pláticas llenas de energía, por demostrarme que siempre se puede seguir aprendiendo algo nuevo.

Al **Biólogo Juan Carlos Manrique** (Charly), por la gran ayuda que me brindaste durante mi estancia en la facultad y por tus enseñanzas, gracias Charly.

Al **Biólogo Samuel Arechaga** por la ayuda y consejos durante la carrera y por la enseñanza para identificar bichos, gracias Samo.

Al **Biólogo Juan Hernández** por tu paciencia y ayuda durante la carrera, gracias Juanito.

Agradecimientos a título personal

A mis padres **Fidel** y **Rocio** por todo el gran apoyo que me dieron en la vida, gracias por la confianza que me brindaron, gracias por todo pa y ma. Siempre estaré eternamente agradecido con ustedes, este trabajo va dedicado para ustedes. Los amo.

A mi hija **Ximenita** por ser ese pequeño rayo de luz que ha iluminado mi vida, gracias por llegar a mí. Te amo hija.

A mis abuelitos, **Juan** y **Juanita** por su gran apoyo y cariño que me han expresado. Gracias.

A mis carnales, **Brandon** y **Esmeralda** por las risas y todos los momentos vividos juntos.

A mis tíos que también me obsequiaron apoyo en todo momento **Toño, Gerardo, Alfredo, Arturo, Jesús**. Los Quiero.

A ti carnal **Omar García**, por los comentarios llenos de confianza y apoyo. Siempre has sido como un hermano mayor para mí, y por ser los raros y satánicos de la familia. ¡Gracias carnal!

A la Bióloga **Yadira** por todo el apoyo y tiempo que estuviste conmigo, gracias por todo coti.

A todos mis amigos y amigas que conocí durante la carrera, gracias por todos los momentos que pasamos juntos, llenos de felicidad, todas las risas, los momentos de tristeza, las lágrimas, fiestas, salidas al campo, las caminatas a todos los lugares que visitamos, por todos esos momentos que pasamos juntos, y por el apoyo que me dieron así como nunca me dejaron solo, siempre los llevare en el alma y en el corazón, porque la verdadera amistad si existe:

Carlos, Alexis, Adriana (Adri), Yaquelin, Lilibeth (Lili), Alberto (Vadas), Brandon (Brandi) Gerardo (Junior), Luis, Nadecha, Monse, Mario (Marios), Javi, Edgar, Roberto, Ramses, Rodrigo (filipino), Estefania (Tifiu), Cristina (Cris).

ÍNDICE

RESUMEN

INTRODUCCIÓN	1
Los bosques templados	1
Importancia económica	3
El dosel de los bosques	3
Artrópodos asociados al dosel de encinos.....	4
Cinípidos asociados al dosel de encinos.....	5
Formación de las agallas	6
Fauna asociada a agallas	7
Factores que tienen influencia sobre la estructura de las comunidades de artrópodos asociados al dosel.	8
Especies fundadoras	9
Diversidad genética como factor que tiene influencia sobre las comunidades de artrópodos asociados al dosel.....	10
ANTECEDENTES.....	11
JUSTIFICACIÓN.....	14
OBJETIVOS	15
Objetivo general	15
Objetivos particulares	16
HIPÓTESIS	16
METODOLOGÍA	17
Especie de estudio.....	17
Sitios de estudio.....	17
Caracterización de la diversidad genética.....	19
Muestreo de la fauna asociada a agallas de cinípidos en el encino <i>Quercus castanea</i>	19
Catálogo fotográfico de los morfotipos de agallas inducidas por cinípidos en el dosel de <i>Quercus castanea</i>	20
Identificación de la fauna asociada a las agallas de <i>Quercus castanea</i>	21

Análisis de datos.....	21
RESULTADOS.....	22
Catálogo fotográfico de los morfotipos de agallas inducidas por cinípidos en un gradiente de diversidad genética de <i>Quercus castanea</i>	23
Composición de la fauna asociada a las agallas de <i>Quercus castanea</i>	27
Riqueza y diversidad de la fauna secundaria asociada a las agallas de <i>Quercus castanea</i> a través de un gradiente de diversidad genética en <i>Quercus castanea</i>	30
Agallas de cinípidos como microecosistemas	32
DISCUSIÓN	34
Agallas inducidas por cinípidos en un gradiente de diversidad genética de <i>Quercus castanea</i>	34
Composición de la fauna asociada a las agallas de <i>Quercus castanea</i>	40
Riqueza y diversidad de la fauna secundaria asociada a las agallas de <i>Quercus castanea</i> a través de un gradiente de diversidad genética	43
CONCLUSIONES.....	46
PERSPECTIVAS DEL ESTUDIO.....	47
BIBLIOGRAFÍA.....	47

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Sitios de colecta de poblaciones de *Quercus castanea* que presentan un gradiente de diversidad genética a través del Eje Volcánico Transmexicano.

Figura 2. Agalla inducida por avispas de la familia Cynipidae, donde se puede observar su estructura interna.

Figura 3. Catálogo de morfotipos de agallas asociadas al dosel de *Quercus castanea*.

Figura 4. Graficas donde se muestra el porcentaje de agallas uniloculares y pluriloculares en tallo y en hoja.

Figura 5. Morfotipo inducido por *A. hidalgoensis* y su fauna de artrópodos asociada.

Figura 6. Morfotipo inducido por *Andricus* sp y su fauna de artrópodos asociada.

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Especie de cinípido inductor, estructura atacada (Ah=agalla de hoja; At=agalla de tallo, Am= agalla de meristemo) y tipo de agalla (unilocular o plurilocular) encontradas en el dosel del encino hospedero *Q. castanea*.

Tabla 2. Distribución espacial (geográfica) de agallas asociadas a *Quercus castanea* a través de un gradiente de diversidad genética en el Eje Volcánico Transmexicano.

Tabla 3. Composición y abundancia de parasitoides asociados a agallas inducidas por insectos de la familia Cynipidae (cinipini) en el dosel del encino hospedero *Q. castanea*.

Tabla 4. Composición y abundancia de la fauna secundaria asociada a agallas inducidas por insectos de la Cynipidae (Cinipini) en el encino hospedero *Q. castanea*.

Tabla 5. Índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') de la fauna asociada a agallas de *Quercus castanea* a través de un gradiente de diversidad genética en el Eje Volcánico Transmexicano. ns=diferencias no significativas, * = $P < 0.05$, ** $P = < 0.01$, *** $P = < 0.001$ (prueba de Solow).

Tabla 6. Índice de diversidad de Simpson (D') de la fauna asociada a agallas de *Quercus castanea* a través de un gradiente de diversidad genética en el Eje Volcánico Transmexicano. ns=diferencias no significativas, * = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$ (prueba de Solow).

Pérez-García, Alan. 2021. Efecto de un gradiente de diversidad genética del encino hospedero *Quercus castanea* sobre la comunidad de insectos asociados a agallas. Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias Biológicas, UAEM.

Resumen

Las especies de encino albergan una gran cantidad de organismos asociados al dosel. Se ha documentado que, entre estos organismos, los artrópodos destacan por su abundancia y diversidad de especies. Asimismo, se ha evidenciado que los artrópodos pueden responder a los cambios en la variabilidad genética del encino hospedero, particularmente, insectos endófagos que se alimentan y viven dentro del tejido de las plantas, como es el caso de las avispas inductoras de agallas pertenecientes a la familia Cynipidae. Además, se ha propuesto que las agallas inducidas por insectos cinípidos en el dosel de encinos pueden fungir como microecosistemas, ya que dentro de estas estructuras habitan diferentes especies de artrópodos. *Quercus castanea* (Fagaceae) es una especie de encino rojo de amplia distribución geográfica en México, además de ser un elemento dominante del dosel de los bosques en donde habita. Estudios previos describieron un gradiente de diversidad genética en *Q. castanea* a través de seis poblaciones del Eje Volcánico Transmexicano, lo anterior como resultado de eventos de hibridación entre *Q. castanea* y otras especies de encinos rojos. Además, se observó que la comunidad de insectos agalleros de la familia Cynipidae, los insectos minadores de hoja y parasitoides responden a la diversidad genética del encino hospedero. En particular, en este trabajo se caracterizaron los morfotipos de agallas inducidos por avispas de la familia Cynipidae por estructura (hoja, tallo y meristemo), así como la composición, riqueza y diversidad de especies de la fauna de artrópodos asociados a las agallas en el dosel de *Q. castanea*. En total, se registró la presencia de 21 morfotipos de agallas, las cuales fueron inducidas por ocho géneros de avispas de la familia Cynipidae: *Amphibolips*, *Andricus*, *Disholcaspis*, *Antron*, *Erythres*, *Kokkocynips*, *Neuroterus*, y *Kinfeyela*. En general, se encontraron agallas en tres estructuras con el siguiente gradiente de riqueza de especies: hoja (10) = tallo (10) > meristemo (1). En términos de la distribución geográfica de las agallas asociadas al hospedero *Q. castanea*, se encontró el siguiente gradiente en el número de morfoespecies: PEH>PBT>PLP>PECM>PNT>CBACH. Por otra parte, la fauna asociada a agallas de cinípidos presentes en el dosel de *Q. castanea* estuvo conformada por 177 individuos contenidos en 10 órdenes (Aranae, Colembola, Coleoptera, Diptera, Dermaptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Mantodea, y Thysanoptera). La

fauna primaria estuvo representada por 53 insectos parasitoides de calcidoideos pertenecientes a cuatro familias: Eurytomidae, Eulophidae, Torymidae, Ormyridae, así como 14 individuos identificados como representantes de la familia Braconidae. Por su parte, la fauna secundaria estuvo representada por 109 artrópodos contenidos en dos clases: Insecta y Arachnida. La primera clase estuvo representada por nueve órdenes: Colembola, Coleoptera, Diptera, Dermaptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Mantodea, y Thysanoptera. La segunda estuvo representada por un individuo del orden Aranae. En términos generales, la riqueza de morfoagallas, así como la riqueza y diversidad de especies de la fauna secundaria de artrópodos asociados a las agallas del dosel de *Q. castanea* mostraron una tendencia al incremento de los parámetros mencionados con el incremento en la diversidad genética del encino hospedero. Por lo tanto, los resultados sugieren que la fauna secundaria asociadas a las agallas responde a la diversidad genética de *Q. castanea*. Finalmente, los resultados obtenidos en este estudio sugieren que las agallas inducidas por avispas de la familia Cynipidae en el dosel de *Q. castanea* funcionan como microecosistemas para una diversidad importante de artrópodos.

Palabras clave: avispas inductoras de agallas, cinípidos, especie fundadora, parasitoides, microecosistemas.

INTRODUCCIÓN

Los bosques templados

Los bosques templados son comunidades vegetales dominadas por árboles en su mayoría de gran altura, como los pinos, encinos, oyameles, etc. Este tipo de bioma es el segundo más extenso del país [21% del territorio nacional (Rzedowski 1991)]. Se estima que en los bosques templados habita una gran diversidad de organismos, lo que lo convierte en uno de los ecosistemas más biodiversos. Por ejemplo, se ha documentado que, en las zonas montañosas de México, sitios a los que se asocia la presencia de estos bosques, existen cerca de siete mil especies de plantas (Fregoso *et al.*, 2001; Valencia, 2004). Estos bosques se desarrollan en zonas con temperaturas que van entre los 12 y 23°C, aunque en invierno la temperatura llega por debajo de los 0°C. Así mismo, estos ecosistemas presentan climas subhúmedos a templados húmedos y con una precipitación anual entre 600 y 1000 mm.

Los bosques templados se distribuyen principalmente en las cadenas montañosas del territorio nacional; el 95% de estos se distribuyen entre los 1,200 y 2,800 m.s.n.m. (Rzedowski, 1978; Valencia-Ávalos 2004) a lo largo de la Sierra Madre Occidental y Oriental, en la Faja Volcánica Transmexicana, en la Sierra Norte de Oaxaca y en el sur de Chiapas, esto da como resultado que se encuentran presentes en casi toda la República Mexicana a excepción de la península de Yucatán.

El género *Quercus* y el rol ecológico que desempeñan

Los encinos o robles se encuentran ampliamente distribuidos en los ecosistemas templados, llegando a formar (junto con especies del género *Pinus*), bosques de pino-encino, los cuales son los principales componentes de estas comunidades vegetales. Sin embargo, en algunas ocasiones

el género *Quercus* puede llegar a ser el elemento dominante, formando encinares puros (Rzedowski, 1981, Bello y Labat, 1987; Valencia-Ávalos, 2004).

Se reconocen dos centros de diversidad para el género, el primero se encuentra en Asia con alrededor de 125 especies descritas, el segundo se presenta en México, con 161 especies descritas aproximadamente, de las cuales 109 se consideran endémicas (Valencia, 2004). Estas especies se encuentran principalmente en las zonas montañosas donde predominan los bosques templados (Govaerts y Frodin, 1989).

Las especies del género *Quercus* presentan una gran importancia ecológica dadas sus características morfológicas, como: I) fertilización del suelo, II) capturan bióxido de carbono, III) filtran el ruido, IV) reducen la erosión del suelo, V) balance hídrico, VI) ciclaje de nutrientes y VII) son hospederos naturales que dan alojamiento en sus cortezas, hojas, tallos, ramas, y flores a numerosas especies de organismos, como por ejemplo ardillas, aves, reptiles pequeños, pequeños mamíferos, una gran cantidad de artrópodos, como lo son; abejas, avispas, moscas, escarabajos, arañas, hormigas, así como algunas plantas epifitas como orquídeas, líquenes, bromelias, helechos y plantas trepadoras (Rzedowski, 1981; Báez *et al.*, 1977; Woodwell *et al.*, 1978).

Debido a estas características, los encinos se han convertido en una especie de pequeños ecosistemas, donde se llevan a cabo diferentes procesos biológicos, ya que los organismos asociados a ellos se relacionan entre sí en diversas interacciones, como lo son, la depredación, la herbivoría, simbiosis, etc. Dado este hecho, la evolución biológica y la conservación de los encinos afecta de manera directa a todos los seres vivos que habitan en ellos (Rzedowski, 1981; Tovar-Sánchez *et al.*, 2006 a, b; Valencia-Cuevas *et al.*, 2014).

Importancia económica

En general, los encinares mexicanos han sido bastante explotados a escala local. A nivel nacional, la madera ocupa el segundo lugar de aprovechamiento (de la Paz Pérez *et al.*, 2000). Por ejemplo, se emplea para construcción de muebles, postes, entre otros usos, pero más que nada como combustible, ya sea que se utilice directamente, o bien transformada en carbón, cuyo uso tiene profundo arraigo y tradición en los pueblos. Debido a este hecho, grandes extensiones de encinares mexicanos se han perdido debido a la explotación excesiva para la obtención de carbón vegetal, sobre todo durante el siglo pasado y aunque parece que en las últimas décadas la demanda ha disminuido debido al uso más frecuente de otros combustibles, en algunas regiones del país la devastación sigue en auge (Zavala, 1990).

El dosel de los bosques

De acuerdo con los estudios de Lowman y Wittman (1996), se ha definido como dosel a la parte más alta de los bosques que está constituida por las hojas y las ramas entrecruzadas de los árboles. El estudio del dosel es de reciente aparición y se ha enfocado en una investigación meramente descriptiva, abarcando primariamente cuatro niveles de organización: I) órganos individuales, refiriéndose a las hojas, tallos y ramas, II) la planta en su totalidad, III) la parte aérea de la planta y, IV) la comunidad vegetal. Se ha documentado que el dosel de los árboles contiene una porción importante de los organismos que habitan en el planeta, y aparte de ello, contiene el mayor volumen fotosintéticamente activo del follaje, así como también la mayor parte de la biomasa de los ecosistemas boscosos (Lowman y Wittman, 1996).

