



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLAS DE HIDALGO

FACULTAD DE BIOLOGIA

**Estructura y composición de redes tróficas en insectos inductores
de agallas y sus parasitoides en el complejo híbrido *Quercus
laurina x Quercus affinis***

TESIS

Que presenta:

Biol. Venecia Quesada Béjar

Como requisito para obtener el título

Profesional de

Maestra en Ciencias Biológicas.

Director de Tesis: Doctor en Ciencias Pablo Cuevas Reyes.

Coasesor: Doctor en Ciencias Antonio González Rodríguez.

Morelia. Michoacán, Marzo de 2014



INDICE DE CONTENIDO

I.	RESUMEN GENERAL	9
II.	ABSTRACT	10
III.	INTRODUCCIÓN GENERAL	11
	Hibridación natural en plantas	11
	Genero <i>Quercus</i> como sistema	11
	Modelos de la hibridación	12
	Casos de hibridación en México	13
	Insectos inductores de agallas	13
	Insectos inductores de agallas y los encinos	15
	Interacciones de los insectos inductores de agallas y parasitoides	16
	Redes tróficas	18
IV.	ANTECEDENTES	20
V.	HIPÓTESIS	21
VI.	OBJETIVOS	22
VII.	Capítulo 1. Estructura y composición de morfoagallas en el complejo híbrido <i>Quercus laurina</i> x <i>Quercus affinis</i>	23
	RESUMEN	23
	INTRODUCCIÓN	24
	OBJETIVOS	27
	MATERIALES Y MÉTODOS	28
	Sistema de estudio	28
	Colecta de muestras	28
	Análisis de la composición y estructura de insectos inductores de agallas y parasitoides	30
	Asignación genética de los árboles hospederos	31
	Análisis de datos	32
	Composición y estructura de insectos inductores de agallas y parasitoides por genotipo	32
	RESULTADOS	33

	Estructura y composición de morfoagallas por población	33
	Parasitoides del complejo <i>Q. affinis</i> – <i>Q. laurina</i> .	37
	Estructura y composición de parasitoides por población	39
	Resultados según la asignación genética de los individuos	46
	Diversidad y estructura de la comunidad de parasitoides en los tres grupos genéticos	54
	DISCUSIÓN	58
	CONCLUSIONES.	61
VIII.	Capítulo 2. Redes tróficas de insectos inductores de agallas y sus parasitoides en el complejo híbrido <i>Quercus affinis</i> x <i>Quercus laurina</i>	62
	RESUMEN	62
	INTRODUCCIÓN	63
	OBJETIVOS	65
	MATERIALES Y MÉTODOS	66
	Distribución	66
	Área de estudio	66
	Estructura de la comunidad de morfoagallas y parasitoides entre población	68
	Asignación genética de los árboles hospederos	68
	Análisis de datos	69
	Composición y estructura de insectos inductores de agallas y parasitoides por genotipo	69
	Anidamiento matriz de interacciones	69
	Índices calculados de las redes tróficas	70
	RESULTADOS	72
	Redes tróficas de plantas y morfoagallas por poblaciones	74
	Redes tróficas de morfoagallas – parasitoides por poblaciones	82
	Resultados según la asignación genética de los individuos	87
	Redes tróficas de encinos y morfoagallas por genotipo	90
	Parasitoides	94
	Topología de las redes tróficas de morfoagallas-parasitoides	95

por genotipo.	
DISCUSIÓN	98
CONCLUSIONES.	101
DISCUSIÓN GENERAL	102
CONCLUSIONES	105
LITERATURA CITADA	110

ÍNDICE DE FIGURAS

Capítulo 1. Estructura y composición de morfoagallas en el complejo híbrido *Quercus Laurina* X *Quercus Affinis*.

- Figura 1.1.** Distribución geográfica de *Q. affinis* x *Q. laurina*, y la zona de 29
hibridación en México. El área gris claro representa la distribución de *Q.*
affinis, la gris obscura representa la distribución de *Q. laurina* y el área
negra la distribución de la zona de hibridación. Los símbolos
corresponden a las poblaciones estudiadas.
- Figura 1.2.** Abundancia total en la población de morfoagallas únicas por 34
poblaciones ($F = 2.519$; g.l.=4; $P < 0.04$).
- Figura 1.3.** Proporción de morfoagallas compartidas, comunes y únicas por 34
poblaciones.
- Figura 1.4.** Abundancia promedio de morfoagallas por individuo por población 35
poblaciones $F = 17.64$; g.l. = 5; $P < .0001$, tipo de agalla : $F = 23.608$;
g.l. = 1; $P < .0001$. Interacción de población x tipo de morfoagalla
(ANOVA 2 vías: $F = 12.11$; g. l. = 5, $P < 0.001$ letras diferentes indican
las medias significativamente distintas acorde Tukey-Kramer $P < 0.05$).
- Figura 1.5.** Número promedio de morfoagallas foliares y de rama diferentes por 36
individuo por población, por población $F = 4.11$; g.l. = 5; $P < .0015$, ti
de agalla $F = 0.13$; g.l. = 1; $P < .1301$ Interacción de población x tipo
de morfoagalla (ANOVA 2 vías: $F = 0.5847$; g.l. = 5; $P < .0001$ letras
diferentes indican las medias significativamente distintas acorde Tukey-
Kramer $P < 0.05$).
- Figura 1.6.** Proporción de familias del total de individuos de parasitoides que 37
emergieron en el complejo *Q. affinis* - *Q. laurina*.
- Figura 1.7.** . Abundancia de parasitoides únicos por población ($F = 0.02$; g. l. = 39
5; $P < 0.96$).
- Figura 1.8.** Proporción de parasitoides compartidos, comunes y únicos por 40
poblaciones.
- Figura 1.9.** Abundancia promedio de parasitoides por individuo de *Quercus* entre 41

poblaciones ($F = 1.06$; g. l. = 5; $P = 0.51$).

- Figura 1.10.** Riqueza de parasitoides por poblaciones ($F = 0.05$; g. l. = 5; $P = 0.99$) 41
- Figura 1.11.** Análisis de coordenadas principales para una matriz pareada del 43
coeficiente de Bray-Curtis de la comunidad de morfoagallas de 90
individuos de seis poblaciones del complejo *Q. affinis-Q. laurina*. Los
puntos que están más cercanos indican las comunidades de
morfoagallas que son más similares.
- Figura 1.12.** Análisis de coordenadas principales para una matriz pareada del 44
coeficiente de Jaccard de la comunidad de morfoagallas de 90 individuos
de seis poblaciones del complejo *Q. affinis-Q. laurina*. Los puntos que
están más cercanos indican las comunidades de morfoagallas que son
más similares.
- Figura 1.13.** Gráfico de análisis de coordenadas principales de las distancias genéticas 47
entre 90 individuos del complejo *Q. affinis-Q. laurina*.
- Figura 1.14.** Abundancia de morfoagallas únicas por genotipo ($F = 0.05$; g. l. = 2; P 48
 $= 0.58$).
- Figura 1.15.** Porcentaje de morfoagallas compartidas, comunes y únicas por genotipo. 49
- Figura 1.16.** Resultados que determinan los efectos del genotipo *Q. affinis*, los 50
híbridos y *Q. laurina*. en la bundancia promedio de morfoagallas.
Genotipo $F = 0.7830$; g.l. = 2; $P > 0.458$, tipo de morfoagalla. $F = 8.349$;
g.l.2 $P > 0.0042$, genotipo x tipo de morfoagalla $F = 1.194$; g.l. = 2; P
 > 0.3043 (ANOVA 2 vías: $F = 8.34$; g. l. = 1; $P = 0.0042$ letras diferentes
indican las medias significativamente distintas acorde Tukey-Kramer P
 < 0.05).
- Figura 1.17.** Riqueza promedio e morfoagallas de *Q. affinis*, los híbridos y *Q. laurina* 51
por genotipo ($F = 0.905$; g. l. = 2; $P = 0.47$).
- Figura 1.18.** Correlaciones de Spearman por genotipo y abundancia de morfoagallas. 52
- Figura 1.19.** Análisis de coordenadas principales para una matriz pareada del 53
coeficiente de Bray-Curtis de la comunidad de morfoagallas de 90
individuos de encino asignados a tres grupos genéticos (*Q. affinis*, *Q.*
laurina e híbridos). Los puntos que están más cercanos indican las

comunidades de morfoagallas que son más similares.

Figura 1.20. Análisis de coordenadas principales para una matriz pareada del 54
coeficiente de Jaccard de la comunidad de morfoagallas de 90 individuos
de encino asignados a tres grupos genéticos (*Q. affinis*, *Q. laurina* e
híbridos). Los puntos que están más cercanos indican las comunidades
de morfoagallas que son más similares.

Figura 1.21. Proporción de parasitoides compartidos, comunes y únicos por genotipo. 55

Figura 1.22. Comparación de la abundancia de parasitoides entre individuos 56
asignados de acuerdo a su genotipo como *Q. affinis*, híbridos y *Q.*
laurina (ANOVA: $F = 1.41$; g. l.=2; $P = 0.248$).

Figura 1.23. Comparación de la riqueza promedio de especies de parasitoides entre 57
individuos asignados de acuerdo a su genotipo como *Q. affinis*, híbridos
y *Q. laurina* (ANOVA: $F = 1.39$; g. l.= 2; $P = 0.25$).

Capítulo 2. Redes tróficas de insectos inductores de agallas y sus parasitoides en el complejo
híbrido *Quercus Affinis X Quercus Laurina*

Figura 2.1. Distribución geográfica de *Q. affinis* x *Q. laurina*, y la zona de 67
hibridación en México, las figuras corresponden a las poblaciones
estudiadas, el área gris claro la distribución de *Q. affinis*, la gris oscura
representa la distribución de *Q. laurina* y el área negra la distribución de
la zona de hibridación.

Figura 2.2 Resultados que determinan los efectos del genotipo *Q. affinis*, los 73
híbridos y *Q. laurina*. En la abundancia promedio de morfoagallas.
Genotipo $F = 0.7830$; g.l .= 2; $P > 0.458$, tipo de morfoagalla. $F = 8.349$;
g.l.2 $P > 0.0042$, genotipo x tipo de morfoagalla $F = 1.194$; g.l .= 2; P
 > 0.3043 (ANOVA 2 vías: $F = 8.34$; g. l. = 1; $P = 0.0042$ letras diferentes
indican las medias significativamente distintas acorde Tukey-Kramer P
 < 0.05).