Ecológicamente hablando, el dosel representa un hábitat perfecto para el estudio de las comunidades que puedan establecerse en él, ya que es fácil de delimitar (Moran y Southwood, 1982). También se sabe que los árboles forman un complejo estructural, lo que ha generado una

gran diversidad de nichos que pueden ser potencialmente utilizados y representan una fuente de recursos estables (Southwood, 1978). Uno de los grupos de animales que ha logrado ocupar con éxito el dosel, son los artrópodos, los cuales están fuertemente asociados con el dosel de bosques templados y tropicales, y constituyen una proporción muy significativa de la biodiversidad global (Erwin, 1982; Novotny *et al.*, 2002; Novotny y Basset 2005; Basset *et al.*, 2007).

Artrópodos asociados al dosel de encinos

Estimaciones recientes indican que existen aproximadamente 6.1 millones de especies de artrópodos (Hamilton *et al.*, 2013), información que sugiere su importancia en términos de la biodiversidad global. Además del número de especies, también son importantes en términos ecológicos. Se ha documentado que los artrópodos son importantes para el funcionamiento de los ecosistemas estos participan en la polinización de las plantas, la descomposición de la materia orgánica, el reciclaje de nutrientes, la dispersión de semillas y el control de otros insectos considerados como plagas, entre otros (Stork, 1987; Samways, 1994). Además, por su alto grado de adaptación, han logrado establecer interacciones con otras especies (Llorente-Busquets y Morrone, 2002). Por ejemplo, los herbívoros endófagos son un gremio importante que habita el dosel de los árboles, incluye a insectos como los formadores de agallas, minadores y enrolladores de hojas, los cuales se caracterizan por estar cubiertos por los tejidos de las hojas y alimentarse del tejido mesófilo de éstas (Cornell, 1990). Se ha propuesto que las señales fenológicas y químicas heredables que se presentan en las plantas hospederas definen la elección de los sitios de oviposición y formación de agallas de este tipo de organismos (Abrahamson *et al.*, 1993). En particular, las avispas inductoras de agallas pertenecientes a la familia Cynipidae (Tribu: Cinipini) han establecido una relación muy estrecha con sus encinos hospederos, incluso son consideradas especie, órgano y tejido específicos (Stone, 2002), es decir, son sumamente

especialistas. Este grupo de insectos ataca fagáceas, principalmente al género *Quercus* (Liljeblad *et al.*, 2011).

Cinípidos asociados al dosel de encinos

Dentro del gremio de los insectos endófagos se incluye a las avispas inductoras de agallas (Cornell, 1983). Taxonómicamente, estos insectos están dentro de la familia Cynipidae (tribu Cinipini), la cual pertenecen al orden Hymenoptera (Cornell, 1990). Estos organismos causan deformaciones en sus encinos hospederos, ya que se alimentan del tejido mesófilo de las mismas (Cornell, 1990), causando daños al xilema del hospedero, ya que este tejido es el encargado de transportar agua y nutrientes desde la raíz a toda la planta (CONAFOR, 2018).

Para la familia Cynipidae se conocen aproximadamente 1400 especies, las cuales se encuentran principalmente distribuidas en las zonas templadas del hemisferio norte. Estas avispas son de tamaño pequeño, llegando a medir de 1 a 7 mm, son de colores mates y sombríos, poseen un abdomen comprimido lateralmente que es una de sus características taxonómicas, esta estructura a su vez encierra un largo ovopositor enrollado en espiral (Nieves-Aldrey, 2001).

La familia está representada principalmente por avispas inductoras de agallas en diversas especies de plantas. Dentro de este grupo de avispas, como se mencionó anteriormente, la tribu Cinipini se encuentra estrechamente ligada a la formación de agallas en plantas hospederas pertenecientes a la familia Fagaceae, particularmente del género *Quercus*, con un total del 70% de todas las especies de estas avispas, el porcentaje restante se divide en otras familias de plantas que ocupan como hospederas, como lo son en las familias; Asteraceae, Rosaceae, Lamiaceae, entre otras (Ronquist *et al.*, 2015).

Formación de las agallas

Las agallas se consideran estructuras anormales de partes de tejidos u órganos de plantas que se generan por la reacción específica de un organismo inductor (Meyer, 1987). Estas agallas no son formadas exclusivamente por cinípidos, se han registrado 13,000 especies de insectos responsables de la formación de agallas (Pujade-Villar, 1987; Garbin *et al.*, 2005). Su inducción se debe principalmente a dos factores: 1) por acción alimentaria (Acari, Thysanoptera, Hemiptera) y 2) por acción reproductiva (Lepidoptera, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera).

Por lo tanto, se considera que una agalla se genera como resultado de una actividad anormal del crecimiento de las células de la planta (hipertrofia), la multiplicación anormal de estas mismas células (hiperplasia), la reorganización celular, como es el caso de la acción de los cinípidos, y esto da como resultado la aparición de un nuevo tejido (neoplasia), el tejido nutricio (Pujade-Villar, 1987; Garbin *et al.*, 2005).

La causa de la formación de las agallas podría deberse en parte a la acción química causada por las secreciones y excreciones, tales como la saliva y desechos de la larva del insecto. La interacción que presentan estos insectos en la formación de agallas se debe a requerimientos alimenticios y a la oviposición, lo que no es suficiente para la inducción de la agalla; ha de existir un componente genético, aún desconocido, debido a la constancia en la morfogénesis de las distintas especies. El insecto inductor es el que controla el desarrollo de la agalla o si se detiene (Folliot, 1997). El Cynipino coloca un huevo mediante punciones, el encino en respuesta forma agallas, las cuales pueden localizarse en hojas, tallos, flores y raíces. El organismo inductor utiliza la agalla como medio de alimentación especializada, refugio contra el medio ambiente y/o contra los parasitoides (Nieves-Aldrey, 2001).

La formación de agallas se ha estudiado poco, sin embargo, en el caso de los cinípidos, se distinguen tres fases: **fase 1**, la formación comienza con la picadura de la hembra y la colocación

del huevo, terminando con el surgimiento de la larva; esta fase puede durar desde dos semanas hasta algunos años, dependiendo de la especie. La **fase 2**, ocurre después de la emergencia de los cinípinos, en la que se seca por completo la agalla, pero la estructura no cambia en un periodo de uno a tres años, excluyendo a las agallas muy turgentes; se pueden distinguir dos etapas dependiendo de si la agalla permanece en el árbol o cae al suelo.

La **fase 3**, consiste en la destrucción completa de la agalla por agentes externos incorporándose al humus en un periodo de uno a dos años (Torossian, 1971).

Estas agallas presentan funciones ecológicas importantes, según Nieves-Aldrey, (2001) constituyen un hábitat importante para diversas comunidades de otros organismos, principalmente artrópodos, por lo que han sido consideradas como “hot spot” de biodiversidad.

Fauna asociada a agallas

Muchos organismos encuentran en las agallas estructuras que les sirven como refugio y/o como alimento (Stone *et al.*, 2002). Durante las fases de desarrollo de las agallas se pueden diferenciar dos tipos de fauna de artrópodos asociados a ellas:

- a) La fauna primaria; en este primer tipo de fauna asociada se encuentran principalmente dos grupos, los inquilinos y los parasitoides. Los inquilinos ocupan las agallas como sitios para desarrollarse y obtener nutrientes, se les conoce como comensales, en muchos casos no afectan el desarrollo de la larva que está habitando ahí dentro, pero en otros casos suelen ser inquilinos mortales, ya que compiten por espacio y nutrientes (Pujade-Villar 2013, Massana-Canals *et al.*, 2013).
- b) Al segundo grupo se le conoce como fauna secundaria y se caracteriza por establecerse en la fase madura de la agalla, estos organismos utilizan a la agalla para obtener alimento o como refugio. En estas estructuras es común encontrar a una gran variedad de

artrópodos que la utilizan como refugio, entre ellos están los coleópteros, áfidos, formícidos, arañas, pseudoescorpiones, etc. (Pujade-Villar 2013, Massana-Canals *et al.*, 2013).

Por otra parte, Pujade-Villar *et al.* (2009) reporta que para México se han descrito alrededor de 180 especies de Cinípidos, las cuales están estrechamente relacionados a 30 especies de encinos. Aunque se sabe muy poco sobre la fauna asociada a estas agallas, de manera general, se ha sugerido que formando parte de la fauna secundaria asociada a agallas de cinípidos se pueden encontrar diferentes tipos de artrópodos como, por ejemplo; arañas, pseudoescorpiones, ácaros, tisanópteros, psocópteros, lepidópteros, coleópteros, áfidos, himenópteros, entre otros (Serrano-Muñoz *et al.*, 2012, Pujade-Villar, 2013; Flores-Mercado *et al.*, 2019).

Factores que tienen influencia sobre la estructura de las comunidades de artrópodos asociados al dosel.

En la actualidad se han hecho diversos estudios para determinar cuáles son los factores que tienen influencia sobre las comunidades de artrópodos asociados al dosel de los árboles, algunos de los factores evaluados han sido los siguientes: (I) la variación temporal (Rechel *et al.*, 1996), (II) el origen de la especie vegetal (si es nativa o exótica) (Southwood *et al.*, 1982), (III) el tamaño del dosel de los árboles (Mac Arthur y Wilson, 1967; Janzen 1973; Strong, 1974), (IV) la variación espacial en gradientes ambientales, estos incluyen las condiciones de la localidad (p. ej. relieve, latitud, altitud) (Elton, 1973; Giller, 1984; Barbosa y Wagner, 1989), (V) la edad del bosque (Showalter, 1995), (VI) composición de especies vegetales (Barbosa y Wagner, 1989), (VII) los disturbios (Showalter, 1985; Showalter, 1994), (VIII) la amplitud de la distribución geográfica de los árboles (Lawton, 1982), (IX) la hibridación natural (Tovar-Sánchez y Oyama, 2006 a,b;

Valencia-Cuevas *et al.*, 2018). Esta última, es un proceso natural que se presenta en algunos grupos de angiospermas, destacando las Fagáceas (Aldrich *et al.*, 2002).

En particular, la hibridación entre especies de encinos juega un papel muy importante sobre la comunidad de artrópodos asociados al dosel ya que permite el flujo génico dentro de las poblaciones de encinos hospederos (Tovar-Sánchez *et al.*, 2008). Este proceso de flujo de genes incrementa la variación genética de las poblaciones de encinos interactuantes (Tovar-Sánchez *et al.*, 2008; Valencia-Cuevas *et al.*, 2014), lo que incide sobre la expresión de atributos en los híbridos, (por ejemplo: caracteres morfológicos, fisiológicos, etológicos, etc.) generando adaptaciones al medio. Adicionalmente, este abanico de caracteres puede incidir sobre la diversidad y los distintos niveles tróficos de las comunidades de artrópodos que se encuentran en el dosel de las plantas hospederas (Hooper *et al.*, 2005; Valencia-Cuevas y Tovar-Sánchez, 2015).

Especies fundadoras

De acuerdo con Ellison *et al.* (2005) las especies fundadoras se definen como aquellas que tienen influencia sobre la estructura de las comunidades de sus especies asociadas, al crear condiciones localmente estables, ofrecer recursos a otras especies, además de participar en la estabilización de procesos ecosistémicos. Para que una especie sea considerada como una especie fundadora se ha sugerido que debería presentar las siguientes características: I).- especies localmente abundantes y regionalmente comunes, II).- especies con características estructurales y funcionales que constituyen el hábitat para diferentes especies y, III).- especies que modulen procesos ecosistémicos clave como flujo de energía o ciclos biogeoquímicos (Ellison *et al.*, 2005).

Se ha encontrado que los árboles que están presentes en los ecosistemas forestales son candidatos para ser especies fundadoras, ya que sus características morfológicas, fisiológicas y

arquitectónicas pueden definir la estructura de un bosque, generar una variedad de microclimas, y por último su composición química y su biomasa contribuyen en un gran porcentaje a los procesos ecosistémicos (Ellison *et al.*, 2005). Por ejemplo, se ha sugerido que especies de encinos mexicanos como *Q. crasipes* (Tovar-Sánchez *et al.*, 2006b; Tovar-Sánchez *et al.*, 2013; Valencia-Cuevas *et al.*, 2020); *Q. crassifolia* (Tovar-Sánchez *et al.*, 2015); y *Q. castanea* (Tovar-Sánchez *et al.*, 2013; Valencia-Cuevas *et al.*, 2018, Valencia-Cuevas *et al.*, 2020) pueden estar actuando como especies fundadores en los bosques en donde habitan.

Diversidad genética como factor que tiene influencia sobre las comunidades de artrópodos asociados al dosel

Los estudios ecológicos en donde especies fundadoras son los sistemas de estudio han cobrado relevancia, pues muchos trabajos han arrojado resultados que indican que sus atributos genéticos pueden promover fuertes y predecibles efectos sobre las comunidades de organismos que habitan en estas especies (Whitham *et al.*, 2003, 2006). Los estudios recientes en especies fundadoras (p. ej., álamos, encinos, sauces, eucaliptos) han indicado que sus atributos genéticos tiene una implicación directa en varias comunidades ecológicas, por ejemplo; artrópodos asociados al dosel (Wimp *et al.*, 2004; Tovar Sánchez y Oyama, 2006b; Tovar-Sánchez *et al.*, 2013; Valencia-Cuevas *et al.*, 2018), microorganismos del suelo (Schweitzer *et al.*, 2008); invertebrados acuáticos (LeRoy *et al.*, 2006); hongos micorrícicos (Stultz *et al.*, 2009); plantas que se encuentran en el sotobosque (Adams *et al.*, 2011), entre otros. En general, las respuestas a la genética de la planta hospedera han sido dos: (1) plantas hospederas genéticamente diversas soportaran una mayor riqueza y diversidad de especies asociadas, (Wimp *et al.*, 2004 ; Tovar-Sánchez y Oyama 2006b; Valencia-Cuevas *et al.*, 2018), y (2) especies de plantas hospedoras genéticamente similares tendrán comunidades asociadas más similares, (Bangert *et al.*, 2005;

Johnson y Agrawal, 2007). Estas últimas observaciones sugieren que si existe un aumento en la diversidad genética de la planta huésped, ésta puede generar variación tanto en su morfología (Lambert *et al.*, 1995; González-Rodríguez *et al.*, 2004 ; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004), fenología (Hunter *et al.*, 1997) o arquitectura (Martinsen y Whitham 1994 ; Whitham *et al.*, 1999 ; Bangert *et al.*, 2005), así como en su química secundaria (Fritz, 1999; Wimp *et al.*, 2004).

La variación en estos caracteres constituye una amplia gama de recursos y condiciones que pueden ser utilizados por sus herbívoros asociados promoviendo su diversidad. Además, se ha determinado que plantas hospederas genéticamente similares ofrecen una gama de recursos y condiciones similares para sus comunidades asociadas (Bangert *et al.*, 2005; Johnson y Agrawal, 2007), lo que explica el segundo patrón reportado.

También se ha documentado que las características genéticas de las especies fundadoras pueden afectar procesos a nivel ecosistémico, como lo es el ciclaje de nutrientes (Schweitzer *et al.*, 2008), la producción primaria (Crutsinger *et al.*, 2006) y la estabilidad del ecosistema (Keith *et al.*, 2010). Se ha propuesto que el efecto de la variación de la genética de las especies fundadoras no sólo puede escalar a niveles de organización como las comunidades, sino también a nivel de los ecosistemas (Whitham *et al.*, 2012).

ANTECEDENTES

En los últimos años, en México se han realizado algunos estudios que han evaluado la influencia de la diversidad genética del encino hospederero sobre la estructura de su comunidad de artrópodos asociada al dosel.

Uno de los primeros trabajos fue el realizado por Tovar-Sánchez y Oyama (2006b) en donde los autores documentaron una relación positiva y significativa entre la diversidad genética poblacional en siete zonas híbridas del complejo *Q. crassipes* × *Q. crassifolia* y la comunidad de insectos endófagos asociados al dosel.

Similarmente, una mayor riqueza, diversidad y densidad de especies de insectos ectófagos asociados al dosel de individuos genéticamente más diversos de *Quercus castanea* y *Quercus crassipes* fue reportado (Tovar-Sánchez *et al.*, 2013). En términos de diversidad de especies, se encontró un patrón similar en la comunidad de insectos ectófagos asociados al dosel de *Q. crassifolia* (Tovar-Sánchez *et al.*, 2015).

Más recientemente, Valencia-Cuevas *et al.* (2018) reportaron que la diversidad de especies de insectos endófagos [minadores y agalleros (Cynipini)] y parasitoides que habitan en el dosel de *Q. castanea*, respondió a un gradiente de diversidad genética natural resultado de eventos de hibridación que fue documentada en esta especie de encino hospedero. Debido a que esta especie tiene influencia sobre la comunidad de inductores de agallas y sobre los parasitoides asociadas, los autores sugieren que esta especie tiene atributos de especie fundadora (Valencia-Cuevas *et al.*, 2020).

Vaca-Sánchez y colaboradores (2018) evaluaron a la comunidad de artrópodos del dosel de *Q. laurina* a lo largo de un gradiente con diversidad de especies de encinos. En este trabajo se encontró un gradiente de riqueza y abundancia de especies de artrópodos asociados al gradiente en la riqueza de especies encino que coexisten con *Q. laurina*. Los autores discuten que sus resultados pueden ser explicados porque en dichos sitios podrían existir fenómenos de flujo génico y de hibridación.

Finalmente, Castillo-Mendoza (2019) reportó que la diversidad genética del complejo de encinos *Q. glabrescens* × *Q. rugosa* tiene una relación positiva y significativa sobre la riqueza y

abundancia de insectos agalleros de la familia Cynipidae y sus parasitoides asociados. Sin embargo, el autor determinó que la magnitud de la influencia de la diversidad genética de la planta es menor en parasitoides en comparación a lo detectado en los insectos inductores de agallas. En este trabajo se sugiere que la menor influencia de la genética de la planta hospedera sobre los parasitoides se puede explicar considerando que la relación es indirecta (mediada por la cantidad y calidad de presas y metabolitos secundarios).

En general, los resultados del efecto positivo de la diversidad genética sobre la riqueza y diversidad de artrópodos encontrados en los trabajos mencionados han sido explicados considerando que las especies de árboles hospederos que presentan una mayor diversidad genética ofrecen un abanico amplio de recursos y condiciones disponibles para los organismos que habitan en ellos, favoreciendo a sus comunidades asociadas.

Sin embargo, hay estudios que reportan que no existe un efecto de la diversidad genética del encino hospedero sobre su comunidad de insectos asociados al dosel.

Por ejemplo, Tack *et al.* (2010) encontraron que la diversidad genética tiene poca influencia en la estructura de la comunidad de insectos endófagos (agalleros, minadores y enrolladores de hojas) asociados al dosel de *Q. robur* en Finlandia. De manera similar, Castegneyrol *et al.* (2012), encontraron que los atributos genéticos de la planta hospedera (diversidad genética, parentesco e identidad genética) no tuvieron un efecto significativo sobre la estructura de la comunidad de insectos fitófagos (endófagos y ectófagos) asociados al dosel de *Q. robur* en Francia.

Por otra parte, se conoce poco sobre la fauna de artrópodos asociada a agallas. En México existen tres estudios en donde se ha caracterizado a la fauna de artrópodos asociada a estas estructuras. El primero fue realizado por Serrano-Muñoz *et al.* (2012) quien trabajó con arañas asociadas a agallas de cinípidos en encinos del bosque de Tlalpan en la Ciudad de México. De 348 muestras de agallas recolectadas, en 36 de ellas se encontraron arañas asociadas a siete

morfortipos de agallas presentes en tres especies de encinos: *Quercus potosina*, *Q. obtusata* y *Q. laeta*. En total, se encontraron 55 arañas pertenecientes a siete familias. El morfotipo inducido por *Andricus georgei* fue el que presentó la mayor riqueza y abundancia de arañas y se encontraron 22 organismos incluidas en seis familias.

El segundo estudio también fue realizado por Serrano-Muñoz *et al.* (2015) quien encontró avispas de la tribu *Sinergini* y parasitoides de la superfamilia *Chalcidoidea* asociados a una agalla inducida por *Atrusca sp.*, en el encino *Q. mexicana* que se distribuye en la región noroeste de la Sierra de Guadalupe en el Estado de México. En total, colectaron 109 muestras de agallas de este morfotipo, de las cuales, de 25 muestras de estas agallas emergieron 290 insectos, repartidas en cuatro familias de Chalcidoideos y un género de Sinergini.

Otro estudio es el de Flores-Mercado *et al.* (2019) quienes documentaron que la fauna secundaria asociada a tres morfotipos de agallas en el dosel de *Q. crassipes*, fueron 26 insectos divididos en cuatro órdenes; Coleóptera, Hemíptera, Himenóptera y Psocóptera.

El contraste en los resultados sobre el efecto de las características genéticas del encino hospedero sobre sus comunidades de artrópodos asociadas, el desconocimiento de si el efecto de la genética del encino escala a los diferentes grupos de artrópodos que pueden estar asociados a las agallas de cinípinos; y el hecho de que se conoce muy poco sobre la composición, riqueza y diversidad de la fauna asociada a agallas en el dosel de encinos mexicanos, evidencian la necesidad de hacer estudios que generen conocimiento útil para llenar este vacío de información.

JUSTIFICACIÓN

Quercus castanea es una especie de encino rojo de amplia distribución geográfica en México, es considerado como una especie fundadora, es dominante del dosel de los bosques en donde habita, y es el hábitat de diferentes especies. *Q. castanea* presenta un gradiente natural de diversidad genética que resulta de eventos de hibridación con otras especies de encinos rojos a través del Eje Volcánico Transmexicano (EVT). Además, se ha documentado que sus niveles de diversidad genética tienen un efecto positivo y significativo sobre la riqueza y diversidad de su comunidad de insectos endófagos (minadores de hoja e inductores de agallas) y parasitoides asociados al dosel. Sin embargo, se desconoce la composición, riqueza y diversidad de especies de la comunidad de fauna asociada que habita en las agallas inducidas por avispa de la familia Cynipidae en *Q. castanea* y si la riqueza y diversidad de especies cambia a través del gradiente de diversidad genética de la planta hospedera.

OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar si la riqueza y diversidad de la comunidad de artrópodos asociados a las agallas inducidas por cinípinos en el dosel de *Q. castanea* cambia a través de una gradiente de diversidad genética del encino hospedero.

Objetivos particulares

- Realizar un catálogo fotográfico de los morfotipos de agallas inducidas por cinípinos en diferentes estructuras de *Quercus castanea*.
- Analizar la distribución espacial de las agallas de cinípinos asociadas a *Quercus castanea* a través de un gradiente de diversidad genética en el Eje Volcánico Transmexicano.
- Realizar la identificación de la fauna asociada a las agallas de *Q. castanea* al nivel taxonómico más fino posible.
- Determinar si el gradiente de diversidad genética documentado en *Q. castanea* promueve cambios en la riqueza y diversidad de la fauna de artrópodos asociada a agallas.

HIPÓTESIS

Quercus castanea es una especie con atributos de especie fundadora que presenta un gradiente natural de diversidad genética a través del Eje Volcánico Transmexicano como resultado de eventos de hibridación. Se ha documentado que la diversidad genética de esta especie tiene un efecto positivo y significativo sobre la riqueza y densidad de insectos inductores de agallas (Cynipidae) y parasitoides asociados. Si a mayor diversidad genética del encino hospedero *Q. castanea* los insectos inductores y parasitoides presentan más riqueza de especies y abundancia, se espera que la riqueza y abundancia de la fauna asociada a las agallas también aumente.

METODOLOGÍA

Especie de estudio

Quercus castanea Neé (Lobatae) es una especie de encino rojo que presenta individuos de 5-15 m en altura, con un diámetro de tronco de 30-60 cm (Rangel *et al.*, 2002). Esta especie pueden ser reconocida por sus características foliares, tales como la forma de las hojas (obovada u oblanceolada), envés con venas elevadas y reticuladas conspicuamente, márgenes que van de dos a seis dientes cortos, de ocho a 12 venas secundarias de cada lado de la vena media, de coloración gris-verdosa y tricomas fasciculados y sésiles. En los meses de junio y julio se presenta su época de floración, mientras que la fructificación se presenta de agosto a diciembre (Rangel *et al.*, 2002). *Q. castanea* se distribuye entre los 1180 a los 2600 m.s.n.m., en los más importantes sistemas montañosos mexicanos como la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre del Sur y Eje Volcánico Transmexicano (Valencia, 2004). También es común encontrar poblaciones de esta especie habitando en áreas de matorral xerófilo perturbado y en bosques mesófilos de montaña (Espinosa, 2001).

Sitios de estudio

Las poblaciones de *Q. castanea* analizadas en este trabajo son las mismas que utilizaron Valencia-Cuevas y colaboradores (2014), a través de las cuales se presentó un gradiente natural en la diversidad genética resultado de flujo genético interespecífico (Valencia-Cuevas *et al.*, 2015). Las localidades en donde se llevaron a cabo las colectas de las agallas y la comunidad de la fauna de artrópodos asociadas a ellas fueron: CBACH: Corredor Biológico Ajusco-Chichinautzin y PNT: Parque Nacional El Tepozteco en el estado de Morelos, PBT = Parque

Barranca de Tarango y PECM: Parque Ecológico de la Ciudad de México en la Ciudad de México, PLP: Parque Las Peñas en el Estado de México, y PEH: Parque Ecológico el Huixteco en el Estado de Guerrero (Fig. 1). Para minimizar la influencia de las características del sitio sobre la estructura de las comunidades de insectos asociados al dosel, las localidades estudiadas presentaron las siguientes características en común: historia geológica (todas las localidades pertenecen a la FVT, cuyo proceso de formación comenzó durante el Plioceno (Gómez-Tuena *et al.*, 2007), clima (templado subhúmedo) y tipo de vegetación (bosque maduro). Asimismo, las localidades son similares en términos de altitud (entre los 1800-2500 m), tipo de suelo (origen volcánico o derivado de rocas ígneas y sedimentarias) y estado de conservación (no presentan disturbios a nivel local debido a que se ubican en áreas de conservación en México).

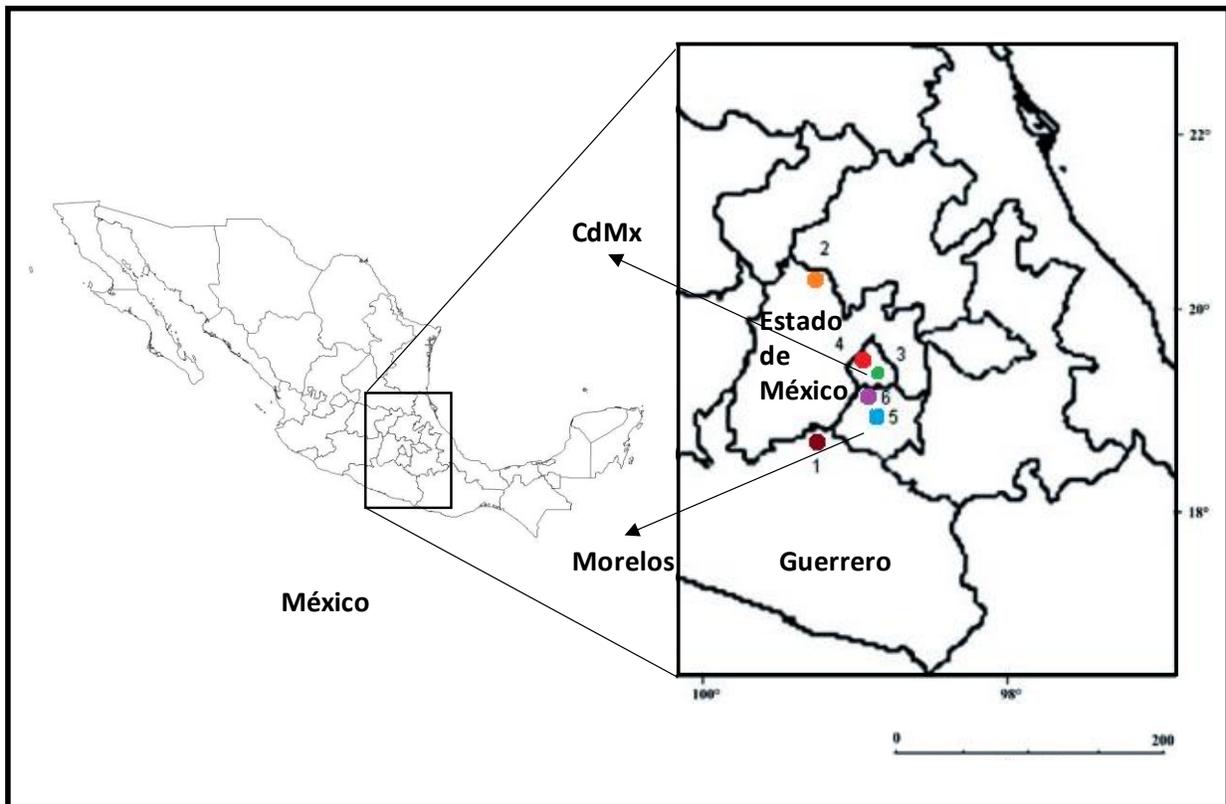


Fig. 1. Sitios de colecta de poblaciones de *Quercus castanea* que presentan un gradiente de diversidad genética a través del Eje Volcánico Transmexicano (Modificado de Valencia-Cuevas *et al.*, 2014).

Caracterización de la diversidad genética

Ciento veinte individuos (20 árboles por localidad) fueron reconocidos morfológica y genéticamente como *Q. castanea* (examinados mediante 14 SSRs), posteriormente, se documentó que los niveles de diversidad genética poblacional e individual de *Q. castanea* incrementan con el número de especies de encinos rojos asociados (Valencia-Cuevas *et al.*, 2014). Subsecuentemente, el análisis de los mismos individuos con microsatélites nucleares utilizando el programa STRUCTURE evidenció flujo genético interespecífico entre *Q. castanea* y tres de las especies que comúnmente coexisten con ella en zonas de simpatria (*Q. crassipes*, *Q. laurina* y *Q. crassifolia*; Valencia-Cuevas *et al.*, 2015). Específicamente, este último estudio reveló que *Q. castanea* ha incorporado genoma de estas especies, en diferente proporción a través del gradiente, lo que ha generado un aumento en sus niveles de diversidad genética. La fauna asociada a agallas de estos individuos fue utilizada para este trabajo.

Muestreo de la fauna asociada a agallas de cinípidos en el encino *Quercus castanea*

La estructura de la comunidad de artrópodos asociados a las agallas de cinípidos que habita el dosel de *Q. castanea* fue analizada en las poblaciones que fueron caracterizadas genéticamente por Valencia-Cuevas *et al.* (2014). Los individuos muestreados presentaron de 8-10 m ($9.12 \pm$ error estándar 0.17 m) en altura y entre 18.3 y 20.1 m² ($19.20 \text{ m}^2 \pm 2.08 \text{ m}^2$) de cobertura del dosel, el cual no se traslapó con el de otros árboles dentro del bosque de encino. Las agallas fueron colectadas en la parte media del dosel de cada árbol hospedero y se separaron a nivel de morfoespecie, fueron colocadas en contenedores de plástico previamente etiquetados y transportadas al laboratorio.