Figura 2.3.	Riqueza promedio e morfoagallas de <i>Q. affinis</i> , los híbridos y <i>Q. laurina</i> por genotipo ($F = 0.905$; g. l. = 2; $P = 0.47$).	74
Figura 2.4.	Redes tróficas entre individuos del complejo <i>Q. affinis</i> - <i>Q. laurina</i> y sus comunidades de morfoagallas en seis poblaciones a lo largo de un gradiente geográfico. Realizados con Pajek (http://pajek.imfm.si/doku.php).	79
Figura 2.5.	Redes tróficas entre individuos del complejo <i>Q. affinis</i> - <i>Q. laurina</i> y sus comunidades de parasitoides en seis poblaciones a lo largo de un gradiente geográfico. Realizados con Pajek (http://pajek.imfm.si/doku.php).	86
Figura 2.6.	Gráfico de análisis de coordenadas principales de las distancias genéticas entre 90 individuos del complejo <i>Q. affinis</i> - <i>Q. laurina</i> .	88
Figura 2.7.	Redes tróficas entre los individuos del complejo <i>Q. affinis</i> - <i>Q. laurina</i> asignados de acuerdo a su genotipo como (a) <i>Q. affinis</i> , (b) intermedios, y (c) <i>Q. laurina</i> , y sus comunidades de morfoagallas.	93
Figura 2.8.	Redes tróficas entre los individuos del complejo <i>Q. affinis</i> - <i>Q. laurina</i> asignados de acuerdo a su genotipo como (a) <i>Q. affinis</i> , (b) intermedios, y (c) <i>Q. laurina</i> , y sus comunidades de parasitoides.	97
Figura 2.9	Catálogo de morfoagallas del complejo <i>Q. affinis</i> - <i>Q. laurina</i> .	106

ÍNDICE DE TABLAS

Capítulo 1. Estructura y composición de morfoagallas en el complejo híbrido *Quercus laurina* X *Quercus Affinis*.

Tabla 1.1.	Número de morfoagallas foliares de rama y especies de parasitoides por población.	33
Tabla 1.2.	Familia, género y número de especies de parasitoides emergidos a partir de 44 morfoagallas en el complejo <i>Q. affinis</i> x <i>Q. laurina</i> .	38
Tabla 1.3	Índice de Jaccard y Bray Curtis para seis poblaciones en el complejo <i>Q. affinis</i> - <i>Q. laurina</i>	44
Tabla 1.4.	Frecuencia de individuos asignados a cada uno de los tres grupos genéticos en las seis poblaciones bajo estudio.	47
Tabla 1.5.	Número de morfoagallas foliares, de rama, y de especies de parasitoides en los tres grupos genéticos de hospederos.	55

Capítulo 2. Redes tróficas de insectos inductores de agallas y sus parasitoides en el complejo híbrido *Quercus Affinis* X *Quercus Laurina*

Tabla 2.1.	Resultados de los parámetros analizados de las redes tróficas por población en un gradiente geográfico.	77
Tabla 2.2.	Familia, género y número de especies de parasitoides emergidos a partir de 44 morfoagallas en el complejo <i>Q. affinis</i> x <i>Q. laurina</i> .	81
Tabla 2.3.	Resultados de los índices de las redes tróficas por población de morfoagallas - parasitoides.	84
Tabla 2.4.	Frecuencia de individuos asignados a cada uno de los tres grupos genéticos en las seis poblaciones bajo estudio.	89
Tabla 2.5.	Resultados de los índices analizados de las redes tróficas por genotipo de encinos - morfoagallas.	92
Tabla 2.6.	Resultados de los índices de las redes tróficas por población de morfoagallas - parasitoides.	96

I. RESUMEN GENERAL

Las interacciones entre los organismos constituyen la base para el funcionamiento de los ecosistemas, teniendo un papel central en la evolución de la diversidad de las especies. Las redes tróficas son modelos que estudian a los organismos como parte de una comunidad, en donde los ecólogos concentran su atención en las conexiones tróficas entre especies y flujo de energía, para entender como es el ordenamiento de los organismos en los sistemas ecológicos. Los insectos inductores de agallas (IIA) son herbívoros especialistas que inducen tumores en sus plantas hospederas. Se evaluó como la hibridación entre dos especies *Quercus affinis* x *Quercus laurina* afectan la estructura de las redes tróficas de los IIA y sus parasitoides. Este complejo se localiza en Oaxaca, Puebla y Veracruz donde se colectaron ramas de los estratos, superior, intermedio e inferior del dosel arbóreo de 30 individuos (progenitores e híbridos) con un total de 90 individuos, se identificaron todas las agallas inducidas y finalmente se criaron a los insectos adultos y se identificaron los parasitoides a nivel de género. Se hizo evidente que en todas las poblaciones incluyen en proporción considerable individuos híbridos. No se encontraron diferencias en la riqueza de morfoagallas entre los tres genotipos de encinos. Por el contrario la abundancia de agallas variaba significativamente, la mayor abundancia se encontró en *Quercus laurina*, seguido por *Quercus affinis* y los híbridos, al correlacionar individualmente la abundancia de cada morfoagalla con el score genético de cada individuo se encuentra que las ocho morfoagallas más abundantes (que representan el 83% de todas las agallas contabilizadas) mostraron correlaciones significativas con el genotipo de los encinos. Este resultado pone de manifiesto efectos muy importantes de la estructura genética del complejo *Q. affinis*-*Q. laurina* sobre la comunidad de IIA. Se encontró que la estructura de las redes de los tres grupos de plantas tienen una fuerte dependencia, hacia el nivel trófico inferior; con un patrón diferencial entre los tres grupos de plantas (*Q. affinis*, los híbridos y *Q. laurina*). Con respecto a los parasitoides, se encontró que los individuos híbridos tuvieron mayor número de especies que los individuos asignados a las dos especies progenitoras, no se encontraron diferencias en la riqueza y abundancia entre los tres grupos de plantas. Sugiriendo que la estructura genética del complejo entre *Q. affinis* y *Q. laurina* tiene efectos menores sobre el tercer nivel trófico que sobre la comunidad altamente especializada de IIA.

Palabras claves: Complejo híbrido, *Quercus*, redes tróficas, herbívoros, parasitoides.

II. ABSTRACT

The interactions between organisms are the basis for the functioning of ecosystems, taking a central role in the evolution of species diversity. The food webs are models studying organisms as part of a community, where ecologists focus their attention on trophic connections between species and energy flow, to understand how the ordering of organisms in ecological systems. The gall-inducing insects (IIA) are herbivorous specialists induce tumors in their host plants . Were evaluated as hybridization between two species *Quercus affinis* x *Quercus laurina* affect the structure of food webs of the IIA and its parasitoids. This resort is located in Oaxaca, Puebla and Veracruz where branches of the strata, upper, middle and bottom of the canopy of 30 individuals (parents species and hybrids) with a total of 90 individuals were collected, all induced galls were identified and finally adults reared insects and parasitoids were identified to genus level. It became clear that in all locations include considerable proportion hybrid individuals. No differences in wealth between the three genotypes morfoagallas oak found. Conversely gall abundance varied significantly, the highest abundance was found in *Quercus laurina*, followed by *Quercus affinis* and hybrids, the individual abundance of each correlate with genetic morfoagalla score of each individual is the eight most abundant morfoagallas (representing 83 % of all recorded guts) showed significant correlations with the genotype of the oaks . This result demonstrates important effects of the genetic structure of the complex *Q. affinis* - *Q. laurina* IIA on the community We found that the structure of the networks of the three groups of plants have a strong dependency to the lower trophic level, with a differential pattern between the three groups of plants (*Q. affinis*, hybrids and *Q. laurina*). With respect to the parasitoids, we found that hybrid individuals were associated with a greater number of species that individuals assigned to the two parent species, no differences in richness and abundance among the three groups of plants were found. Suggesting that the genetic structure of the complex between *Q. affinis* and *Q. laurina* has minor effects on the third than on the community of highly specialized trophic level IIA.

Keywords: Complex hybrid, *Quercus*, food webs, herbivores, parasitoids.

III. INTRODUCCIÓN GENERAL

Hibridación natural en plantas

La hibridación en plantas es un evento frecuente entre plantas y animales (Rieseberg, 1997), que se caracteriza por el cruzamiento entre diferentes especies del mismo género (Grant, 1989; Rieseberg y Carney, 1998). Este evento es importante para el desarrollo de los procesos naturales en la evolución de las plantas y su especiación, pues por lo menos el 25% de las especies de plantas están vinculadas en procesos de hibridación e introgresión potencial con otras especies (Stebbins 1959; Grant 1981); favoreciendo la diversidad genética (Rieseberg y Ellstrand 1993). Por lo tanto, las zonas de hibridación pueden generar atributos nuevos (e.g. fisiológicos, químicos y morfológicos) en las plantas que promuevan nuevos hábitats y/o sitios potenciales para ser colonizados por una gran diversidad de herbívoros (Tovar y Oyama 2006).

Genero *Quercus* como sistema

La riqueza del género *Quercus*, es difícil de precisar algunos autores estiman que oscila alrededor de 300 especies (Lawrence, 1951), otros autores estiman que puede haber alrededor de 600 taxas específicos en el mundo (Soepadmon, 1972 y Jones, 1986); siendo uno de los grupos más diversificados en los bosques templados alrededor del mundo.

En México se desarrollan tres variantes de este género: *Quercus* (encinos blancos; también conocidos como *Erythrobalanus*), *Lobatae* (encinos rojos o *Leucobalanus*) y *Protobalanus* (encinos intermedios).

México alberga una gran diversidad de especies de *Quercus*, es el mayor centro de riqueza y evolución de encinos en el continente americano albergando 161 especies, incluyendo 109 especies endémicas (Valencia-2004), considerándose el centro de especiación de este género. Los encinos constituyen el principal tipo de plantas de los sistemas vegetales

montañosos de México encontrándose ampliamente distribuidos en los macizos montañosos, cubriendo aproximadamente 5.5% de la superficie total del país (Martínez, 1981).

Por varias décadas el género *Quercus* (Fagaceae) ha sido un sistema modelo para el estudio de zonas de hibridación en plantas, con distintos caracteres como morfológicos, ecológicos, fisiológicos y genéticos (Gugerli *et al.* 2007; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004). Se han caracterizado por tener altos niveles de plasticidad fenotípica foliar (Tucker, 1974; Jones, 1986), una alta frecuencia de hibridación en condiciones naturales (Stebbins *et al.*, 1947; Jensen *et al.*, 1993; Bruschi *et al.*, 2000, González-Rodríguez *et al.*, 2004; Tovar Sánchez y Oyama, 2004) debido a sus incipientes barreras al flujo genético (Bacilieri *et al.*, 1996) a través de procesos de hibridación e introgresión. Sin embargo, las especies por lo general mantienen su identidad morfológica y genética (Valencia, 2004). De manera tal, que estas características han contribuido a su marcada capacidad para adaptarse a diversos ambientes (Dodd *et al.*, 1993; Bruschi *et al.*, 2003; Dodd y Kashani, 2003) generando complejos patrones de variación morfológica y genética (Rieseberg y Wendel, 1993; Valencia, 2004), lo que conlleva a problemas taxonómicos en la diferenciación de las especies (Burger, 1975).

Modelos de la hibridación

La hibridación es un evento que produce nuevas combinaciones genéticas debido a la introducción de genes semicompatibles en otro genotipo diferente, en el que la interacción del ambiente y la variación genética puede aislar un nuevo taxón con caracteres de las especies progenitoras. Los híbridos pueden ser definidos como especies, subespecies, variantes, o razas, en función del grado de divergencia (Futuyma, 1995).