Catálogo fotográfico de los morfotipos de agallas inducidas por cinípidos en el dosel de *Quercus castanea*

El catálogo se realizó tomando fotografías de los morfotipos de agallas inducidos por cinípidos en el dosel de *Q. castanea* que fueron colectados por Valencia-Cuevas *et al.* (2018).

Características como número de cámaras larvales (unilocular o plurilocular) tipo de generación (sexual o asexual), textura y presencia de ornamentaciones fueron reportadas. Algunas agallas fueron disectadas para analizar su estructura interna (Fig. 2). Las agallas fueron caracterizadas con el apoyo de la M. en C. Miriam Serrano Muñoz y el Dr. Juli Pujade-Villar.

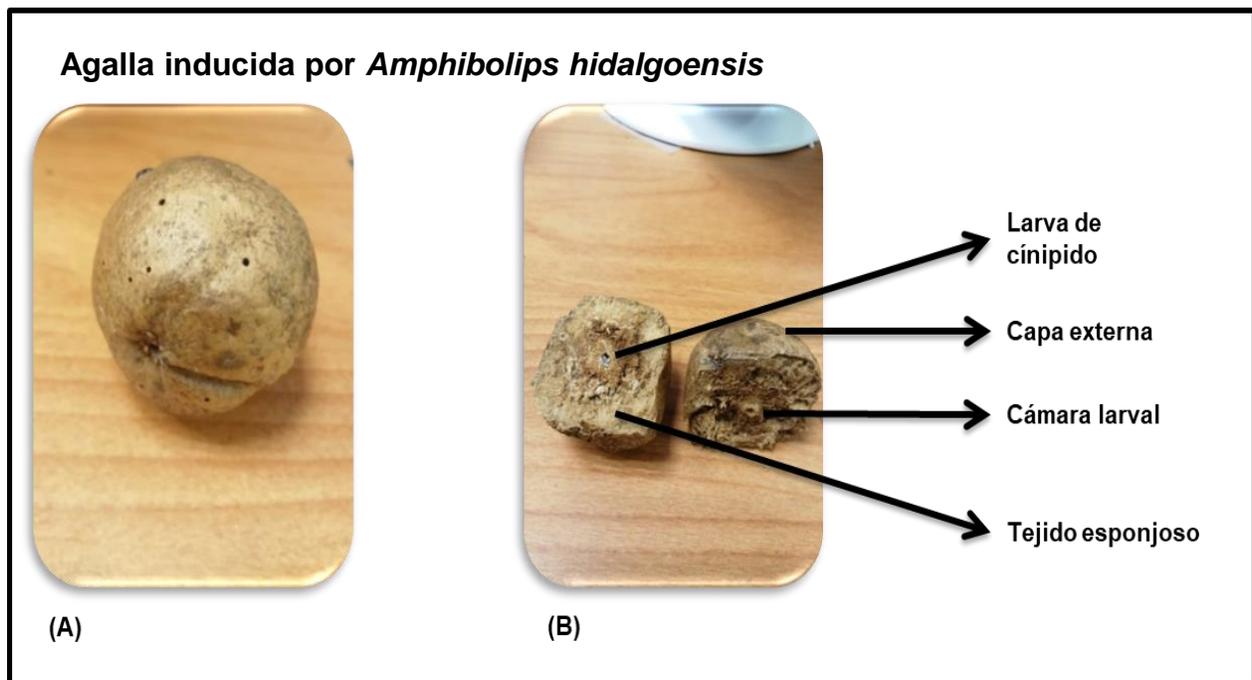


Fig. 2. Agalla inducida por avispas de la familia Cynipidae donde se puede observar su estructura interna: A) Agalla completa, B) Corte transversal.

Una vez que las agallas fueron caracterizadas, se tomó registro de su abundancia por sitio, información que será útil para conocer su distribución espacial a través del gradiente de diversidad genética de su encino hospedero.

Identificación de la fauna asociada a las agallas de *Quercus castanea*

Por su parte, los artrópodos colectados de las agallas (fauna asociada), se separaron por sitio de colecta en frascos de vidrio en alcohol al 70% para su posterior montaje e identificación. Para montar a los organismos se realizó el siguiente procedimiento: los artrópodos que se encontraban en alcohol al 70% fueron tratados con acetato de amilo, y se dejaron por un lapso de 2 horas como mínimo para su manipulación y montaje. Posteriormente, los artrópodos se montaron en triángulos pequeños de opalina con el uso de alfileres entomológicos y se colocaron en una caja entomológica de madera. Finalmente, al material separado se le tomó fotografías. La identificación de los artrópodos se hizo al nivel taxonómico más fino posible utilizando claves taxonómicas y con el apoyo de la M. en C. Miriam Serrano. Cabe mencionar que la fauna asociadas a agallas de la población de Las Peñas (LP) no se incluyó en los análisis debido a que no fue posible su identificación debido a su mal estado.

Análisis de datos

En términos de la estructura de la comunidad, se determinó la composición, riqueza de especies y diversidad [Shannon-Wiener (H') y Simpson (D)] de la fauna de artrópodos asociados a agallas de cinípinos que se encuentran en el dosel de *Q. castanea*.

Índice de Shannon-Wiener (H'):

Este índice refleja la heterogeneidad de una comunidad sobre la base de dos factores: el número de especies presentes y su abundancia relativa; ésta es una medida del grado de incertidumbre

asociada a la selección aleatoria de un individuo en la comunidad (Magurran, 2004). Este índice se calcula de la siguiente manera:

$$H' = -\sum p_i (\ln p_i)$$

Donde $p_i = n_i/N$, n_i es el número de individuos de la especie i y N es el número total de individuos.

Índice de Simpson (D'):

El índice de Simpson (1949) mide la probabilidad de que dos individuos de la población extraídos al azar sean de la misma especie ($\sum p_i^2$). Valores altos indican dominancia de alguna especie. Sin embargo, como se requiere un índice de diversidad es común usar el inverso de D' . Con esta modificación, entre mayor es el valor del índice mayor es la diversidad; el valor máximo que puede alcanzar es el número de especies de la comunidad (riqueza de especies) (Magurran, 1988).

$$1/D' = 1/\sum p_i^2$$

Los índices de diversidad fueron comparados utilizando una prueba de aleatorización descrita por Solow (1993). Esta prueba remuestra 10,000 veces de una distribución de abundancia de especies producida por la suma de las dos muestras. Para realizar los análisis se utilizó el programa Species Diversity and Richness ver. 3.03 (Henderson y Seaby, 2002).

RESULTADOS

Catálogo fotográfico de los morfotipos de agallas inducidas por cinípidos en un gradiente de diversidad genética de *Quercus castanea*

La figura 3 muestra el catálogo fotográfico elaborado con los morfotipos de agallas encontrados en el dosel de *Q. castanea*.





Fig. 3. Catálogo de morfotipos de agallas asociadas al dosel de *Quercus castanea*.

En total, se registró la presencia de 21 morfotipos, los cuales fueron inducidos por ocho géneros de avispas de la familia Cynipidae: I).- *Amphibolips*, II).- *Andricus*, III).- *Disholcaspis*, IV).- *Antron*, V).- *Erythres*, VI).- *Kokkocynips*, VII).- *Neuroterus* y VIII).- *Kinfeyela* (Tabla 1).

Tabla 1. Especie de cinípido inductor, estructura atacada (Ah=agalla de hoja; At=agalla de tallo, Am= agalla de meristemo) y tipo de agalla (unilocular o plurilocular) encontradas en el dosel del encino hospedero *Q. castanea*.

	Especie Inductor	Estructura/Planta			Total		
		Ah U/P	At U/P	Am U/P	Unilocular	Plurilocular	Agallas
	<i>Amphibolips hidalgoensis</i> .	-	3(3/0)	-	3	-	3
	<i>Andricus sp.</i>	1 (0/1)	3(1/2)	-	1	3	4
Antron	<i>Antron sp.</i>	1 (1/0)	-	-	1	-	1
	<i>Disholcaspis sp.</i>	-	1(0/1)	-	-	1	1
	<i>Neuroterus sp.</i>	2(2/0)	-	-	2	-	2
	<i>Erythres sp.</i>	-	-	1(1/0)	1	-	1
Kinfeyella	<i>Kinfeyella sp.</i>	1(1/0)	-	-	1	-	1
	<i>Kokkocynips doctorrosae</i>	-	1(1/0)	-	1	-	1

Las agallas se registraron en tres estructuras distintas (hoja, tallo y meristemo) las cuales presentaron el siguiente patrón en términos del número de agallas: Ah (10) = At (10) > Am (1).

La tabla 1 muestra que por estructura las agallas del dosel de *Q. castanea* presentaron las siguientes características: presencia de una o varias cámaras larvales, fueron inducidas en estructuras como hojas, tallos y meristemo.

Además, en la figura 4 se muestra el porcentaje de agallas uniloculares y pluriloculares por estructura (hoja y tallo), donde se puede apreciar que los mayores porcentajes correspondieron a agallas uniloculares en ambas estructuras.

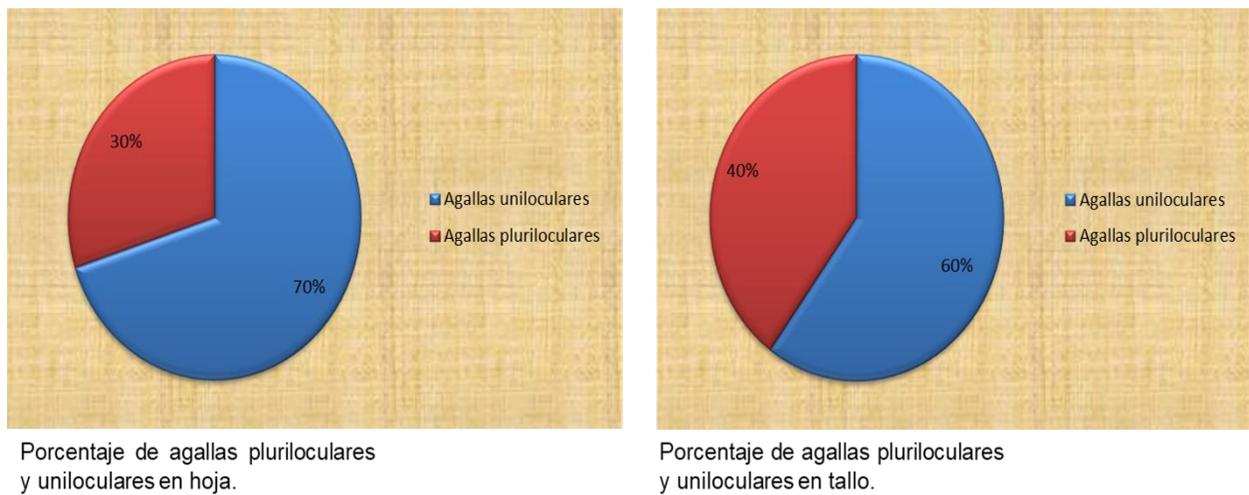


Fig.4. Porcentaje de agallas uniloculares y pluriloculares en tallo y en hoja encontrados en el dosel de *Q. castanea*

Se observó que, de las 21 morfoespecies de agallas obtenidas, el 90% fueron inducidas por la generación asexual del cínipino inductor, mientras que el porcentaje restante fue inducido por la generación sexual. Finalmente, el tamaño de las agallas osciló entre los .5 y los 5 cm, siendo las agallas de tallo, las de mayor talla.

Por otro lado, en términos de la distribución geográfica de las agallas encontradas en el dosel de *Q. castanea* se encontró el siguiente gradiente en el número de morfoespecies: PEH>PBT>PLP>PECM>PNT>CBACH (Tabla 2). En general, se puede observar que las

poblaciones de *Q. castanea* con mayor diversidad genética sostienen una mayor riqueza de especies inductoras de agallas.

Tabla 2. Distribución espacial (geográfica) de agallas asociadas a *Quercus castanea* a través de un gradiente de diversidad genética en el Eje Volcánico Transmexicano.

		Poblaciones de <i>Quercus castanea</i>						
		Estructura	CBACH	PNT	PECM	PBT	PLP	PEH
Agalla	<i>Hoja</i>							
1						*		
2								*
3						*		
4							*	
5							*	
6					*			
7								*
8								*
9								*
10								*
	<i>Tallo</i>							
11					*			
12			*					
13								*
14						*		
15								*
16						*		
17								*
18							*	
19								*
20				*				
	<i>Meristemo</i>							
21						*		
Total			1	1	2	5	3	9

Nota: CBACH=Corredor Biológico Ajusco-Chichinautzin, PNT=Parque Nacional el Tepozteco, PECM= Parque Ecológico Ciudad de México, PBT= Parque Barranca de Tarango, PLP= Parque Ecológico Las Peñas, PEH= Parque Ecológico El Huixteco.

Composición de la fauna asociada a las agallas de *Quercus castanea*

La fauna asociada a agallas de cínipidos presentes en el dosel de *Q. castanea* estuvo conformada por 177 individuos, los cuales están contenidos en 10 órdenes (Aranae, Collembola, Coleoptera, Diptera, Dermaptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Mantodea, Thysanoptera). La fauna primaria de las agallas de cínipidos asociados al dosel de *Q. castanea* estuvo representada por un

total de 53 organismos. Los individuos mencionados pertenecen a cuatro familias de insectos parasitoides calcidoideos, las cuales presentaron el siguiente patrón en términos de abundancia: Eurytomidae (25) > Eulophidae (12) > Torymidae (9) > Ormyridae (1). Asimismo, estos organismos estuvieron contenidos en cuatro géneros, que de acuerdo con su abundancia presentaron este patrón: *Eurytoma* (25) > *Baryscapus* (12) > *Torymus* (4) > *Ormyrus* (1) > *Sycophila* (1). Por otra parte, 14 individuos fueron identificados como representantes de la familia Braconidae, de la subfamilia Cardiochilinae (Tabla 3).

Tabla 3. Composición y abundancia de parasitoides asociados a agallas inducidas por insectos de la familia Cynipidae (Cinipini) en el dosel del encino hospedero *Q. castanea* por estructura.

Parasitoides asociados						
Estructura atacada	Especie Inductor	Familia / Subfamilia	Género	Especie	No. organismos	Total
Hoja						
5	-	Eulophidae	<i>Baryscapus</i>	Sp1	1	1
8	<i>Andricus</i>	Torymidae	<i>Torymus</i>		2	2
Tallo						
11	<i>Disholcaspis</i>	Ormyridae	<i>Ormyrus</i>	Sp2	1	1
12		Braconidae / Cardiochilinae	-		11	
	<i>Amphibolips</i>	Torymidae	<i>Torymus</i>		1	
		Eurytomidae	<i>Eurytoma</i>	Sp3	3	15
14		Eurytomidae	<i>Eurytoma</i>	Sp3	18	
			<i>Sycophila</i>	Sp10	1	
		Eulophidae	<i>Baryscapus</i>	Sp1	10	
	<i>Amphibolips hidalgoensis</i>	Torymidae	<i>Torymus</i>		3	
			N/D	Sp4		
		Chalcidoidea	N/D	Sp5		
			N/D	Sp6	4	
			N/D	Sp7		35
16		Braconidae / Cardiochilinae	-		3	
	<i>Andricus</i>	Torymidae	<i>Torymus</i>		2	
		Eurytomidae	<i>Eurytoma</i>	Sp3	3	8
17	<i>Amphibolips</i>	Braconidae	Sp		1	1
19	<i>Kokkocynips Doctorrosae</i>	Chalcidoidea	N/D	Sp8	1	1
20		Eurytomidae	<i>Eurytoma</i>	Sp3	1	
	-	Torymidae	<i>Torymus</i>		1	
		Chalcidoidea	N/D	Sp9	1	3
Meristemo						
21	<i>Erythres</i>	Eulophidae	<i>Baryscapus</i>	Sp1	1	1

Nota: N/D= No determinado

Con respecto a la fauna secundaria, se muestran los artrópodos asociados a las agallas inducidas en tallos, debido a que no se reportaron organismos en las agallas inducidas en hoja ni en meristemo.

Tabla 4. Composición y abundancia de la fauna secundaria asociada a agallas inducidas por insectos de la Cynipidae (Cinipini) en el encino hospedero *Q. castanea*.

Fauna Secundaria									
Estructura	Especie Inductor	Clase	Orden	Familia/Subfamilia	Género	Especie	No. organismos	Total	
Tallo									
11	<i>Disholcaspis</i>	Arachnida	Araneae	Salticidae	-	-	1	13	
		Insecta	Hymenoptera	-	-	-	11		
		Insecta	Coleoptera	Nitidulidae	-	-	1		
12	<i>Amphibolips</i>	Insecta	Hymenoptera	Formicidae/Formicinae	<i>Camponotus</i>	<i>Camponotus atriceps</i>	1	34	
		Insecta	Hymenoptera	-	-	-	27		
		Insecta	Diptera	-	-	Sp1	1		
		Insecta	Dermaptera	-	-	-	1		
		Insecta	Coleoptera	Curculionidae	<i>Curculio</i>	-	1		
		Insecta	Coleoptera	Curculionidae	-	-	Sp2		1
		Insecta	Hymenoptera	Formicidae/Formicinae	-	-	Sp3		1
13	<i>Andricus</i>	Insecta	Collembola	-	-	-	13	13	
14	<i>Amphibolips hidalgoensis</i>	Insecta	Hemiptera	-	-	Sp4	3	19	
		Insecta	Thysanoptera	-	-	Sp5	1		
		Insecta	Hymenoptera	-	-	-	2		
		Insecta	Hymenoptera	-	-	-	3		
		Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	-	-	-		1
		Insecta	Coleoptera	Curculionidae/Dryophthorinae	-	-	-		1
		Insecta	Mantodea	Cantharidae	-	-	-		4
		Insecta	Diptera	-	-	Sp6	1		
15	<i>Andricus</i>	Insecta	Hemiptera	-	-	Sp7	2	1	
						larva	1		
16	<i>Andricus</i>	Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	-	-	10	16	
			Thysanoptera	-	-	-	6		
17	<i>Amphibolips</i>	Insecta	Collembola	-	-	-	4	7	
			Hymenoptera	-	-	-	2		
			Coleoptera	Cantharidae	-	-	-		1
18	-	Insecta	Coleoptera	Nitidulidae	-	-	1	1	
19	<i>Kokkocynips doctorrosae</i>	Insecta	Coleoptera	-	-	-	1	3	
			Hemiptera	-	-	Sp4	1		
			Lepidoptera	Nocturidae	-	-	-		1
20	-	Insecta	Mantodea	-	-	Sp8	1	2	

Se documentó la presencia de 109 artrópodos contenidos en dos clases: Insecta y Arachnida. La primera clase estuvo representada por nueve órdenes, las cuales fueron: Collembola, Coleoptera, Diptera, Dermaptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Mantodea, Thysanoptera. Por su parte, la clase Arachnida, estuvo representada por solo un individuo del

orden Aranae. En total se tiene el registro de siete familias (Curculionidae, Staphylinidae, Cantharidae, Nitidulidae, Noctuidae, Formicidae y Salticidae), tres subfamilias (Curculioninae, Dryophthorinae y Formicinae), un género (*Curculio*) y dos especies de hormigas (*Paratrechina longicornis* y *Camponotus atriceps*) (Tabla 4). En términos de abundancia, los órdenes presentan el siguiente patrón: Hymenoptera (45) > Coleoptera (24) > Collembola (17) > Thysanoptera (8) > Hemiptera (6) > Diptera (4) > Mantodea (2) > Dermaptera (1) > Lepidoptera (1) > Aranae (1). La identificación al nivel taxonómico más fino reveló la presencia de 67 morfoespecies.

Riqueza y diversidad de la fauna secundaria asociada a las agallas de *Quercus castanea* a través de un gradiente de diversidad genética en *Q. castanea*

En este trabajo se encontró el siguiente gradiente de riqueza de especies de artrópodos asociados a las agallas del dosel de *Q. castanea*:

PEH (25) > PBT (23) > PNT (11) > CBACH (9) = PECM (9).

Con respecto al índice de diversidad de Shannon-Wiener se encontró que el mayor valor de H' se presentó en las poblaciones PBT y PEH, mientras que el menor se presentó en la población CBACH (Tabla 4).

Tabla 5. Índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') de la fauna asociada a agallas de *Quercus castanea* a través de un gradiente de diversidad genética en el Eje Volcánico Transmexicano. ns=diferencias no significativas, *= $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$, ***= $P < 0.001$ (prueba de Solow).

		CBACH	PNT	PECM	PBT	PEH
		1.785	2.293	1.977	2.707	2.673
CBACH	1.785		n.s.	n.s.	***	***
PNT	2.293			n.s.	n.s.	n.s.
PECM	1.977				n.s.	n.s.
PBT	2.707					n.s.
PEH	2.673					

Por su parte, la prueba de Solow mostró que no existen diferencias significativas en H' entre sitios. Las excepciones fueron PBT y PEH que mostraron diferencias estadísticamente significativas con CBACH (Tabla 5). Este resultado sugiere que hay una tendencia al incremento de la diversidad de la fauna de artrópodos asociada a agallas con el incremento en la diversidad genética de *Q. castanea*.

Tabla 6. Índice de diversidad de Simpson (D') de la fauna asociada a agallas de *Quercus castanea* a través de un gradiente de diversidad genética en el Eje Volcánico Transmexicano. ns=diferencias no significativas, *= $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$ (prueba de Solow).

		CBACH	PNT	PECM	PBT	PEH
		4.917	17	8.571	12.34	11.16
CBACH	4.917		*	n.s.	*	*
PNT	17			n.s.	n.s.	n.s.
PECM	8.571				n.s.	n.s.
PBT	12.34					n.s.
PEH	11.16					

Con respecto al índice de diversidad de Simpson (D') se encontró que PNT presentó la mayor diversidad, mientras que CBACH presentó el valor menor (Tabla 6). Por su parte, la

prueba de Solow mostró que, no existen diferencias significativas en D' entre sitios. Las excepciones fueron PNT, PBT y PEH que mostraron diferencias estadísticamente significativas con CBACH. Este resultado sugiere, que en general, hay una tendencia al incremento de la diversidad de la fauna de artrópodos asociada a agallas con el incremento en la diversidad genética de *Q. castanea*.

Agallas de cinípidos como microecosistemas

De acuerdo con los resultados encontrados, se observa que las agallas inducidas por cinípidos funcionan como microecosistemas para una diversidad importante de artrópodos. En general, se observó que las agallas de tallo presentaron el mayor número de especies asociadas. Para ilustrarlo se presentan dos ejemplos: el morfotipo inducido por *A. hidalgoensis* (Fig. 5) y *Andricus* sp (Fig.6).

Para el primer caso, un total de cinco morfotipos de artrópodos fueron encontrados incluidos como fauna asociada (Fig. 5). Específicamente, se encontró *Synergus* como inquilino, por su parte los parasitoides reportados se encuentran dentro de las familias Torymidae y Eurytomidae, estos como fauna primaria. Como fauna secundaria se encontraron individuos de dos órdenes de la clase Insecta, un organismo del orden Mantodea, y coleópteros de la familia Staphylinidae.

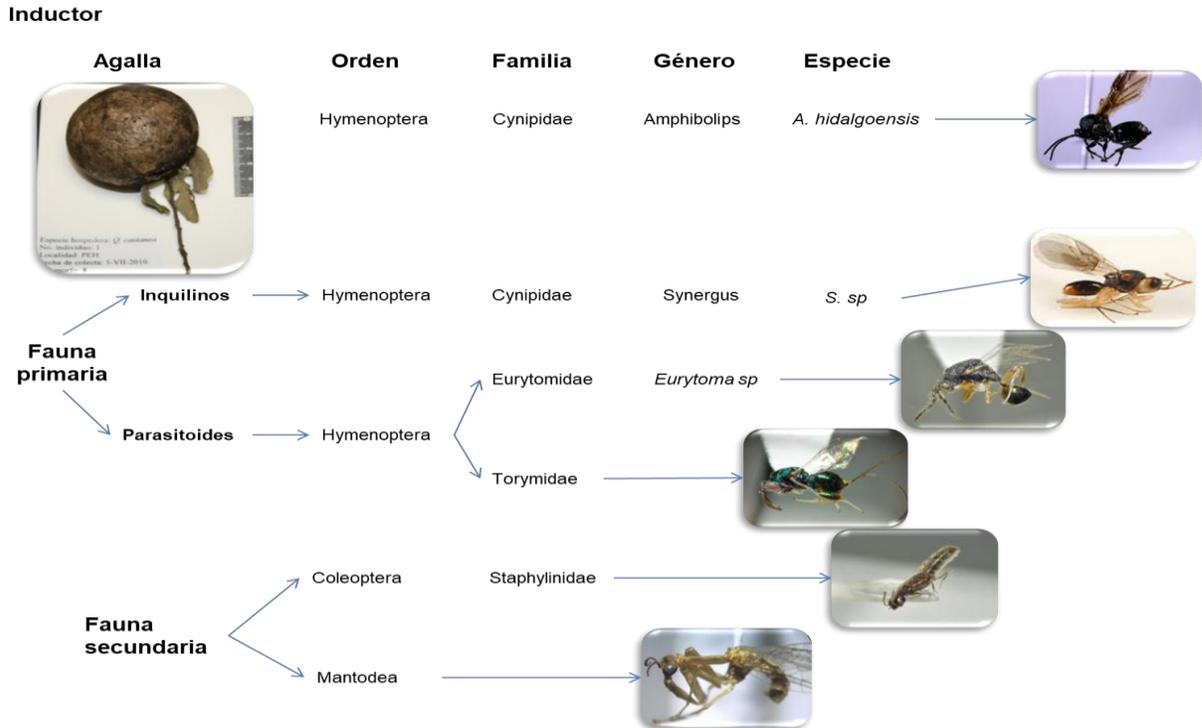


Fig. 5. Morfotipo inducido por *Amphibolips hidalgoensis* y su fauna de artrópodos asociada.

Para el caso de la agalla inducida por *Andricus sp.* (Fig. 6) se documentó un total de cinco morfotipos de artrópodos que fueron encontrados incluidos como fauna asociada. Se reportaron representantes de parasitoides de las familias Torymidae, Eurytomidae y representantes de superparasitoides (Cardiochilinae), como fauna primaria. Como fauna secundaria se encontraron individuos de la clase Insecta, los cuales fueron coleópteros de la familia Staphylinidae y hormigas pertenecientes a la familia Formicidae.

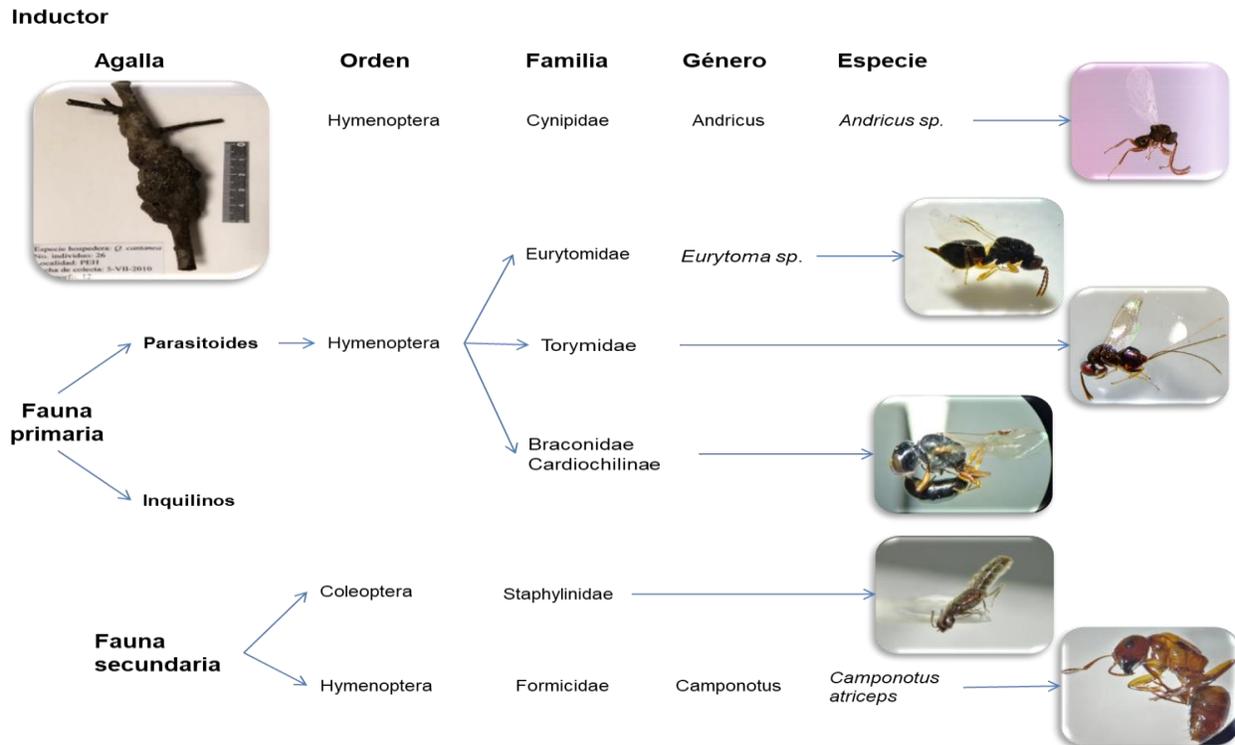


Fig. 6. Morfotipo inducido por *Andricus sp.* y su fauna de artrópodos asociada.

DISCUSIÓN

Agallas inducidas por cinípidos en un gradiente de diversidad genética de *Quercus castanea*

En este estudio se realizó un catálogo fotográfico de los morfotipos de agallas inducidas por cinípidos en el encino *Q. castanea*. En total, se reconocieron 21 morfotipos de agallas que fueron inducidas en tres órganos distintos de *Q. castanea*: hojas, tallos y meristemo. Aunque la mayoría de las agallas se encontraron en las dos primeras estructuras. Esta información coincide con los reportes en la literatura que indican que las agallas se encuentran principalmente en hojas y en tallos, y en menor medida en estructuras como ramas, frutos, flores, raíces, troncos o meristemos (Abrahamson *et al.*, 2003; Stone y Schönrogge, 2003). Estos resultados coinciden con lo

reportado en el trabajo de Pascual-Alvarado *et al.* (2017) quienes reportaron un total de 224 morfotipos de agallas, distribuidas de la siguiente manera: hojas (125), ramas (37), brotes (31) y peciolo (20), en individuos de diferentes especies de encinos.

En general, los autores reportan que la mayor cantidad de agallas inducidas en hojas se debe a la disponibilidad de este tejido en los árboles, pues se ha sugerido que entre más hojas tenga el árbol hospedero estas pueden representar una cantidad mayor de sitios para la inducción de las agallas (Weis *et al.*, 1988). También se ha documentado que este fenómeno se presenta debido a que las hojas contienen una alta cantidad de nutrientes, así como altas concentraciones de taninos y fenoles (Schultz y Baldwin 1982; Rossiter *et al.*, 1988; Maldonado-López *et al.*, 2015a). La relación positiva entre la concentración de taninos y fenoles y la presencia de agallas en tejido foliar sugiere que los insectos inductores prefieren ovipositar en hojas con metabolitos secundarios que pueden ser utilizados para inhibir la presencia de sus parasitoides.