La hibridación interespecífica, la introgresión y polimorfismos ancestrales compartidos son algunas explicaciones más comunes para el patrón observado de variación entre las especies de encinos, considerados como factores que podrían estar incorporando variación morfológica y genética (Hardin, 1975; Jensen *et al.*, 1993; Valencia, 1994; Kleinschmit, *et al.*, 1995; Bruschi *et al.*, 2000).

La variación espacial y el medio ambiente se consideran factores responsable de la selección en donde las zonas de hibridación constituidas por parches de las especies progenitoras y poblaciones de plantas híbridas, esparcidos en una área de solapamiento (Harrison & Rand 1989; Rand & Harrison 1989; Shoemaker *et al.*, 1996; Lexer *et al.*, 2010) las cuales dependen de la adecuación de los individuos progenitores y de los individuos híbridos, sobreviviendo los mejor adaptados al medio ambiente (Barton and Hewitt 1985; Arnold 1997). La hibridación podría estar contribuyendo a la divergencia adaptativa entre las poblaciones, dando a la generación de nuevas poblaciones de ascendencia mixta distintas a las poblaciones de las especies progenitoras (Mallet, 2007; Abbott *et al.*, 2010).

Casos de hibridación en México

En la literatura se cita al género *Quercus* con una tendencia a formar híbridos (Muller, 1952; Grant, 1989; Arnold, 1997), para Europa con una frecuencia del 31.7 % (Bacilieri *et al.*, 1996) y en México no son la excepción (González-Rodríguez *et al.*, 2004; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004). La detección de varios casos de hibridación ha sido posible gracias al estudio particular de varias taxas del género *Quercus*. Entre estos se puede mencionar los siguientes trabajos. En el volcán de Tequila Jalisco se ha reportado la hibridación de las especies *Quercus magnolifolia* Née x *Quercus resinosa* Liebm, en un gradiente latitudinal de entre 1600 y 1800 m donde se encuentran individuos con rasgos morfológicos foliares intermedios y genéticamente diferenciados (González Villareal, 1986; Albarrán-Lara *et al.*, 2010). La zona de hibridación de las especies *Q. crassipes* y *Q. crassifolia* entre el eje Neovolcánico y el sureste de la sierra Madre Oriental en el centro de México, la altitud de la zona de hibridación varía entre 1,790 y 2,772 m (Tovar-Sánchez y Oyama, 2004). La hibridación natural de *Quercus conzatti* y *Q. eduardii* (Fagaceae), dos encinos mexicanos localizada en el estado de Durango y México (Scareli-Santos *et al.*, 2007)

Insectos inductores de agallas

Los insectos inductores de agallas son representantes de la superfamilia Cynipoidea que es la sección Parasítica pertenecientes a los Hymenopteros. Conformada por cinco familias con un total de 3.000 especies identificadas, pero se estiman más de 20.000 (Díaz,

2002). El 50 % de estas están integrados por parasitoides primarios de otros insectos y el 50 % restante son insectos inductores de agallas o inquilinos de estas (insectos fitófagos). La mayoría de las especies de la familia Cynipoidea están contenidas en la familia *Cynipidae* (Hymenoptera) son de distribución holártica. Reúne 1369 especies, distribuidas en 77 géneros, ordenados según algunos autores en seis tribus (Weld, 1952; Ronquist, 1994). De las cuales la tribu Cynipini son avispas inductoras de agallas en la familia Fagaceae principalmente en el género *Quercus*. Son avispas de pequeño tamaño (1-7 mm), de colores generalmente mates, sombríos y abdomen característicamente comprimido lateralmente que encierra un gran ovopositor enrollado en espiral (Nieves, 1998; Nieves-Aldrey 2001 y Liljeblad *et al.*, 2008).

Las agallas son estructuras tumorales formadas por células vegetales en respuesta a el desarrollo de las larvas de organismos inductores que las habitan y se alimentan de ellas. Los formadores de agallas controlan el desarrollo de los tejidos de su hospedador (Mani, 1964). Las agallas son la expresión específica de la biología del insecto y su morfología y complejidad, el fenotipo extendido de las especies inductoras (Stone y Cook, 1998). Presentan además una alta especificidad, infestando generalmente una sola especie de planta o especies de un mismo género (Dreger-Jauffret y Shorthouse, 1992), es tan estrecha la unión entre el insecto y la planta, que han alcanzado un alto grado de especificidad, por lo que el estudio de los cinipidos hace tiempo que se viene considerando la propia galla como un fenotipo extendido del insecto (Stone & Cook, 1998).

De acuerdo con Kraus (1994) la morfología de las agallas es muy variada y está relacionada directamente con el inductor:

- Diferentes inductores que actúen sobre un mismo órgano de una especie determinada pueden originar agallas diferentes.
- Diferentes inductores pueden inducir agallas estructuralmente semejantes en un mismo órgano pero de plantas diferentes.
- Las agallas inducidas por un mismo inductor en diferentes generaciones pueden ser diferentes.
- Agallas inducidas por los mismos inductores pero de sexos diferentes pueden tener aspectos morfológicos diferentes.

Los insectos inductores de agallas son excelentes para el estudio de factores que determinan la distribución y abundancia de las poblaciones de herbívoros ya que inducen una estructura denominada agalla, en donde se encuentran inmóviles.

Insectos inductores de agallas y los encinos

Los cinipidos inducen agallas en las familias Rosaceae, Sapindaceae, Papavaraceae, Lamiaceae, Valerianaceae, Asteraceae, y Fagaceae; de las cuales la mayoría de las especies de los cinipidos se agrupan en buena parte dentro del género *Quercus* (Fagaceae) con un 60% al 70 % del total de cinipidos, mientras que el resto está asociado a las demás familias.

La diversidad de especies de avispas inductoras de agallas en México, en el género *Quercus* es extraordinariamente alto registrando 157 especies cynipidos asociadas a 30 especies de *Quercus* (Pujade-Villar *et al.*, 2009). Sin embargo no han sido bien estudiados, se estima que esta fauna es muy rica debido a la gran diversidad de especies de *Quercus* en donde México albergando 161 especies, de las cuales 109 especies son endémicas (Valencia-A 2004). Estudios más recientes y en curso en México de estas avispas están aumentando rápidamente en el número de especies registradas; ya que presentan un extraordinario valor ecológico dado que se constituyen como comunidades de gran complejidad funcional (Stone *et al.* 2002). El género *Quercus* son sistemas relevantes ecológicamente y en la evolución de especies; Por lo que es un sistema modelo para el estudio de los efectos de la hibridación en plantas (Gugerli *et al.* 2007; Valbuena-Carabaña *et al.* 2007) sobre la distribución y abundancia de especies de insectos asociados (Tovar Sánchez y Oyama, 2006). Ya que la hibridación puede dar lugar a nuevos rasgos de la planta huésped (Rieseberg y Ellstrand 1993). En donde el género *Quercus* juega un papel ecológico importante en el refugio y alimento de la fauna (Marroquín, 1985).

Se han realizado varios estudios donde se evaluó la abundancia y distribución de herbívoros en complejos híbridos; se han encontrado tres escenarios diferentes: plantas híbridas soportan mas especies de insectos inductores agallas que las especies progenitoras (Whitham *et al.* 2006). El número de especies de insectos en plantas híbridas y en las especies progenitoras es similar en gradientes latitudinales (Fritz *et al.* 1994; Messina *et al.* 1996;

Tovar y Oyama 2006). Menor riqueza de especies de insectos asociados a plantas híbridas en comparación con las especies progenitoras (Boecklen y Spellenberg 1990).

Con las investigaciones realizadas, no queda claro si la variación genética de las plantas afecta a la comunidad de herbívoros a nivel de ecosistema y si la dinámica de la comunidad y los procesos de los ecosistemas como la selección natural y especiación están propensos a estar bajo el control genético (Bailey *et al.*, 2009). Existe evidencia de que la diversidad de insectos está relacionada positivamente con la diversidad genética de las plantas (Wimp *et al.*, 2007).

Por lo que el complejo híbrido *Quercus affinis* x *Quercus laurina* nos brinda un sistema ideal para estudiar como las diferencias genéticas de las especies progenitoras y los híbridos afectan la riqueza y abundancia de los herbívoros y sus parasitoides.

Interacciones de los insectos inductores de agallas y parasitoides

Un grupo de organismos que siempre ha interactuado con las plantas como fuente de alimento y en su ciclo reproductivo son los herbívoros y a la vez los parasitoides de éstos herbívoros. Se ha probado que la ovoposición por parte de las hembras está fuertemente influenciada por el genotipo de la planta, la selección natural debe de favorecer la ovoposición sobre especies vegetales que producen un alto rendimiento para su progenie (Thompson, 1988; Cronin y Warren, 2001).

La entomofauna asociada a las agallas de cinipidos es compleja y diversa, estando integrada fundamentalmente por tres niveles tróficos: inquilinos, parasitoides y sucesores, con gran cantidad de especies interrelacionadas entre sí muchas veces en complicadas redes tróficas (Csóka *et al.*, 2005; Price & Clancy, 1986; Redfern & Askew, 1992; Shorthouse, 1973; Wiebes - Rijks & Shorthouse, 1992 Gómez *et al.*, en prensa).

Los parásitos de los Cynipidae, pertenecen principalmente a la superfamilia Chalcidoidea y Ichneumonoidea, si bien la mayor parte de las especies son pertenecientes a la primera. La superfamilia Chalcidoidea la forman 21,000 especies descritas, en 19 familia

(Noyes, 1990, 2003; Gibson et al., 1999). La mayor parte de las especies tienen un hábito de vida parasitoide respecto de otros insectos, aunque también hay calcidoideos fitófagos con estrategias biológicas, muchas veces tan dispersas como la gallicola o la seminívora (Boucek, 1988; LaSalle, 2005).

Dentro de Chalcidoidea, las familias que poseen especies que forman parte de las comunidades de las agallas de cinípidos son; Eulophidae, Eupelmidae, Eurotomidae, Ormyridae, Pteromalidae y Torymidae. (Askew 1961; Nieves - Aldrey & Askew, 2002; Nieves - Aldrey, 2001).

Numerosas investigaciones se han planteado hipótesis de la manera en la que se estructuran las especies de parasitoides con sus hospedadores gallicolas (Godfray, 1994 y Quicke, 1997).

Entre las hipótesis que han intentado explicar la biología y las relaciones que tienen los parásitos y sus hospederos se ha planteado las siguientes hipótesis; la relación de la heterogeneidad de recursos en las comunidades de cecidógenos, Tscharntke (1992) proponiendo que la riqueza y coexistencia de especies de parasitoides en una comunidad estaba determinada por la heterogeneidad de la distribución de recursos a lo largo de la comunidad y por la diferente respuesta de cada especie, lo cual conducía a una exploración restringida y específica de un grupo de hospedadores dentro de la comunidad por parte de cada especie parasitoide. En donde la abundancia del hospedador afectaba a la diversidad de parasitoides dentro de la comunidad. Esta hipótesis no ha sido corroborada por otros estudios en distintas comunidades asociadas a comunidades de inductores de agallas con grandes abundancias en determinados periodos del año, pero que poseen escaso número de especies de parasitoides asociados (Tscharntke, 1992, Force, 1974, 1985; Hawkins & Goeden, 1984, Stiling & Rossi, 1994).

Al intentar explicar la interacción de los complejos de parasitoides con sus hospederos gallicolas Ehler (1992) propone que la estructura y efecto de la comunidad de parasitoides no depende exclusivamente de la densidad de los insectos hospederos, sino además el número de especies de parasitoides presentes, en donde no todos los parasitoides de una comunidad responden de igual manera a variaciones en la densidad de hospederos. También predijo que cuanto mayor número de especies de parasitoides presentes en una fracción de la población de

gallicolas, el parasitismo sería mayor. Pero ningún estudio ha probado esta hipótesis, en agallas de cinipidos, dicho fenómeno ha sido ampliamente contrastado en diferentes comunidades gallicolas de dípteros (Force, 1974; Cameron & Redfern, 1978), si bien en otras no ha podido ser corroborado (Force 1974; Weis, 1983).

De tal modo, es importante el entendimiento de la estructura de gremios de insectos herbívoros y redes tróficas en zonas de hibridación, por que provee información de cómo las comunidades se encuentran estructuradas (Berlow 1999; Tabarelli *et al.*, 1999).

Redes tróficas

Los modelos de redes tróficas constituyen un marco adecuado para estudiar la estructura de las comunidades, concentrando la atención en las conexiones tróficas entre las especies y el flujo de energía, para así entender como es el ordenamiento de los organismos dentro de los sistemas ecológicos. Elton (1927) reconoció el valor de las cadenas tróficas en la detección de regularidades de la arquitectura y organización de estas. La teoría de redes tróficas intentan explicar las tendencias generales de la topología y el funcionamiento de las redes y sus consecuencias dinámicas para los sistemas ecológicos (Lawler y Morin 1993, Winemiller y Polis 1996).

La estructura de las comunidades, el funcionamiento de estas y la dinámica de los sistemas ecológicos en las redes tróficas no ocurren al azar, sino que están altamente estructuradas de acuerdo con un abundante catálogo de reglas de ensamblaje (O'Neill *et al.* 1986, Keddy 1992) como: limitaciones energéticas y dinámicas ligadas a procesos biológicos simples, por los diseños estructurales de los organismos, y/o por la variación espacio-temporal del ambiente (Tavares-Cromar y Williams 1996).

Las redes tróficas cuantitativas ofrecen una clara descripción de la estructura de la comunidad incluyendo datos de todos los vínculos entre los niveles tróficos y asociaciones expresadas en términos de densidad, abundancia y riqueza (Memmot *et al.* 1994). Por lo tanto, resultan ideales para el estudio de gremios de insectos herbívoros y parasitoides (Van Veen *et al.* 2006) donde se muestran los vínculos, los recursos alimenticios e interacciones entre niveles tróficos. El entendimiento de la estructura de las redes tróficas es de gran importancia por que provee información de cómo las comunidades o ecosistemas responden a

perturbaciones, cambios ambientales y otros efectos (Berlow 1999, Chapin et al. 2000, McCann 2000). Se desconoce la composición y estructura de las redes tróficas en sistemas híbridos de plantas.

Por lo tanto, esta investigación evalúa como afecta la variación genética del complejo híbrido *Quercus affinis* x *Quercus laurina* sobre la estructura y composición de los insectos inductores de agallas y sus parasitoides en términos de riqueza, abundancia y sus redes tróficas. Los atributos genéticos de este complejo han sido descritos y caracterizados previamente (González-Rodríguez et al. 2004).

IV. ANTECEDENTES

La distribución de *Quercus affinis* es a lo largo de la sierra madre Oriental (Valencia, 1994), en los estados de: Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, México, Distrito Federal, Tlaxcala, Puebla, Veracruz y Oaxaca, entre las altitudes de 1600 a 2800 m. (Gonzalez - Rodriguez et., al 2004, Valencia, 1994). *Quercus laurina* se encuentra en la Sierra Madre del Sur y la región occidental del cinturón volcánico, en los estados de Tamaulipas, Durango, San Luis Potosí, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca, Chiapas, Aguascalientes, Guanajuato, Querétaro Hidalgo, Tlaxcala, México Distrito Federal, Morelos, Puebla y Veracruz entre las altitudes de 2400 y 2065 m.(Gonzalez - Rodriguez et., al 2004). La zona de hibridación de *Quercus affinis* x *Quercus laurina* se encuentra especialmente en el eje neovolcánico y el norte de Oaxaca (Valencia, 1994).

La zona de hibridación de *Quercus affinis* x *Quercus laurina* se ha estudiado de manera explícita encontrando en gran medida los patrones de variación esperados para una zona de hibridación secundaria (contacto entre poblaciones que se diferenciaron en alopatría, pero que tuvieron un ancestro común) (González-Rodríguez *et al.*, 2004, 2005).

V. HIPÓTESIS

La estructura genética del complejo híbrido *Quercus affinis* $\times$ *Quercus laurina* afecte diferencialmente la estructura de la comunidad y las redes tróficas de los insectos inductores de agallas y sus parasitoides, dónde genotipos similares presenten redes tróficas similares de la comunidad de agallas.

VI. OBJETIVOS

General

Determinar la relación entre la estructura genética del complejo híbrido *Quercus affinis* x *Quercus laurina* con la estructura de la comunidad y las redes tróficas de los insectos inductores de agallas y parasitoides.

Particulares

- Determinar si genotipos similares presentes en el complejo híbrido presentan una estructura y composición similar de insectos inductores de agallas.
- Identificar las morfo-especies de insectos inductores de agallas y sus parasitoides, y determinar la estructura y composición de insectos en términos de riqueza y abundancia de especies.
- Determinar si las diferencias genéticas en el complejo híbrido *Quercus affinis* x *Quercus laurina* afecta la estructura de las redes tróficas de los insectos inductores y sus parasitoides.

VII. CAPITULO I. ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE MORFOAGALLAS EN EL COMPLEJO HÍBRIDO *Quercus laurina* x *Quercus affinis*

RESUMEN

Los insectos inductores de agallas (IIA) son herbívoros especialistas que inducen la formación de estructuras anormales en sus plantas hospederas. En este estudio se determinó la variación en la composición y estructura de la comunidad de IIA en el complejo formado por los encinos *Quercus affinis*, *Quercus laurina* (Fagaceae) y sus híbridos. Las muestras se colectaron en seis poblaciones del complejo distribuidas en un gradiente geográfico que representa la distribución de ambas especies (*Q. affinis* y *Q. laurina*) y a la zona de hibridación. En 10 ramas colectadas al azar en cada uno de 15 individuos por población se contaron e identificaron todas las agallas inducidas en hojas y ramas. Adicionalmente se colectaron hojas jóvenes y sin daño para realizar la caracterización genética de cada individuo mediante microsatélites nucleares. Se encontró que la abundancia de agallas varió significativamente entre los tres grupos de individuos (i. e. *Q. laurina*, *Q. affinis* e híbridos). Se encontró que la población de Pápalo es el sitio que presento mayor número de morfoagallas únicas 14. La mayor abundancia de morfoagallas inducidas en hoja se encontró en las poblaciones de Zacatlán y Santa Inés, la mayor abundancias de morfoagallas inducidas en rama se observó en Zoquitlán, Tonayán y Pápalo. Se encontró que la riqueza promedio de morfoagallas inducidas en hoja fue mayor en las poblaciones de Pápalo y Tizapán aunque los valores no fueron estadísticamente diferentes. En los análisis realizados con la determinación genética de los individuos se encontró que la abundancia difería entre grupos *Q. affinis* presento mayor abundancia seguido por los híbridos y finalmente *Quercus laurina*. Por el contrario, la riqueza de agallas fue mayor en los individuos híbridos, seguidos por *Quercus laurina* y *Quercus affinis*. En las comparaciones generales con los individuos determinados genéticamente no encontrando diferencias. Sin embargo, un análisis de correlación entre la abundancia de cada morfoagalla con el genotipo de los individuos permitió identificar 8 morfoagallas (que representan el 83 % del total de agallas) cuya abundancia está significativamente correlacionada con el genotipo. Además, se encontraron mayor número de especies únicas de agallas en los individuos híbridos que en las especies progenitoras

sugiriendo que estos representan nuevos nichos para el establecimiento de especies nuevas de IIA y parasitoides. Nuestros resultados sugieren que la estructura genética del complejo híbrido *Quercus affinis* - *Quercus laurina* afecta diferencialmente a la comunidad de insectos inductores de agallas.

INTRODUCCIÓN

La hibridación es un proceso importante en la evolución de las plantas y en los procesos de especiación. Se estima que por lo menos el 25% de las especies de plantas participan en procesos de hibridación e introgresión con otras especies (Stebbins 1959; Grant 1981). La formación de zonas de hibridación puede tener como consecuencia un incremento de la diversidad genética en las especies involucradas (Rieseberg y Ellstrand 1993). Como consecuencia, en las zonas de hibridación pueden surgir atributos nuevos (e. g. fisiológicos, morfológicos) en las plantas, que incluso pueden representar nuevos hábitats y/o sitios potenciales para ser colonizados por una gran diversidad de organismos asociados (Tovar-Sánchez y Oyama 2006). Debido a que las zonas de hibridación representan sistemas genéticamente diversos, resultan ser sistemas ideales para estudiar los efectos de la variación genética de las plantas hospederas sobre la comunidad de herbívoros (Tovar-Sánchez y Oyama 2006). Las zonas de hibridación son focos de biodiversidad y representan centros de abundancia para especies raras (Martinsen & Whitham, 1994; Whitham *et al.*, 1994). Por lo tanto, la hibridación interespecífica en las plantas puede tener consecuencias para la evolución de grupos de organismos con los que interactúan en los múltiples niveles tróficos, como por ejemplo los herbívoros y a su vez los parasitoides de estos herbívoros.

Por ejemplo, en la zona de hibridación entre *Populus angustifolia* y *P. fremontii* se evaluó si hay variación en la riqueza y abundancia de insectos endófagos y se encontró que la hibridación interespecífica es un factor importante responsable de la organización de la comunidad de artrópodos (Bangert *et al.*, 2006). La variación genotípica entre estas dos especies progenitoras de *Populus* y sus híbridos F1 tiene una fuerte influencia en el grado de infestación del ácaro *Aceria parapopuli*, siendo mayor en los híbridos F1 (Luke *et al.*, 2008).

En general, existe evidencia de que la diversidad de insectos está relacionada positivamente con la diversidad genética de las plantas (Wimp *et al.*, 2007). Probablemente esto se debe a que la genética de las plantas está relacionada con la producción de metabolitos secundarios y éstos a su vez, participan de manera importante sobre la elección del hospedero por parte de los insectos. De tal modo, la oviposición por parte de las hembras está fuertemente influenciada por el genotipo de la planta (Thompson, 1988).