En términos de composición, las agallas encontradas en el dosel de *Q. castanea* en este trabajo fueron inducidas por los siguientes géneros de avispa: *Amphibolips*, *Andricus*, *Antron*, *Disholcaspis*, *Erythres*, *Kokkocynips*, *Neuroterus*, y *Melikaiella*. Estos resultados concuerdan con una revisión taxonómica realizada por Pujade-Villar *et al.* (2009), donde reportan que para México se encuentran descritos alrededor de 13 géneros de cinípidos que incluyen los encontrados en *Q. castanea*.

De estos géneros, *Andricus* es por mucho el género con más especies dentro de los cinípidos; en México se han citado más de 40 especies (Pujade-Villar *et al.*, 2009). De hecho, en el estudio de Valencia-Cuevas *et al.* (2018), este es el género más importante en términos de riqueza de especies, con 14 representantes en el dosel de *Q. castanea*. Por otra parte, cabe resaltar que el género *Kokkocinips* fue reportado por primera vez en el dosel de este encino para el Estado de Morelos, en el Parque Nacional el Tepozteco (Valencia-Cuevas *et al.*, 2018).

Se ha documentado que la formación de agallas es una estrategia que han utilizado los cinípidos para cubrir sus necesidades de alimentación, desarrollo y reproducción. Asimismo, la agalla ha sido de utilidad para protegerse de depredadores y de cambios ambientales (Price y Pschorn, 1980; Ananthakrishan, 1984; Weis *et al.*, 1988; Schultz 1992). En este sentido, se sabe que los cinípidos han respondido a las avispas parasitoides pertenecientes a las familias Ichneumonidae, Braconidae y Chalcidoidea (Askew, 1984; Wiebes-Rijks y Shorthouse, 1992; Stone *et al.*, 2002; Hayward y Stone, 2005) desarrollando pubescencias y espinas en la superficie de la agalla, aumento en la dureza de la superficie, incrementando el espesor en el tejido que separa la cámara larval de la superficie, presencia de cámaras falsas y la producción de néctar para atraer hormigas que ahuyenten a los parasitoides (Hayward y Stone, 2005). Lo anterior, debido a que los parasitoides antes mencionados son los principales controladores de las poblaciones de cinípidos, ya que causan del 40 al 100% de su mortalidad (Cooper y Riesker, 2010). En este trabajo se encontró que las agallas inducidas por cinípidos en el dosel de *Q. castanea* presentaban características tales como: endurecimiento de la parte externa de la agalla, tejido esponjoso que da una mayor separación de la cámara larval de la pared externa, presencia de pubescencias, formación de dos o más cámaras larvales (pluriloculares), entre otras características. Esta información sugiere que, las características mencionadas les pueden conferir a los cinípidos menores tasas de parasitoidismo.

Por otro lado, la diversificación de los cinípidos también se encuentra relacionada con la distribución de sus especies hospederas (Avisé, 2007; Hardy y Cook, 2010), ya que se ha visto que especies de encinos con una mayor distribución geográfica soportan comunidades de cinípidos que presentan una mayor diversidad (Avisé, 2007; Hardy y Cook, 2010). Por otro lado, aquellos encinos que presentan una distribución geográfica reducida pueden llegar a presentar una baja diversidad de cinípidos, pero presentan altos niveles de endemismos (Avisé, 2007).

Por ejemplo, en términos del número de morfoespecies, este trabajo coincide con los estudios realizados en el encino *Q. turbinella* en América del Norte, donde se reportaron 20 morfoespecies de avispa inductoras de agallas (Fernandes y Price, 1988).

De igual manera, Maldonado-López *et al.* (2015a) reportaron los siguientes números de morfotipos de agallas en tres especies de encinos en el estado de Michoacán: *Q. obtusata*: 40 agallas; *Q. deserticola*: 25 agallas y *Q. castanea*: 33 agallas.

En otro estudio realizado por Pascual-Alvarado *et al.* (2017) encontraron que dentro de la sección *Lobatae*, los encinos con el mayor número de morfotipos de agallas fueron *Q. crassifolia* con 11, *Q. castanea* con 10 y *Q. mexicana* con 7, y en la sección *Quercus* se encontraron los siguientes encinos: *Q. microphylla* con 20, *Q. resinosa* con 17 y *Q. magnifolia* con 14. Además, se encontraron morfotipos que son específicos de ciertas localidades, por lo tanto, se podría suponer que se podrían tratar de especies que son endémicas de esos sitios específicos (Pascual-Alvarado *et al.*, 2017). Una posible explicación de las diferencias encontradas en términos del número de morfotipos entre especies de encino, puede ser las diferencias en la amplitud de distribución geográfica entre especies. En general se sabe que los encinos presentan plasticidad fenotípica, la que aumenta con su amplitud de distribución geográfica. Debido a que México se caracteriza por su diversidad climática, topográfica, edáfica, etc. (Valencia, 2004) los encinos de amplia distribución pueden verse sometidos a diferentes condiciones ambientales que podrían influir en sus niveles de plasticidad fenotípica en términos morfológicos, fenológicos, químicos (Tovar-Sánchez *et al.*, 2008; Valencia-Cuevas *et al.*, 2014) que constituyen el abanico de recursos y condiciones que pueden ser utilizados por las avispas inductoras de agallas (Maldonado-López *et al.*, 2015a). Para el caso de *Q. castanea* se sabe que se distribuye en 17 estados de la República Mexicana, y que crece asociada a diferentes tipos de vegetación como: bosques de pino, encino, pino-encino, pastizales con matorral xerófilo, bosque mesófilo de

montaña, encinares con disturbio, etc. (Romero-Rangel *et al.*, 2002). Esta información sugiere que esta especie puede presentar una amplia gama de recursos y condiciones que pueden ser aprovechadas por sus especies asociadas (Valencia-Cuevas *et al.*, 2018).

Las diferencias encontradas en el número de morfoespecies asociadas al dosel de *Q. castanea* entre los diferentes estudios también podría explicarse por diferencias en la intensidad del muestreo. Por ejemplo, en los estudios realizados por Maldonado-López *et al.* (2015a, b, 2016) a través de la distribución geográfica de esta especie se reportaron más de 33 morfotipos de agallas. Sin embargo, Pascual-Alvarado *et al.* (2017) documentaron un total de 10 morfotipos de agallas para el dosel de *Q. castanea*. Estos resultados sugieren que los esfuerzos de recolección de agallas asociadas al dosel pueden presentar diferencias en la intensidad de colecta temporal y espacial, generando diferencias en el número de morfoespecies identificadas en este tipo de encinos que presentan amplias distribuciones geográficas en territorio nacional.

Por otra parte, se ha documentado que los encinos presentan alta frecuencia de eventos de hibridación. Al ser una forma de recombinación genética, este proceso favorece los niveles de diversidad genética en las especies involucradas (Tovar-Sánchez *et al.*, 2008; Valencia-Cuevas *et al.*, 2014; Castillo-Mendoza, 2019).

Estudios previos en *Q. castanea* han documentado que la hibridación natural es un evento que favorece su diversidad genética (Valencia-Cuevas *et al.*, 2014, 2015). Además, se ha reportado que su comunidad de insectos endófagos asociados [avispa inductoras de agallas (Cynipidae) e insectos minadores de hojas] responden de manera positiva y significativa a un gradiente de diversidad genética reportada en su planta hospedera (Valencia-Cuevas *et al.*, 2018). Lo anterior ha sido explicado considerando que la variabilidad genética en las poblaciones de plantas hospederas puede favorecer un abanico más amplio de recursos y condiciones que pueden

explotar los artrópodos (Maldonado-López *et al.*, 2015a), en particular insectos endófagos asociados al dosel.

Debido a que los insectos endófagos son capaces de detectar los cambios que ocurren en sus encinos hospederos a nivel morfológico, fisiológico, químico o fenológico, como resultado de eventos de hibridación y cambios en la diversidad genética de la planta hospedera (Lambert *et al.*, 1995, Tovar-Sánchez y Oyama, 2006). Además, algunas especies de encino tienen atributos de especie fundadora. Es decir, son especies que crean recursos y condiciones para el establecimiento de otras especies, además de estar involucrados en procesos ecosistémicos (Ellison *et al.*, 2005). En este sentido, Valencia-Cuevas *et al.* (2014, 2020) sugirieron que *Q. castanea* es una especie que puede estar jugando el rol de especie fundadora en los bosques en donde habita. Además, en el presente trabajo se detectó una respuesta de la comunidad de insectos inductores de agallas al gradiente de diversidad genética presente en su encino hospedero *Q. castanea*, pues existe un gradiente en la riqueza de morfotipos de agallas asociadas a esta especie.

Asimismo, se ha reportado que la genética de este tipo de especies no solo tiene influencia sobre la comunidad de insectos herbívoros, si no que esta influencia puede extenderse de forma indirecta a los siguientes niveles tróficos, promoviendo un efecto de “cascada” en el ecosistema (Whitham *et al.*, 2003; Bailey *et al.*, 2006). Lo anterior, también fue documentado en el estudio de Valencia-Cuevas *et al.*, (2018) en donde se encontró que los parasitoides también se ven influenciados por los niveles de diversidad genética de *Q. castanea*. Resultados similares también fueron documentados en la comunidad de parasitoides asociados a cinípidos en el dosel de *Q. rugosa* (Castillo-Mendoza, 2019).

Composición de la fauna asociada a las agallas de *Quercus castanea*

Las agallas de cinípidos se han denominado “puntos calientes” ecológicos ya que constituyen la base de una amplia comunidad asociada de organismos que están ligados a estas estructuras, especialmente los artrópodos, ya que han encontrado en estas estructuras refugio, acomodo y disponibilidad de alimento debido a la variabilidad morfológica y estructural que presentan las agallas (Askew, 1980, 1984). Por lo tanto, se podría afirmar que existe una relación que es directamente proporcional entre la complejidad estructural de la agalla, la diversidad del taxón inductor y la complejidad de la comunidad asociada de insectos (Nieves-Aldrey, 1998).

Durante las fases de desarrollo de las agallas se pueden diferenciar dos tipos de fauna de artrópodos asociados a ellas: la fauna primaria (inquilinos y parasitoides) y la fauna secundaria (organismos que encuentran en estos sitios lugares como refugio, y alimento). En este contexto, la fauna primaria asociada a las agallas de cinípidos asociados al dosel de *Q. castanea* estuvo representada por un total de 54 organismos, divididos en 4 familias de parasitoides calcidoideos (Eulophidae, Eurytomidae, Ormyridae y Torymidae), contenidos en 4 géneros (*Baryscapus*, *Sycophila*, *Eurytoma* y *Ormyrus*). Finalmente, una familia de parasitoides bracónidos, pertenecientes al grupo Cardiochilinae, también fue reportada.

Estos resultados coinciden con los reportados por Flores-Mercado *et al.* (2019), donde caracterizaron la entomofauna asociada a tres morfotipos de agallas en el Estado de México, encontrando la presencia de 69 insectos parasitoides agrupados en 5 familias (Pteromalidae, Eulophidae, Eurytomidae, Ormyridae y Torymidae).

Estos resultados concuerdan con los reportados por Serrano-Muñoz *et al.* (2015 y 2016), quienes analizaron a la fauna primaria (Synergini y Chalcidoidea) de agallas inducidas por las avispas agalleras *Atrusca* sp. y *Andricus quercuslanigera* de la región noreste de la Sierra de

Guadalupe (Estado de México) asociadas al dosel de *Quercus mexicana*. En el primer estudio se registraron 290 insectos representantes del organismo inductor: *Atrusca* sp. (Cynipini) y su fauna primaria: *Synergus* (Synergini) y Chalcidoidea (Eulophidae, Eupelmidae, Ormyridae, y Eurytomidae). En el segundo estudio se reportaron 367 especímenes: 108 representantes del organismo inductor: *A. quercuslanigera* (Cynipini), y su fauna primaria: 130 *Synergus* (Synergini), 6 *Eupelmus* sp (Eupelmidae), 10 *Eurytoma* sp (Eurytomidae), 96 *Acaenacis* sp (Pteromalidae), 13 *Ormyrus* sp (Ormyridae) y 4 *Torymus* sp (Torymidae).

Tomando en cuenta estos resultados, se encontró que tanto los datos de este trabajo, así como los resultados reportados en los trabajos antes mencionados coinciden en gran medida, ya que para todos los estudios se reportaron de forma similar las mismas familias de parasitoides (Eulophidae, Eurytomidae, Ormyridae, Pteromalidae, Torymidae), que pertenecen al grupo de la superfamilia Chalcidoidea. Asimismo, estos resultados coinciden con lo reportado en los trabajos de Pujade-Villar (2013), donde se menciona que este grupo de inductores tiene asociado un grupo determinado de parasitoides, como sería el caso de los calcidoideos.

Se ha sugerido que formando parte de la fauna secundaria asociada a agallas de cinípidos se pueden encontrar diferentes órdenes de artrópodos como, por ejemplo; arañas, pseudoescorpiones, ácaros, thysanópteros, psocópteros, lepidópteros, coleópteros, áfidos, himenópteros, entre otros. Las hormigas nidificantes destacan por ocupar agallas y crear pequeñas colonias dentro de estas, para estos casos se trata de agallas de mayores tamaños y con tejido leñoso (Pujade-Villar 2013, Massana-Canals *et al.*, 2013).

Con respecto a la fauna secundaria, en el presente trabajo se documentó la presencia de 177 artrópodos contenidos en dos clases: Insecta (Collembola, Coleoptera, Diptera, Dermaptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Mantodea, Thysanoptera) y Arachnida (Aranae). El grupo más representativo por el número de individuos encontrados fue la familia Cantharidae

(orden Coleoptera), ya que, según datos reportados por Pujade-Villar (2013), se trata de un grupo cecidofago, debido a que esta familia de escarabajos es común encontrarla en agallas inducidas por *Amphibolips* pues las larvas de estos organismos utilizan estas agallas como alimento.

En otro estudio realizado por Serrano-Muñoz *et al.* (2012) en encinos del bosque de Tlalpan en la Ciudad de México, se reportó que, en 348 muestras de agallas recolectadas, 36 presentaron arañas asociadas a siete morfotipos presentes en cuatro especies de encinos: *Q. potosina*, *Q. obtusata*, *Q. rugosa* y *Q. laeta*. En total, se encontraron 55 individuos pertenecientes a siete familias las cuales fueron; Anyphaenidae, Araneidae, Corinnidae, Salticidae, Tetragnathidae, Thomisidae y Zoropsidae. Esta información muestra que representantes de la familia Salticidae ya han sido reportados en otros estudios, en donde se ha caracterizado la fauna secundaria asociada a agallas inducidas por cinípidos en el dosel.

Estos resultados también concuerdan con lo reportado por Flores-Mercado *et al.* (2019) quienes documentaron que la fauna secundaria asociada a tres morfotipos de agallas en el dosel de *Q. crassipes*, fueron 26 insectos divididos en los siguientes órdenes; Coleoptera, Hemiptera, Hymenoptera y Psocoptera.

A pesar de que aún son muy escasos los estudios que aborden la caracterización de la fauna primaria y secundaria asociada a agallas de cinípidos, los resultados encontrados, muestran que las agallas inducidas por avispas de la familia Cynipidae funcionan como microecosistemas para una diversidad importante de artrópodos. Lo anterior apoya lo postulado por Pujade-Villar (2013) donde menciona que las agallas funcionan como microecosistemas al brindar refugio, hogar y servir como alimento a un variado grupo de organismos.

Riqueza y diversidad de la fauna secundaria asociada a las agallas de *Quercus castanea* a través de un gradiente de diversidad genética

El género *Quercus* representa a un grupo vegetal muy importante dentro de los ecosistemas templados del hemisferio norte (Lowe *et al.*, 2004), además algunas especies que están dentro de este género han sido propuestas como especies fundadoras (Ellison *et al.*, 2005; Tovar-Sánchez *et al.*, 2013; Valencia-Cuevas *et al.*, 2014; 2020). Como ya se mencionó, una especie fundadora se define como aquella que tiene influencia sobre la estructura de las comunidades de sus especies asociadas, al crear condiciones localmente estables y ofrecer recursos, además de participar en la estabilización de procesos ecosistémicos. Para que una especie sea considerada como una especie fundadora se ha sugerido que debería presentar las siguientes características: I).- especies localmente abundantes y regionalmente comunes, II).- especies con características estructurales y funcionales que constituyen el hábitat para diferentes especies y, III).- especies que modulen procesos ecosistémicos clave como flujo de energía o ciclos biogeoquímicos (Ellison *et al.*, 2005).

Además, existen diversos estudios que han documentado que los atributos genéticos de estas especies pueden modificar y tener fuertes efectos sobre las comunidades y ecosistemas (Whitham *et al.*, 2003, 2006). Los estudios recientes en especies fundadoras [(p. ej. álamos (Whitham *et al.*, 2006), sauces (Hochwender y Fritz, 2004), eucaliptos (Dunguey *et al.*, 2000) y encinos (Tovar-Sánchez y Oyama, 2006b; Tovar-Sánchez *et al.*, 2013)] han indicado que sus atributos genéticos tienen influencia en varias comunidades ecológicas, como por ejemplo; artrópodos asociados al dosel (Wimp *et al.*, 2004; Tovar-Sánchez y Oyama, 2006b; Tovar-Sánchez *et al.*, 2013; Valencia-Cuevas *et al.*, 2018), microorganismos del suelo (Schweitzer *et*

al., 2008); invertebrados acuáticos (LeRoy *et al.*, 2006); hongos micorrícicos (Stultz *et al.*, 2009); plantas que se encuentran en el sotobosque (Adams *et al.*, 2011), entre otros. En general, los efectos de las características genética de estas especies generan dos patrones: (1) plantas hospederas genéticamente diversas soportaran una mayor riqueza y diversidad de especies asociadas (Wimp *et al.*, 2004 ; Tovar-Sánchez y Oyama, 2006b; Valencia-Cuevas *et al.*, 2018), y (2) especies de plantas hospedadoras genéticamente similares tendrán comunidades asociadas más similares (Bangert *et al.*, 2005; Johnson y Agrawal, 2007).

En este sentido, estudios previos han propuesto a *Q. castanea* como una especie con atributos de especie fundadora (Valencia-Cuevas *et al.*, 2018, 2020), ya que cumple con las características que Ellison *et al.*, (2005) proponen que debiese tener una especie fundadora. Además, también se ha documentado que los niveles de diversidad genética de *Q. castanea* son altos ($He = 0.70$) (Valencia-Cuevas *et al.*, 2014) y que tienen una influencia positiva y significativa sobre sus comunidades de artrópodos endófagos [agalleros (Cynipidae) y minadores] y parasitoides (Valencia-Cuevas *et al.*, 2018) asociados al dosel.

En este trabajo se documentó que la fauna secundaria también presentó una tendencia a una mayor riqueza y diversidad de especies a través del gradiente de diversidad previamente reportado por Valencia-Cuevas *et al.* (2014). Lo que se pudo observar es que en la población de El Huixteco fue donde se encontró la mayor riqueza y diversidad de especies de la fauna secundaria, que corresponde con el sitio en donde se documentó la mayor diversidad genética del encino hospedero *Q. castanea* (Valencia-Cuevas *et al.*, 2014). En contraste con la población del CBACH en donde se presentaron los menores valores de diversidad genética y menores valores en términos de riqueza y diversidad de la fauna secundaria asociada a las agallas reportada en el presente estudio. Estos resultados sugieren que las características genéticas del encino hospedero

pueden extenderse no solo a los insectos que inducen la formación de agallas, sino también a la fauna que utiliza dichas estructuras. Sin embargo, se requieren estudios más detallados que permitan corroborar esta hipótesis y dar información sobre la magnitud y el alcance de la influencia.

Bajo este contexto, Castillo-Mendoza (2019) reportó que la diversidad genética del complejo de encinos *Q. glabrescens* × *Q. rugosa* tiene una relación positiva y significativa sobre la riqueza y abundancia de insectos inductores de agallas de la familia Cynipidae y sus parasitoides asociados. Sin embargo, sus resultados sugieren que la magnitud de la influencia de la diversidad genética del encino hospedero disminuye conforme se avanza a través de la cadena trófica, es decir, es menor en insectos depredadores (parasitoides) en comparación a lo detectado en los insectos herbívoros (agalleros). El autor explica que estos resultados pueden ser entendidos considerando la relación directa que existe entre los insectos inductores y su planta hospedera. Mientras que la relación entre parasitoides y planta hospedera esta mediada por los inductores de agallas (herbívoros), es decir, es una relación indirecta la que se establece entre parasitoides y la planta, ya que estos organismos no se alimentan de ella.

Los resultados obtenidos en esta tesis representan un primer paso para el reconocimiento de los efectos de la diversidad genética a nivel de comunidades. Un siguiente paso sería evaluar la influencia de la diversidad genética en comparación con otros factores ecológicos que comúnmente son considerados en estudios ecológicos y que se ha documentado tienen influencia sobre la estructura de las comunidades [p. ej. variación ambiental abiótica, disturbios, depredación, competencia, etc. (Hunter y Price, 1992)]. De esta manera se podría cuantificar la cantidad de variación en la comunidad explicada por el genotipo, otros factores ecológicos y la interacción entre ellos.

CONCLUSIONES

1. Las agallas inducidas en el encino hospedero *Q. castanea* se presentan principalmente en hojas y tallos.
2. En el dosel de *Q. castanea* se registró la presencia de 21 morfotipos de agallas, las cuales fueron inducidas por ocho géneros de avispas de la tribu Cynipini.
3. Se observó una tendencia al incremento de la riqueza de morfoespecies de agallas conforme aumenta la diversidad genética en *Q. castanea*.
4. La fauna primaria estuvo representada por parasitoides de la familia Chalcidoidea y Braconidae.
5. La fauna secundaria estuvo representada por artrópodos de las clases Insecta y Arachnida.
6. La riqueza y diversidad de especies de artrópodos de la fauna secundaria también mostraron una tendencia a aumentar conforme aumento la diversidad genética en *Q. castanea*.
7. Las agallas inducidas por avispas agalleras de la tribu Cynipini en el dosel de *Q. castanea* soportan una comunidad diversa de fauna primaria y secundaria, lo que sugiere que estas estructuras funcionan como microecosistemas.

PERSPECTIVAS DEL ESTUDIO

1. Determinar cuantitativamente la influencia de la diversidad genética del encino hospedero *Q. castanea* sobre la riqueza y diversidad de la comunidad de la fauna secundaria asociada a agallas.
2. Medir la magnitud de la influencia de la diversidad genética de *Q. castanea* sobre los diferentes niveles tróficos de artrópodos de la fauna asociada a agallas.
3. Cuantificar la cantidad de variación en la comunidad de artrópodos asociados a agallas que es explicada por el genotipo del encino hospedero, otros factores ecológicos y la interacción entre ellos.

BIBLIOGRAFÍA

- Adams, R.I., Goldberry, S., Whitham, T.G., Zinkgraf, M.S., Dirzo, R. (2011). Hybridization among dominant tree species correlates positively with understory plant diversity. *American Journal of Botany* 98:1623–1632.

- Aldrich, P.R., Michler C.H., Sun, W., Romero-Severson J. (2002). Microsatellites markers for northern red oak (Fagaceae: *Quercus rubra*). *Molecular Ecology Notes* 2:472–474.
- Arnold, M.L. (1997). Natural hybridization and evolution. Oxford University Press, on Demand.
- Baes, C.F., Goeller, H.E., Olson, J.S., Rotty, R.H. (1977). Carbon dioxide and climate: the uncontrolled experiment. *American Scientist* 65: 310–320.
- Bangert, R.K., Turek, R.J., Martinsen, G.D., Wimp, G.M., Bailey, J.K., Whitham T.G. (2005). Benefits of conservation of plant genetic diversity on arthropod diversity. *Conservation Biology* 19:379–390.
- Barbosa, P., Wagner, M.R. (1989). Introduction to Forest and Shade Tree Insects. Academic press, Philadelphia. 639 pp.
- Basset, Y., Corbara B., Barrios H., Cuénoud, P., Leponce M., Aberlenc, H., Bail, J., Bitó, D., Bridle, J. R., Castaño-Meneses, G., Cizek, L., Cornejo, A., Curletti, G., Delabie, J.H. C., Dejean, A., Didham, R.K., Dufrêne, M., Fagan, LL., Floren, A., Frame, D.M., Hallé, F., Hardy, O.J., Hernandez, A., Kitching, R. L., Lewinsohn, T. M., Lewis, O.T., Manumbor, E., Medianero, E., Missa, O., Mitchell, A.W., Mogia, M., Novotny, V., Ødegard, F., Oliveira, E., Orivel, J., Ozanne, C.M. P., Pascal, O., Pinzón, S., Rapp, M., Ribeiro, S., Roisin, Y., Roslin, T., Roubik, W., Samaniego, M., Schmidl, J., Sørensen, LL., Tishechkin, A., Van, Osselaer, C., Winchester, N. N. (2007). IBISCA-Panama, a large-scale study of arthropod beta-diversity and vertical stratification in a lowland rainforest: rationale, study sites and field protocols. *Bulletin de L'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique Entomologie* 77: 39–69.
- Bello, G.M., Labat, J.N. (1987). Los encinos (*Quercus*) del estado de Michoacán, México. Cuadernos de Estudio Michoacanos I, SARH–CEMCA. México. 98 pp.

- Bronner, R. (1992). The role of nutritive cells in the nutrition of cynipids and cecidomyiids. *En: S. O. Rohfritsch (ed.) Biology of insect-induced galls*, pp. 118–140. Oxford University Press.
- Castillo-Mendoza, E. (2019). Efecto de la hibridación del complejo *Q. glabrescens* × *Q. rugosa* y *Q. glabrescens* × *Q. obtusata* sobre la comunidad de insectos formadores de agallas y sus parasitoides”. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cornell, H.V. (1983). The secondary chemistry and complex morphology of galls formed by the Cynipinae (Hymenoptera): why and how? *American Midland Naturalist* 110: 220–234.
- Crutsinger, G.M., Collins, M.D., Fordyce, J.A., Gompert, Z., Nice, C.C., Sanders, N.J. (2006). Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. *Science* 313: 966–968.
- Ellison, A., Bank, M.S., Clinton, B.D., Colburn, E.A., Elliot, K., Ford, C.R., Foster, D.R., Kloeppel, B.D., Knoepp, J.D., Lovett, G.M., Mohan, J., Orwing, D.A., Rodenhouse, N.L., Sobczak, W.V., Stinson, K.A., Stone, J.K., Swan, C.M., Thomson, J., Holle, B.V., Webster, J.R. (2005). Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and Environment* 3: 479–486.
- Elton, C. (1973). The structure of invertebrate populations inside neotropical rain forest. *Journal of Animal Ecology* 42:55–104.
- Erwin, T.L. (1982). Tropical forests: their richness in Coleoptera in another arthropod species. *The Coleopta Bull* 36: 74–75.
- Fritz, R.S. (1999). Resistance of hybrid plants to herbivores: genes, environment, both? *Ecology* 80:382–391.
- Gaston, K. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220–227.

- Giller, P.S. (1984). *Community Structure and the Niche*. Chapman and Hall, London, 176 pp.
- González-Rodríguez, A., Arias, D.M., Valencia, S., Oyama, K. (2004). Morphological and RAPD analysis of hybridization between *Quercus affinis* and *Q. laurina* (Fagaceae), two Mexican red oaks. *American Journal of Botany* 91: 401–409.
- González, R. (1993). La diversidad de los encinos mexicanos. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 44:125–142.
- Govarts, R., Frodin, D.G. (1998). *World Checklist and Bibliography of Fagales (Betulaceae, Corylaceae, Fagaceae and Ticodendraceae)*. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Hardin, J.W. (1975). Hybridization and introgression in *Quercus alba*. *Journal of the Arnold Arboretum* 56: 336–363.
- Hooper, D.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, Lavorel, P.S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S. Schmid., B. Setälä, H. Symstad, J. A.J., Vandermeer, J. and Wardle, D.A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3–35.
- Hunter, M.D., Varley, G.C., Gradwell, G.R. (1997). Estimating the relative roles of top-down and bottom-up forces on insect herbivore populations: a classic study revisited. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 9176–9181.
- Janzen, D.H. (1973). Host plants as islands. II. Competition in evolutionary and contemporary time. *American Naturalist* 107: 786–790.
- Johnson, M.T., Agrawal, A.A. (2007). Covariation and composition of arthropod species across plant genotypes of evening primrose, *Oenothera biennis*. *Oikos* 116: 941–956.

- Kinsey, A.C. (1937). New Mexican gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae). *Revista de Entomología* 7(1): 39–79.
- Lambert, L., McPherson, R.M., Espelie, K.E. (1995). Soybean host plant resistance mechanisms that alter abundance of white-flies (Homoptera: Alyrodidae). *Environment & Ecology* 24: 1381–1386.
- Lawton, J.H. (1982). Vacant niches and unsaturated communities a comparison of bracken herbivories at sites on two continents. *The Journal Animal Ecology* 51: 573–795.
- Llorente-Bousquets, J., Morrone, J.J. (2002). Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento, Vol. III. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Liljeblad, J., Nieves-Aldrey, J.L., Naser, S., Melika, G. (2011). Adding another piece to the cynipoid puzzle: the description of a new tribe, genus and species of gall wasp (Hymenoptera: Cynipidae) endemic to The Republic of South Africa. *Zootaxa* 2806: 35-52. Melika, G.; Equihua-Martínez, A.; Estrada-Venegas, E.G.; Cibrián-Tovar, D.; Cibrián Llanderal, V.D.; Pujade-Villar, J. (2011). New *Amphibolips* gallwasp species from Mexico (Hymenoptera: Cynipidae). *Zootaxa* 3105: 47–59.
- Lowman, M.D., Wittman, P.K. (1996). Forest canopies: Methods, hypotheses, future and directions. *Annual Review in Ecology and Systematics* 27: 55–81.
- Mac Arthur, R.H., Wilson, E.O. (1967). The theory of island biogeography. Monographs in Population Biology. Princeton University Press, Princeton. 203 pp.
- Maldonado-López, Y., Cuevas-Reyes, P., González-Rodríguez, A., Pérez-López, G., Acosta-Gómez, C., Oyama, K. (2015a). Relationships among plant genetics, phytochemistry and

herbivory patterns in *Quercus castanea* across a fragmented landscape. *Ecological Research* 30: 133–143. DOI:10.1007/s11284-014-1218-2.