Floate y Whitham (1993) propusieron cuatro hipótesis las cuales sugieren que los patrones de distribución de insectos herbívoros puede ser diferencial entre especies progenitoras y sus híbridos:

1. Menor riqueza de especies de insectos herbívoros asociados a plantas híbridas en comparación con las especies progenitoras (Boecklen y Spellenberg 1990).
2. El número de especies de insectos en plantas híbridas y en las especies progenitoras es similar (Fritz *et al.*, 1994; Messina *et al.*, 1996; Tovar y Oyama 2006).
3. Las plantas híbridas soportan más especies de insectos que las especies progenitoras (Whitham *et al.*, 2006).
4. Las plantas híbridas tienen mayor abundancia de insectos que las plantas progenitoras (Luke *et al.*, 2008).

En México se ha encontrado que las zonas de hibridación son frecuentes entre especies del género *Quercus* (González Villareal, 1986; Albarrán-Lara et al. 2010 González- Rodríguez et al. 2004, Tovar-Sánchez y Oyama 2006 y Peñaloza-Ramírez *et al.*, 2010,). Estas zonas pudieran representar nuevos hábitats para la fauna en las especies de *Quercus* (Fagaceae). Se ha demostrado que las diferencias genéticas entre especies progenitoras de encinos y sus híbridos están relacionadas con la presencia de comunidades de insectos endófagos diferentes (Tovar y Oyama 2006).

Los insectos inductores de agallas son excelentes para el estudio de factores que determinan la distribución y abundancia de las poblaciones de herbívoros ya que las agallas son la expresión específica de la biología del insecto (Stone y Cook, 1998), tienen una alta especificidad, infestando generalmente a una sola especie o a un mismo género de planta (Dreger-Jauffret y Shorthouse, 1992). En los últimos años, numerosos estudios han

documentado la diversidad de los insectos inductores de agallas así como los factores que afectan la riqueza y abundancia de estos (Veldtman y McGeoch, 2003; Raman *et al.*, 2005; Nieves-Aldrey *et al.*, 2008).

Pocas investigaciones han abordado el efecto de la hibridación interespecífica entre dos especies sobre la estructura y la composición de la comunidad de insectos especialistas. El objetivo de este trabajo es caracterizar la estructura y composición de morfoagallas en términos de abundancia y riqueza en el complejo híbrido *Quercus affinis* x *Quercus laurina*. Se espera que los híbridos estén compartiendo especies de morfoagallas propias de cada una de las dos especies progenitoras y por lo tanto haya un aumento en la riqueza de insectos inductores de agallas, representando sitios nuevos para la colonización de nuevas especies.

OBJETIVOS

- Determinar si genotipos similares presentes en el complejo híbrido presentan una estructura y composición similar de insectos inductores de agallas.
- Identificar las morfo-especies de insectos inductores de agallas y sus parasitoides, y determinar la estructura y composición de insectos en términos de riqueza y abundancia de especies.
- Determinar si las diferencias genéticas en el complejo híbrido *Quercus affinis* x *Quercus laurina* afecta la estructura de las redes tróficas de los insectos inductores y sus parasitoides.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sistema de estudio

Quercus affinis se distribuye a lo largo de la Sierra Madre Oriental (Valencia, 1994), en los estados de: Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, México, Distrito Federal, Tlaxcala, Puebla, Veracruz y Oaxaca, entre las altitudes de 1600 a 2800 m (González-Rodríguez et al., 2004, Valencia, 1994). *Quercus laurina* se encuentra en la Sierra Madre del Sur y la región occidental del Cinturón Volcánico Transversal, en los estados de Tamaulipas, Durango, San Luis Potosí, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca, Chiapas, Aguascalientes, Guanajuato, Querétaro Hidalgo, Tlaxcala, México, Distrito Federal, Morelos, Puebla y Veracruz entre las altitudes de 2065 y 2400 m (González Rodríguez et al., 2004) (Fig. 1.1). La zona de hibridación de *Quercus affinis* x *Quercus laurina* se encuentra en la porción oriental del Cinturón Volcánico y en el norte de Oaxaca (Valencia, 1994) (Fig. 1). Esta zona de hibridación se ha estudiado de manera explícita mediante diversos análisis morfológicos y moleculares, encontrándose en gran medida los patrones de variación esperados para una zona de hibridación secundaria (contacto entre poblaciones que se diferenciaron en alopatría, pero que tuvieron un ancestro común) (González-Rodríguez et al., 2004a, 2004b, 2005; González-Rodríguez y Oyama 2005).

Colecta de muestras

Se colectaron muestras en seis poblaciones a lo largo de un gradiente geográfico a través de la zona de hibridación entre *Q. affinis* x *Q. laurina*. Para *Q. affinis* se colectaron dos poblaciones, una en Zacatlán (Puebla) y otra en Tizapán (Hidalgo) en la parte sur de la Sierra Madre Oriental. En la zona de hibridación se colectó una población en Tonayán (Veracruz) y otra en Zoquitlán (Puebla). Para *Q. laurina* se colectó una población en Pápalo (Oaxaca) y otra en Santa Inés del Monte (Oaxaca) que se encuentran en la Sierra Madre del Sur (Fig. 1.1).

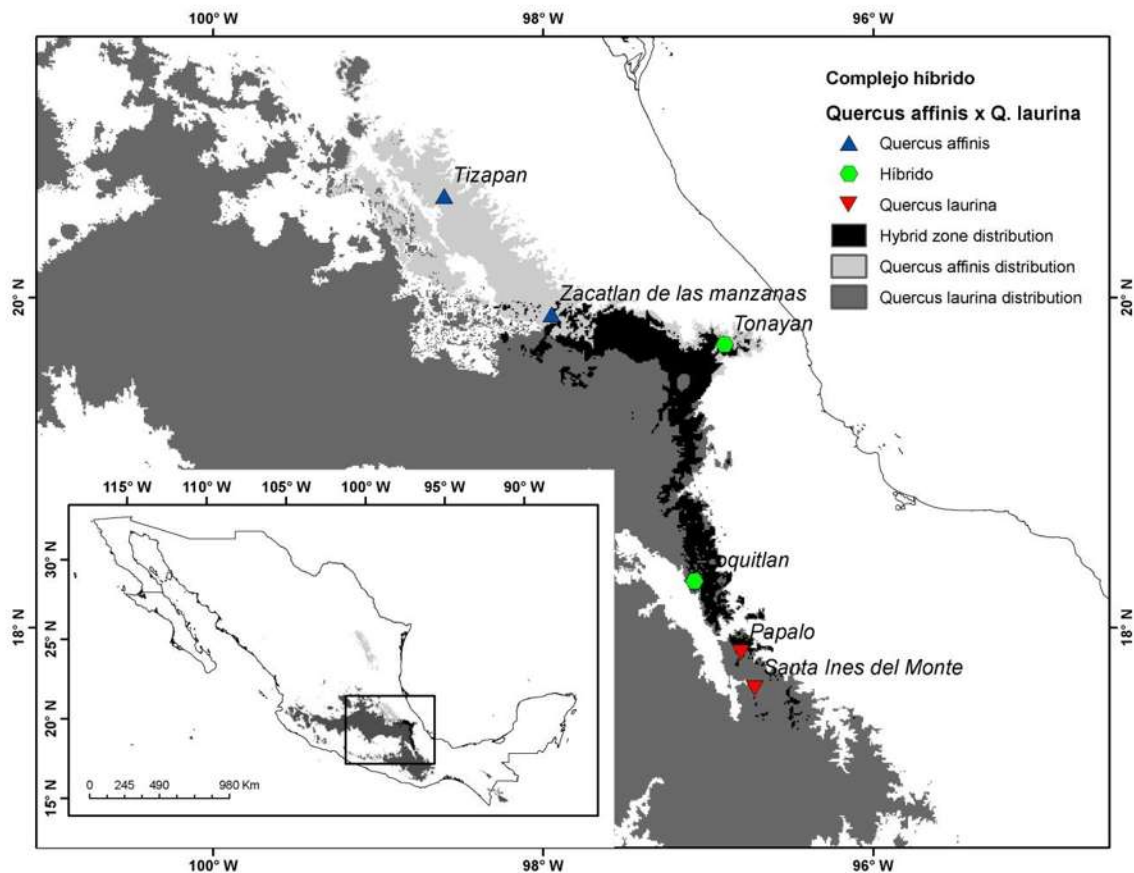


Figura 1.1. Distribución geográfica de *Q. affinis* x *Q. laurina*, y la zona de hibridación en México. El área gris claro representa la distribución de *Q. affinis*, la gris oscura representa la distribución de *Q. laurina* y el área negra la distribución de la zona de hibridación. Los símbolos corresponden a las poblaciones estudiadas.

En cada población se muestrearon 15 individuos elegidos aleatoriamente, colectando tres ramas al azar en cada estrato del dosel (inferior, medio y superior). Las agallas foliares se contabilizaron en 50 hojas por estrato y para las agallas de rama se contabilizó cada morfoagalla encontrada. Todas las agallas colectadas en el campo se colocaron en recipientes de plástico cubiertos con una malla y se colocaron en el laboratorio a temperatura ambiente. Los recipientes se revisaron periódicamente y todos los insectos inductores adultos y los parasitoides que emergieron se conservaron en viales con etanol al 70% y posteriormente fueron fotografiados.

Análisis de la composición y estructura de insectos inductores de agallas y parasitoides

Para cada árbol muestreado se estimó la abundancia (número total de morfoagallas) y la riqueza (número de distintas morfoagallas). Para el caso de los parasitoides se realizaron estimaciones similares. Posteriormente se realizaron análisis de varianza (ANOVA) para comparar la abundancia y la riqueza promedio de morfoagallas y de parasitoides entre las seis poblaciones estudiadas.

Adicionalmente, se calculó:

a) La diversidad beta entre poblaciones se determinó con el índice de Jaccard, utilizando datos de presencia y ausencia de las morfoagallas. Este índice mide la similitud, disimilitud o distancias que existen entre dos unidades de muestreo. La fórmula para calcularlo es:

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

Donde a es el número de morfoagallas que está presente únicamente en la población A y b son las morfoagallas exclusivas de la población B y c es el número de especies presentes en ambas poblaciones, A y B (Jaccard, 1908).

b) El índice de Bray Curtis en donde la similitud entre las comunidades se mide a partir de la abundancia de las morfoagallas y cuyo cálculo se realiza mediante la siguiente fórmula:

$$C_N = \frac{2jN}{(N_a + N_b)}$$

Donde N_a y N_b indican el número de morfoagallas en las poblaciones a y b , respectivamente, mientras que $2jN$ se refiere a la suma de las abundancias de las morfoagallas con menor número de individuos en ambas poblaciones (Brower et al., 1997).

Tanto el índice de Jaccard como el de Bray-Curtis se obtuvieron mediante el programa

PAST versión 1.97 (Hammer *et al.*, 2001). Para visualizar las relaciones de similitud de las comunidades de agallas entre todos los pares de individuos se realizó un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) basado en ambos índices, también mediante el programa PAST 1.97. El PCoA es una técnica estadística multivariada que se utiliza como un método de disminución de las dimensiones de los datos de un estudio (Hernández, 1992). Se utiliza para reducir el número de variables asignadas a cada población y/o especie de manera tal que, con la menor pérdida de información posible, puedan ajustarse los resultados a dos o tres dimensiones y lograr así representaciones gráficas para determinar las relaciones de similitud de los individuos, las poblaciones y/o especies estudiadas.

Asignación genética de los árboles hospederos

La extracción de ADN se realizó a partir de 100 mg de tejido foliar utilizando la técnica de CTAB, para el aislamiento del ADN (Lefort y Douglas 1999). Se utilizaron ocho pares de primers de microsatélites nucleares que previamente han funcionado adecuadamente en el complejo *Q. affinis-Q. laurina* (Ramos-Ortiz *et al.*, en preparación) en reacciones de PCR multiplex. Estos ocho pares de primers se dividieron en tres grupos para las reacciones de PCR multiplex (Aldich, 2002). El primer grupo estuvo formado por quru-GA-0A01. El segundo grupo por quru-GA-0L01, quru-GA-0M05, quru-GA-0M07, y el tercero por los primers quru-GA-1C08, quru-GA-1F07, quru-GA-2F05 y quru-GA-2M04. Para las reacciones de PCR se utilizó el kit QIAGEN PCR multiplex con un volumen final de 5 µl que contenía 1 X mezcla maestra, 40 ng de DNA, 2 µl de cebador y H₂O. Las condiciones del termociclador consistieron en 40 ciclos, cada uno a 95 ° C durante 1 minuto, la alineación durante 1 minuto y 30 segundos con tres diferentes temperaturas: 45 °, 50 ° y 58 ° C para cada uno de los tres grupos de primers mencionados, respectivamente, y extensión a 72 ° C durante 2 minutos. Los productos de PCR multiplex se combinaron con un marcador estándar GeneScan 500-LIZ y se analizaron en un secuenciador automático de capilares ABI PRISM 3100-Avant, (Applied Biosystems, EE.UU.). Los tamaños de los fragmentos se analizaron con el programa Peak Scanner v.1.0 (Applied Biosystems, EE.UU.).

Análisis de datos.

A partir de los genotipos individuales se calculó una matriz pareada de distancias genéticas utilizando el método de Smouse y Peakall (1999) implementado en GenAlEx 6.1 (Peakall y Smouse, 2006). Para cada locus con alelos *i*-ésimo, *j*-ésimo, *k*-ésimo y *l*-ésimo alelos diferentes, se definen una serie de distancias genéticas cuadradas como $d^2(ii, ii) = 0$, $d^2(ij, ij) = 0$, $d^2(ii, ij) = 1$, $d^2(ij, ik) = 1$, $d^2(ij, kl) = 2$, $d^2(ii, jk) = 3$ y $d^2(ii, jj) = 4$. Una vez calculada de esta manera la matriz de distancias genéticas pareadas, se realizó un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) en GenAlex 6.1. Una vez realizado el PCoA, cada encino fue asignado a uno de tres grupos genéticos (*Q. affinis*, *Q. laurina* e híbridos) dependiendo del valor de su puntaje (score) individual en la primera coordenada principal del PCoA.

Composición y estructura de insectos inductores de agallas y parasitoides por genotipo.

Se determinó la estructura y composición de insectos inductores de agallas y sus parasitoides para cada uno de los tres grupos genéticos a los que se asignaron los 90 individuos muestreados del complejo *Q. affinis*–*Q. laurina*. Posteriormente se realizaron análisis estadísticos similares a los previamente descritos para las comparaciones entre las seis poblaciones estudiadas.

RESULTADOS

Estructura y composición de morfoagallas por población.

En total se registraron 44 morfoagallas, de las cuales 20 morfoagallas fueron foliares y 24 morfoagallas fueron de rama. El mayor número de morfoagallas se observó en las poblaciones de Pápalo y Zoquitlán (Tabla 1). Por su parte, el mayor número de morfoespecies de parasitoides se observó en las poblaciones Zacatlán y Zoquitlán (Tabla 1.1).

Tabla 1.1. Número de morfoagallas diferentes foliares de rama y especies de parasitoides por población.

Población	Morfoagallas foliares	Morfoagallas de ramas	Total de morfoagallas	Especies de parasitoides
Tizapán	5	2	7	11
Zacatlán	8	8	16	15
Tonayán	4	8	12	10
Zoquitlán	9	11	20	12
Pápalo	12	9	21	9
Santa Inés	4	6	10	6

De las 44 morfoagallas encontradas, se determinó que 27 están presentes en una sola población (morfoagallas únicas). La población de Pápalo es el sitio que presentó mayor número de morfoagallas únicas 14 y posteriormente Zoquitlán con 6 (Fig. 1.2).

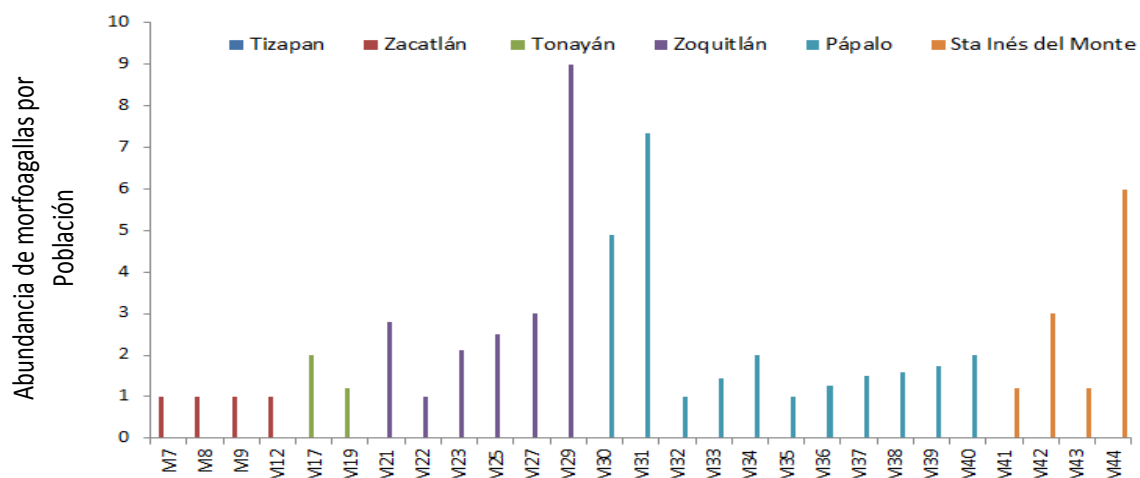
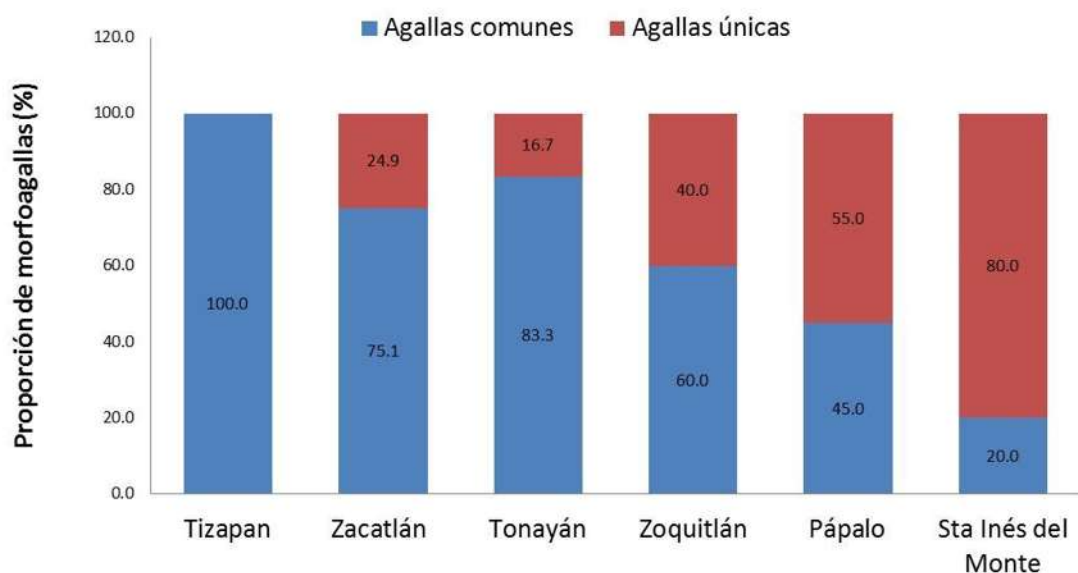


Figura 1.2. Abundancia de cada morfoagalla únicas encontrada en cada población estudiada ($F= 2.519$; g.l.=4; $P < 0.04$).

La proporción de morfoagallas comunes (morfoagallas que se encuentran de dos a seis poblaciones) fue mayor en Tizapán con un 100%. En cambio, la mayor proporción de morfoagallas únicas se encontró en la población de Santa Inés del Monte con un 80 % (Fig. 1.3).



Figura

1.3. Proporción de morfoagallas compartidas, comunes y únicas por poblaciones.

Abundancia de morfoagallas por poblaciones

De acuerdo con el análisis de varianza y la prueba de Tukey para comparar la abundancia promedio por individuo de morfoagallas inducidas en hoja y rama entre poblaciones, la mayor abundancia de morfoagallas inducidas en hoja se observó en las poblaciones de Zacatlán y de Santa Inés, mientras que la mayor abundancia de morfoagallas inducidas en rama se observó en Zoquitlán, Tonayán y Pápalo. Se puede observar que existe una menor abundancia promedio de morfoagallas inducidas en hoja en las poblaciones que se encuentran en el centro del gradiente geográfico y una mayor abundancia en las poblaciones que constituyen los extremos del gradiente. Por el contrario se observó una mayor abundancia de morfoagallas inducidas en rama en las poblaciones del centro del gradiente geográfico (Tonayán y Zoquitlán) y una menor abundancia en las poblaciones que se encuentran en los extremos (Fig. 1.4).

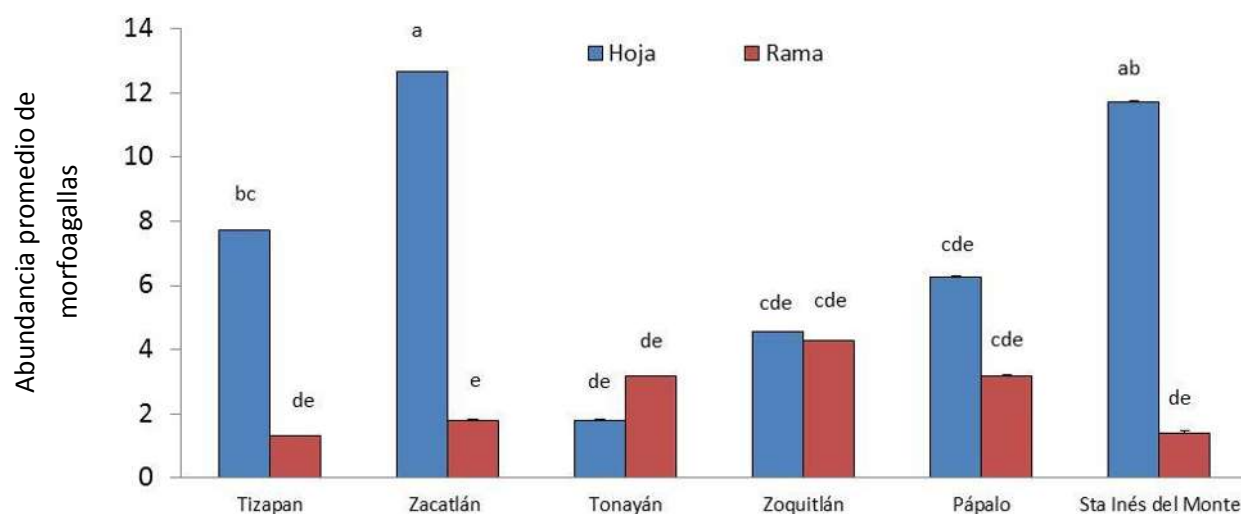


Figura 1.4. Abundancia promedio de morfoagallas por individuo por población poblaciones $F = 17.64$; g.l. = 5; $P < .0001$, tipo de agalla : $F = 23.608$; g.l. = 1; $P < .0001$. Interacción de población x tipo de morfoagalla ($F = 12.11$; g. l. = 5, $P < 0.001$). Letras diferentes indican las medias significativamente distintas acorde Tukey-Kramer $P < 0.05$).