- Maldonado-López, Y., Cuevas-Reyes, P., Stone, G.N., Nieves-Aldrey, J.L., Oyama, K. (2015b) Gall wasp community response to fragmentation of oak tree species: importance of fragment size and isolated trees. *Ecosphere* 6: 31. DOI:10.1890/ES14-00355.1.
- Maldonado-López, Y., Cuevas-Reyes, P., Oyama, K. (2016). Diversity of gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae) associated to oak trees (Fagaceae: *Quercus*) in a fragmented landscape in Mexico. *Arthropod-Plant Interactions* 10: 29–39. DOI:10.1007/s11829-015-9404-x.
- Martinsen, G.D., Whitham, T.G. (1994). More birds nest in hybrid cottonwood trees. *The Wilson Bulletin* 106: 474–481.
- Massana-Canals, N., Arnal, J., Pujade-Villar, J. (2013). Dedes Preliminars de la fauna secundària a gales de la forma asexual d' *Andricus hispanicus* (Hartig, 1856) (Hymenoptera: Cynipidae). *Butlletí de la Institució Catalana d'Historia Natural* 77: 95–104.
- Meyer, J. (1987). *Plants Galls and Gall Inducers*. Gebrüder Borntraeger. Berlin, Stuttgart. 291 pp.
- Moran, V.C. y T.R.E. Southwood. (1982). The guild composition of arthropod communities in trees. *Journal of Animal Ecology* 51: 289–306.
- Muller, C.H. (1942a). The Central American species of *Quercus*. *Miscellaneous Publication* 477: 12–16.
- Muller, C.H., McVaugh R. (1972). The oaks (*Quercus*) described by Née (1801), and by Humboldt & Bonpland (1809), with comments on related species. *Contributions from the University of Michigan Herbarium* 9: 507–522.

- Nieves-Aldrey, J.L. (1998). Insectos que inducen la formación de agallas en las plantas: una fascinante interacción ecológica y evolutiva. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 23: 3–12.
- Nieves-Aldrey, J.L. (2001). Hymenoptera, Cynipidae. In: M. A. Ramos, J. Alba Tercedor, X. Bellés i Ros, J. Gosálbez, i Noguera, A. Guerra Sierra, E. Macpherson Mayol, F. Martín Piera, J. Serrano Marino & J. Templado González (eds.). *Fauna Ibérica. Vol. 16*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid: 636 pp.
- Nigel, R., Hughes, L. (2004). Species diversity and structure of phytophagous beetle assemblages along a latitudinal gradient predicting the potential impacts of climate change. *Ecological Entomology* 29: 527–542.
- Nixon, K.C. (1993a). The genus *Quercus* in Mexico. En: Ramammoorthy T.P., Bye R., Lot A. y Fa J. (Eds.). *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*, pp. 447–458, Oxford University Press, Nueva York.
- Novotny, V., Basset, Y., Miller, S.E., Weiblen, G.D., Bremerk, B., Cizek, L., Drozd, P. (2002). Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature* 416: 841–843.
- Novotny, V., Basset, Y. (2005). Review-host specificity of insect herbivores in tropical forest. *Proceedings of Royal Society B: Biological Science* 272: 1083–1090.
- Novotny, V., Drozd, P., Miller, S. E., Kulfan, M., Janda, M., Basset, Y., Weiblen, G.D. (2006). Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforest. *Science* 313: 1115–1118.
- de la Paz O.C. (2000). *Relación estructural propiedades físico-mecánicas de la madera de algunas especies de encinos (Quercus) mexicanos*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F.

- Pujade-Villar, J., Equihua-Martínez, A., Estrada-Venegas, E. G., C. Chagoyán-García. (2009). Estado de conocimiento de los Cynipini en México (Hymenoptera: Cynipidae), perspectivas de estudio. *Neotropical Entomology*, 38(6): 809–821.
- Pujade-Villar. Orgamografia i malaties del cecidi de *Diastrophus rubi* (Bouché, 1834) Htg., 1840 (Hymenoptera, Cynipoidea, Cynipidae) a la tija *Rubus caesius* L (Rosaceae). *Butlleti de ñla institucio Catalana d' historia natural seccio Botanica* 54(6) : 65–71.
- Pujade-Villar, J. (2013). Las agallas de los encinos un ecosistema en miniatura que hace posible estudios multidisciplinarios. *Entomología Mexicana*, 21: 2-22.
- Recher, H. F. J. D. Majer, S. Ganesh. (1996). Seasonality of canopy invertebrate communities in eucalypts forests of Eastern and western Australia. *Australian Journal of Ecology* 21
- Rinker, H.B., Lowman, M.D. (2004). Insect herbivory in tropical forest. *In: Lowman MD, Rinker HB (eds) Forest canopies*. Elsevier/Academic Press, San Diego, CA., pp 359–386
- Ronquist, F., Nieves-Aldrey, J.L., Buffington, M.L., Liu, Z., Liljeblad, J., J.A.A. Nylander. (2015). Phylogeny, Evolution and Classification of Gall Wasps. The Plot Thickens. *PLoS ONE* 10(5): e0123301. doi: 10.1371/journal.pone.0123301.
- Rzedowsky J. (1991). Diversity and origin of the Phanerogamic flora of Mexico. *In: Ramamoorthy, T. P., Lot, A., J. Ita (Eds.). Biological Diversity of Mexico: origins and distribution*. pp: 129–144. Oxford University Press, New York.
- SAMWAYS, M.J. (1994). *Insect Conservation Biology*. Chapman and Hall, London. 310 pp.

- Schweitzer, J.A., Bailey, J.K., Fischer, D.G., LeRoy, C.J., Lonsdorf, E.V., Whitham, T.G., Hart, S.C. (2008). Plant-soil microorganisms interactions: a heritable relationship between plant genotype and associated soil microorganisms. *Ecology* 89: 773–781.
- Showalter, T.D. (1985). Adaptations of insects to disturbance Pp. 235-252. *En: S. T. A. Pickett, P.S White (eds.) The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press. New York.*
- Showalter, T.D. (1994). Invertebrate community structure and herbivory in a tropical rain forest canopy in Puerto Rico following hurricane Hugo. *Biotropica* 26: 312–319.
- Showalter, T.D. (1995). Canopy invertebrate community response to disturbance and consequences of herbivory in temperate and tropical forest. *Selbyana* 16: 41–48.
- Southwood, T.R.E. (1978). The components of diversity. Pp. 19-40. *En: L. A. Mound y N. waloff (eds.) Diversity of insects Fauna. Symposia of the Royal Entomological Society of London No. 9.*
- Southwood, T.R.E., V.C. Mora, y C.E.J. Kennedy. (1982). The richness, abundance y biomass of the arthropod communities on trees. *Journal of Animal Ecology* 51: 635–649.
- Stone, G.N., Schönrogge, K., Atkinson, R. J., Bellido, D., Pujade-Villar, J. (2002). The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Annual Review of Entomology* 47: 633–668.
- Stork N.E. (1987). Guild structure of arthropods from Bornean rain forest trees. *Ecological Entomology* 12: 69–80.
- Strong. D.R. (1974). The insects of British trees community equilibration in ecological time. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61: 692–701.

- Stlhultz, C.M., Whitham, T.G., Kennedy, K., Deckert, R., Gerhring, C.A. (2009). Genetically based susceptibility to herbivory influences the ectomycorrhizal fungal communities of a foundation tree species. *New Phytologist* 184: 657–667.
- Trelease W. (1924). The American oaks. *Memoirs of the National Academy of Sciences* 20: 1–255, 420.
- Tovar-Sánchez E, Oyama K. (2004). Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Quercus crassipes* (Fagaceae) in Mexico: morphological and molecular evidence. *American Journal of Botany* 91: 1352–1363.
- Tovar-Sánchez, E., Oyama, K. (2006b). Effect of hybridization of the *Quercus crassifolia* x *Quercus crassipes* complex in the community structure on endophagous insects. *Oecologia* 147: 702–713.
- Tovar-Sánchez, E., Valencia-Cuevas, L., Castillo-Mendoza. E., Mussali-Galante, P., Pérez-Ruiz, R.V. (2013). Association between individual genetic diversity of two oak host species and canopy arthropod community structure. *European Journal of Forest Reserach* 132: 165–179. DOI 10.1007/s10342-012—0665-y.
- Valencia, S. (2004). Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75: 33–53.
- Valencia-Cuevas, L., Mussali-Galante, P., Piñero, D., Castillo-Mendoza, E., Tovar-Sánchez, E. (2015). Hybridization of *Quercus castanea* (Fagaceae) across a red oak species gradient in Mexico. *Plant Systematics and Evolution* 301: 1085–1097.
- Valencia-Cuevas, L., Piñero, D., Mussali-Galante, P., Valencia-Avalos, S., Tovar-Sánchez, E., 2014. Effect of a red oak species gradient on genetic structure and diversity of *Quercus castanea* (Fagaceae) in Mexico. *Tree Genetics and Genomes* 10: 641–652.

- Valencia-Cuevas, L., Mussali-Galante, P., Cano-Santana, Z., Pujade-Villar, J., Equihua-Martínez, A., Tovar-Sánchez, E. (2018). Genetic variation in foundation species governs the dynamics of trophic interactions”. *Current Zoology* 64: 13–22. DOI:10.1093/cz/zox015.
- Valencia-Cuevas, L., Castillo-Mendoza, E., Serrano-Muñoz, M., Tovar-Sánchez, E. (2020). Mexican oaks as foundation species: the case of *Quercus crassipes* and *Q. castanea*. In: Steffensen, B.J. (ed.). *Quercus: Ecology, Classification and Uses*. pp. 211-241. Nova Science Publisher, New York.
- Whitham, T.G., Martinsen, G.D., Floate, K.D., Dungey, H.S., Potts, B.M., Keym, P. (1999). Plant hybrid zones affect biodiversity: tools for a genetic based understanding of community structure. *Ecology* 80: 416–428.
- Whitham, T. G., Young, W.P., Martinsen, G.D., Gering, C.A., Schweitzer, J.A., Shuster, S.M., Wimp, G.M., Fischer, D.C., Bailey, J.K., Lindroth, R.L., Woolbright, S., Kuske, R. (2003). Community and ecosystem genetics: a consequence of the extended phenotype. *Ecology* 84: 559–573.
- Whitham, T. G., Bailey, J.K., Schweitzer, J.A., Shuster, S.M., Bangert, R.K., LeRoy, C.J., Lonsdorf, E.V., Allan G.J., DiFazio, S.P., Potts, B.M., Fischer, D.C., Gehrig, C.A., Lindroth, R.L., Marks, J.C., Hart, S.C., Wimp, G.M., Wooley, S.C. (2006). A Framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nature* 7:510–523.
- Wimp, G.M., Young, P.W., Woolbright, S.A., Martinsen, G.D., Keim, P., Whitham, T.G. (2004). Conserving plant genetic diversity for dependent animal communities. *Ecology Letters* 7: 776–780.
- Woodwell, G.M., Whittaker, R.H., Reiners, W.A., Likens, G.E., Delwiche, C.C., Botkin, D. (1978). The biota and the world carbon budget. *Science* 199: 141–146.

- Zavala-Chávez, F. (1990). Los encinos de México: un recurso desaprovechado. *Ciencia y Desarrollo*. VI (95): 43–51.
- Zavala-Chávez, F. (1995). *Encinos Hidalguenses*. Ediciones Universidad Autónoma de Chapingo, Chapingo, 133 pp.

Cuernavaca, Morelos a 11 de marzo de 2021.

DRA. DULCE MARÍA ARIAS ATAIDE
DIRECTORA GENERAL DE SERVICIOS ESCOLARES
P R E S E N T E.

Por este conducto, los catedráticos suscritos comunicamos a Usted, que hemos revisado el documento que presenta el Pasante de Biólogo: **Alan Pérez García**. Con el título del trabajo: **Efecto de un gradiente de diversidad genética del encino hospedero *Quercus castanea* sobre la comunidad de insectos asociados a agallas.**

En calidad de miembros de la comisión revisora, consideramos que el trabajo reúne los requisitos para optar por la Modalidad de Titulación por **Tesis**, como lo marca el artículo 4° del Reglamento de Titulación Profesional vigente de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos.

A T E N T A M E N T E
Por una humanidad culta

JURADO REVISOR

FIRMA

PRESIDENTE: M. EN C. ALEJANDRO FLORES MORALES

SECRETARIO: M. EN C. GABRIEL FLORES FRANCO

VOCAL: DR. EFRAÍN TOVAR SÁNCHEZ.

SUPLENTE: BIÓL. JUSTINA LETICIA PEÑA CAMACHO

SUPLENTE: M. EN C. MIRIAM SERRANO MUÑOZ



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

EFRAIN TOVAR SANCHEZ | Fecha:2021-03-11 14:32:56 | Firmante

xHMhdFqsTxY52pze4IXRZK+rBtbFOTjQ+AyjN8rhU+fBRFej5RE8eeO7/51UFEhWLX/eqeVuCV0sx5AL0UjRdYR1YkHQKFla9X0gdWtbrQqDUL+684Q5fh5pZbrZ0hP4A8po0Nq2+O3RQVYD+oAycyxnehGf3dH2kZ0uxxfx9wEksbXjkQHYyNtl+C6qRAugbAG5h4SbkSg2PDqCIZeSO1bqCxxXHGIInUZ2wdZ12qlucpmqronEM3JteB3Db4bogGfHMM1htVxz1aLw3Dy2ZsTUfu9TDOVmlPirJLSdy47dvv4lfpXs1rjXZV1eBgKmYIKIR0PyNDxSSzlhynBLRQ==

GABRIEL FLORES FRANCO | Fecha:2021-03-11 15:01:04 | Firmante

NbpJzdWnPfeb/pZ44kBaolXt9jo0Ts6pEu114p2WWqLQQiRQSD/Fq7fdl8/2wFEOfqBTnou1VXr0OmB0WNI3USIPc5ImuSSPK/jbxnGNQ1wzh0V3QOKzJQfOYNiAgyBDsUvklB PdoELtQ8ZFSSW2wyPIosuG50yBSL8X/HmVW0jIqbiCI0pz17kJmrBLqcN10B2wklTEbULYDV43MajjCSmVwki13W80lu9NnHbCc+uieBYBpx0kDwwMo/rl+elGkn71rvXCqfp+8 jxPNg8kc4n98EDmselF0HjKzF/Guzy4WzXbKUzJaeLABGg6Umch4pGy9ABiFFvtB9dLcpoA==

ALEJANDRO FLORES MORALES | Fecha:2021-03-11 17:02:44 | Firmante

Qvg2LqV/A+5zB0nn5chMXa4E4CPW7bN+LSJ73Ow4DgSsXmAafC9lhZqz3eTSDv8MdQOptaW8GlsBN7mDo8j5cKy/gngYVgG+o4988Sq+PZGwdVey3FV1IkiGiCOCABFLH3 Dj5BvMKbDhBlahr2QNAp+6Fiv78dHAUuyITSYbplgvHzMvVvjyx9pgZtynggoAVUjw3B68V6aPCrb9jhzP7BzeqGob5D41LN+JzXsq04z3mpQ9wxnJYQ+AgndhRJMSoW9xBPM9 ileET2HolX+GXsiJiQrPU04RNh5l4zYtjJPBqIfeEZZ4AXHVqd/K3R4HJz7LeND4LUlssXNkyA==

JUSTINA LETICIA PEÑA CAMACHO | Fecha:2021-03-12 10:46:01 | Firmante

eg0mLWAXug3Njcr2HglBwihcWbqjifJREyIMs3xZD4YtnDUgnNC14p563WAasGIHM7LbrDuriWubKLC/gVmgZg+2LTKj1zaxOmrsLN586s/MQd1YxcxobWO8XmwOyvMNg2sxiugP UtF2DmKF8Hol2ykVNtaUW/reB7JPsn1IADGpvrMMofQXuUxHGw14xc12QB9U3URkd28q+Vx+grZ4JEVG0pODw5+FK3dGun7Z146O8pbx8JGlaWfFPB6vRWmUNxbiw5Lxtj0 RPko43rye50pOoPp9bCtBgxIsS4QDyxhPwaUp41LJHOzFjqHKMm6A13YNWxeiHp+wVoVpDBsLg==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



BNLj4a

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/4fmpmpWDqgV4iwFXGoNHS9WJivJXREsN>