Riqueza de morfoagallas por población

De acuerdo con el análisis de varianza y la prueba de Tukey hay diferencias en la riqueza promedio de morfoagallas por individuo entre poblaciones y entre tipo de órgano de inducción :se encontró que la riqueza promedio de morfoagallas inducidas en hoja fue mayor en las poblaciones de Pápalo y Zoquitlán aunque los valores no fueron estadísticamente diferentes (Fig. 1.5). Por el contrario, sí se encontraron diferencias significativas en la riqueza de morfoagallas inducidas en rama ($F = 5.12$; g. l. = 5; $P = 0.0004$). La población que mostró la mayor riqueza de morfoagallas de rama fue Tonayán y la menor riqueza se encontró en Tizapán y Santa Inés del Monte (Fig. 1.5).

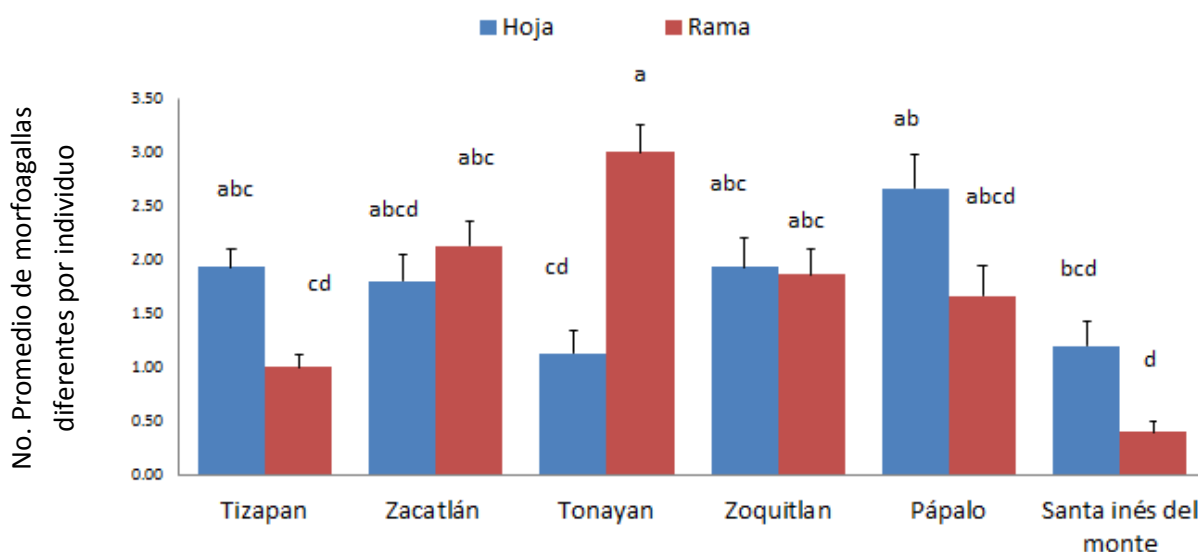


Figura 1.5. Número promedio de morfoagallas foliares y de rama diferentes por individuo por población, por población $F = 4.11$; g.l. = 5; $P < .0015$, tipo de agalla $F = 0.13$; g.l. = 1; $P < .1301$ Interacción de población x tipo de morfoagalla ($F = 0.5847$; g.l. = 5; $P < .0001$ letras diferentes indican las medias significativamente distintas acorde Tukey-Kramer $P < 0.05$).

Parasitoides del complejo *Q. affinis* – *Q. laurina*.

Las 44 morfoagallas registradas soportaron una comunidad de 38 especies diferentes de parasitoides (Hymenoptera) pertenecientes a dos superfamilias y nueve familias. De la superfamilia Chalcidoidea se encontraron representantes de las familias Encyrtidae, Eulophidae, Eupelmidae, Eurytomidae, Ormyridae, Pteromalidae y Torymidae. De la superfamilia Ichneumonoidea, se encontraron representantes de las familias Braconidae, Pteromalidae y de Torymidae. En total se identificaron 17 géneros: *Alogymnus*, *Anicetus*, *Aprostocetus*, *Baryscapus*, *Closterocerus*, *Diadegma*, *Euderomphale*, *Eupelmus*, *Eurytoma*, *Glyptopanteles*, *Mesopolobus*, *Ormoceras*, *Ormyrus*, *Palmon*, *Pediobius*, *Sycophila* y *Torymus* (ver Tabla 1.2).

Los especies de parasitoides más representativas fueron aquellos pertenecientes a las familias Eurytomidae, Eulophidae y Torymidae (Fig. 1.6).

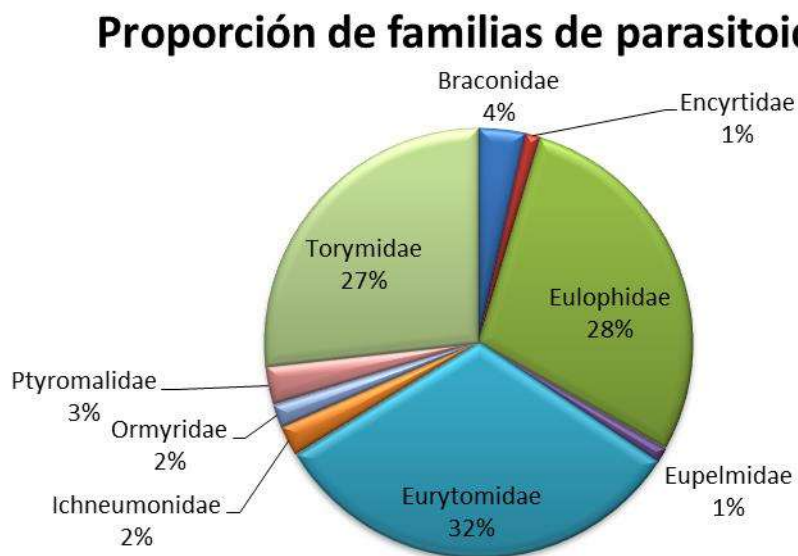


Figura 1.6. Proporción de familias del total de individuos de parasitoides que emergieron en el complejo *Q. affinis* - *Q. laurina*.

Tabla 1.2. Familia, género y número de especies de parasitoides emergidos a partir de 44 morfoagallas en el complejo *Q. affinis* x *Q. laurina*.

Familia	Género	Especies
Braconidae	<i>Glyptapanteles</i>	2
Encyrtidae	<i>Anicetus</i>	1
Eulophidae	<i>Aprostocetus</i>	3
Eulophidae	<i>Baryscapus</i>	6
Eulophidae	<i>Closterocerus</i>	3
Eulophidae	<i>Euderomphale</i>	1
Eupelmidae	<i>Eupelmus</i>	2
Eurytomidae	<i>Eurytoma</i>	5
Eurytomidae	<i>Pediobius</i>	1
Eurytomidae	<i>Sycophila</i>	1
Eurytomidae	<i>Alogymnus</i>	2
Ichneumonidae	<i>Diadegma</i>	1
Ichneumonidae	<i>Palmon</i>	1
Ormyridae	<i>Ormyrus</i>	2
Ptyromalidae	<i>Mesopolobus</i>	1
Ptyromalidae	<i>Ormoceras</i>	4
Torymidae	<i>Torymus</i>	2

Estructura y composición de parasitoides por población

Se encontró que 25 de las especies de parasitoides estuvieron presentes en únicamente una población (parasitoides únicos). La población de Zacatlán es el sitio con mayor número de especies de parasitoides únicos ocho y posteriormente Zoquitlán con seis (Fig. 1.7). Por su parte, el género *Torymus* estuvo presente en las seis poblaciones del complejo híbrido. Sin embargo la abundancia de parasitoides únicos entre poblaciones no difirió significativamente ($F = 0.02$; g. l. = 5; $P > 0.96$).

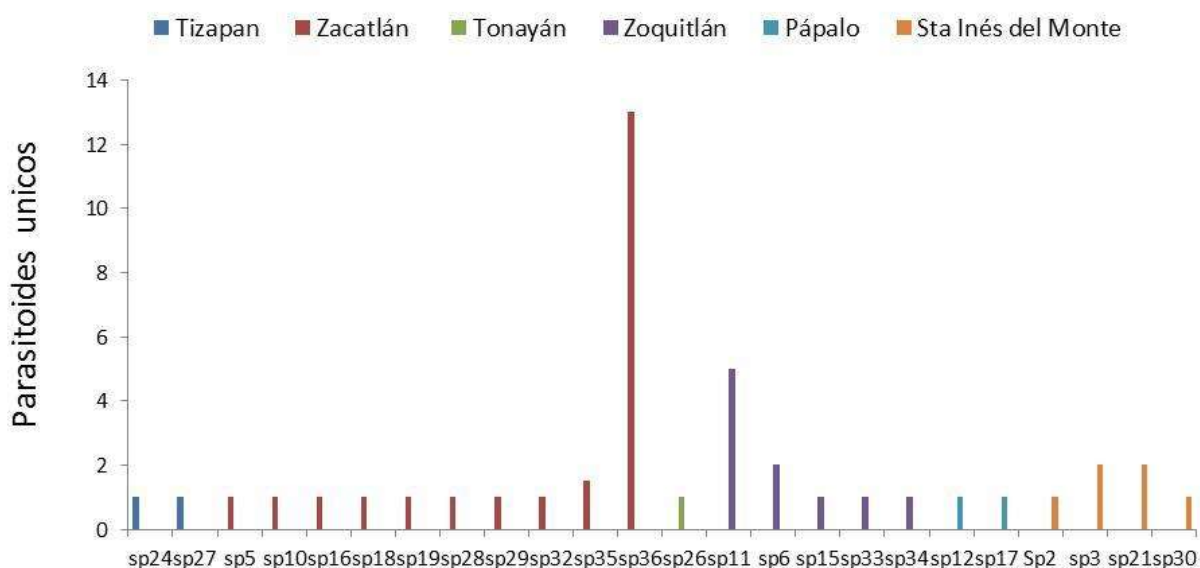


Figura 1.7. Abundancia de parasitoides únicos por población ($F = 0.02$; g. l. = 5; $P < 0.96$).

La proporción de parasitoides comunes (parasitoides que se encuentran en dos o más poblaciones) fue mayor en las poblaciones de Tonayán y Pápalo con un 75%. La mayor proporción de parasitoides únicos se encontró mayor en la población de Santa Inés del Monte con un 66.7 % (Fig. 1.8).

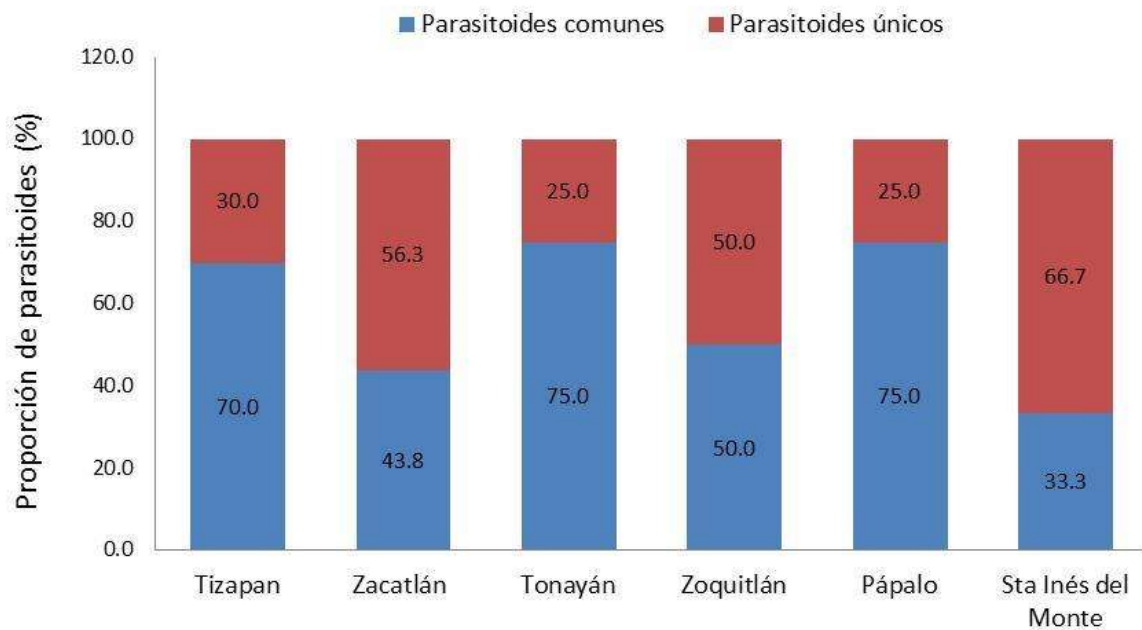


Figura 1.8. Proporción de parasitoides compartidos, comunes y únicos por poblaciones.

Abundancia de parasitoides por población

De acuerdo con el análisis de varianza no se encontraron diferencias en la abundancia promedio de parasitoides por individuo de *Quercus* entre poblaciones ($F = 1.06$; g. l. = 5; $P = 0.51$) (Fig. 1.9).

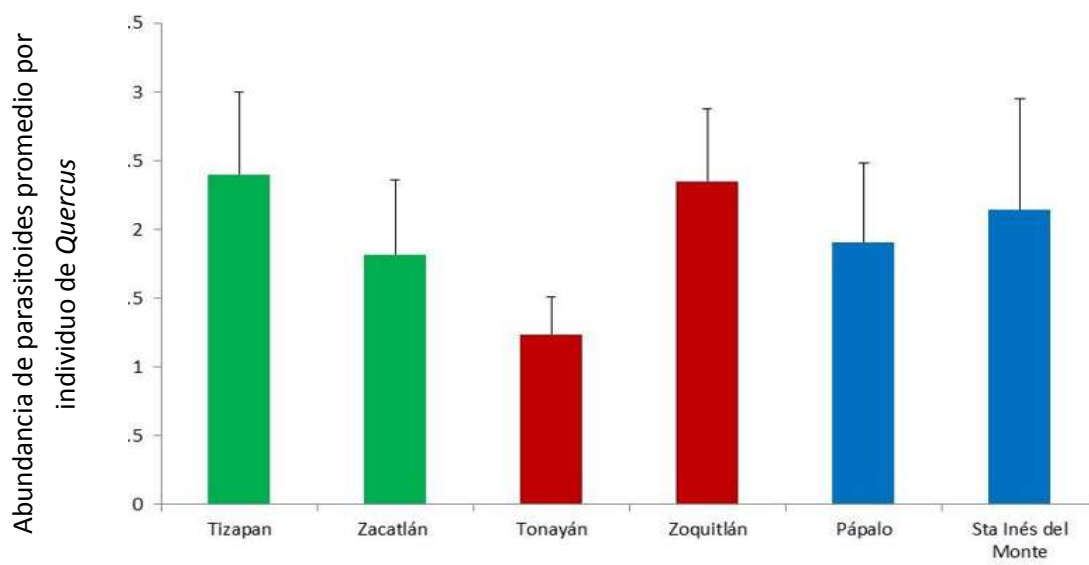


Figura 1.9. Abundancia promedio de parasitoides por individuo de *Quercus* entre poblaciones ($F = 1.06$; g. l. = 5; $P = 0.51$).

Riqueza de parasitoides por poblaciones

De acuerdo con el análisis de varianza para comparar la riqueza promedio de especies de parasitoides por individuo de *Quercus*, no se encontraron diferencias entre poblaciones ($F = 0.05$; g. l. = 5; $P = 0.99$) (Fig.1.10).

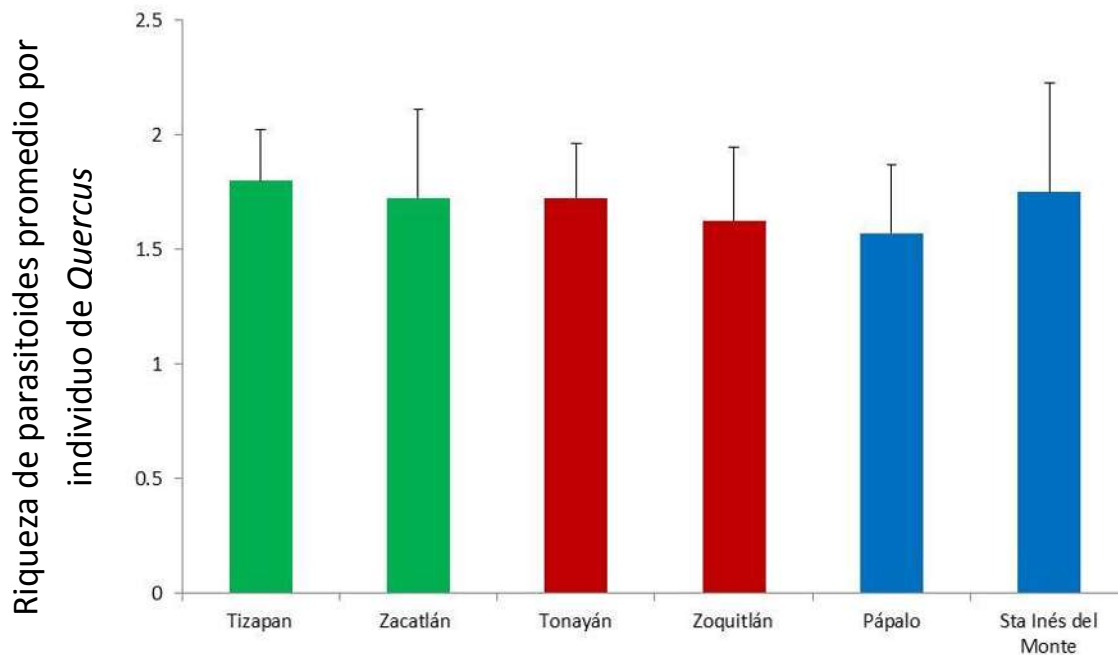


Figura 1.10. Riqueza de parasitoides por poblaciones ($F = 0.05$; g. l. = 5; $P = 0.99$)

Similitud de las comunidades de morfoagallas entre poblaciones

El análisis de coordenadas principales realizado con una matriz pareada del índice Bray-Curtis calculado para las comunidades de morfoagallas de los 90 individuos de las seis poblaciones muestreadas se muestra en la Fig. 1.11. Como puede observarse, en términos de composición y abundancia de morfoagallas las poblaciones de Tizapán y Zacatlán (*Q. affinis*) son muy similares entre sí. La población Tonayán es también afín a estas dos poblaciones, ya que su comunidad de morfoagallas representa un subconjunto de las dos anteriores. Por su parte, las poblaciones Zoquitlán, Pápalo y Santa Inés mostraron también similitud entre ellas.

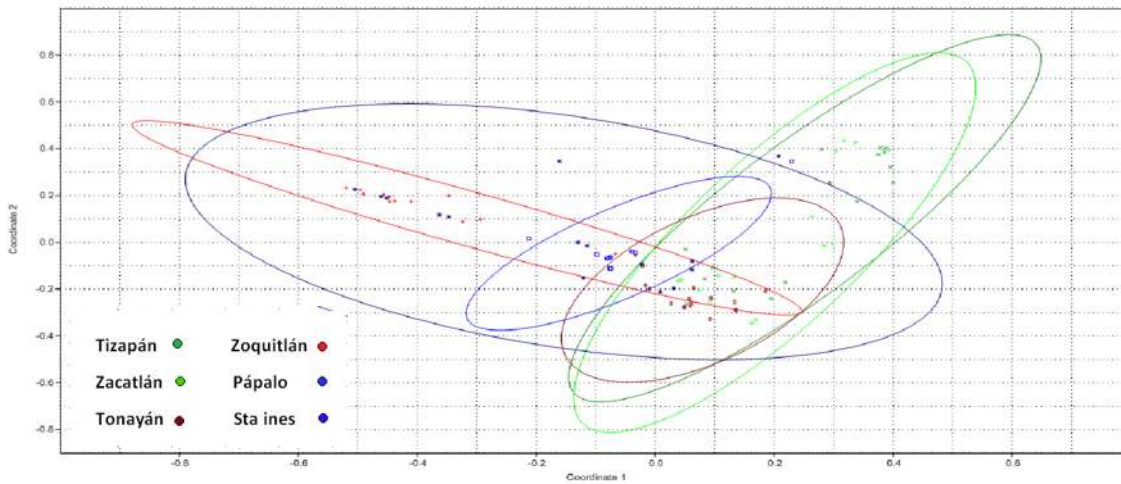


Figura 1.11. Análisis de coordenadas principales para una matriz pareada del coeficiente de Bray-Curtis de la comunidad de morfoagallas de 90 individuos de seis poblaciones del complejo *Q. affinis*-*Q. laurina*. Los puntos que están más cercanos indican las comunidades de morfoagallas que son más similares.

El análisis de coordenadas principales utilizando el coeficiente de Jaccard mostró un resultado parecido, al observarse mayor similitud en las comunidades de morfoagallas de Tizapán, Zacatlán y Tonayán por un lado, y Zoquitlán, Pápalo y Santa Inés por el otro (Fig. 1.12).

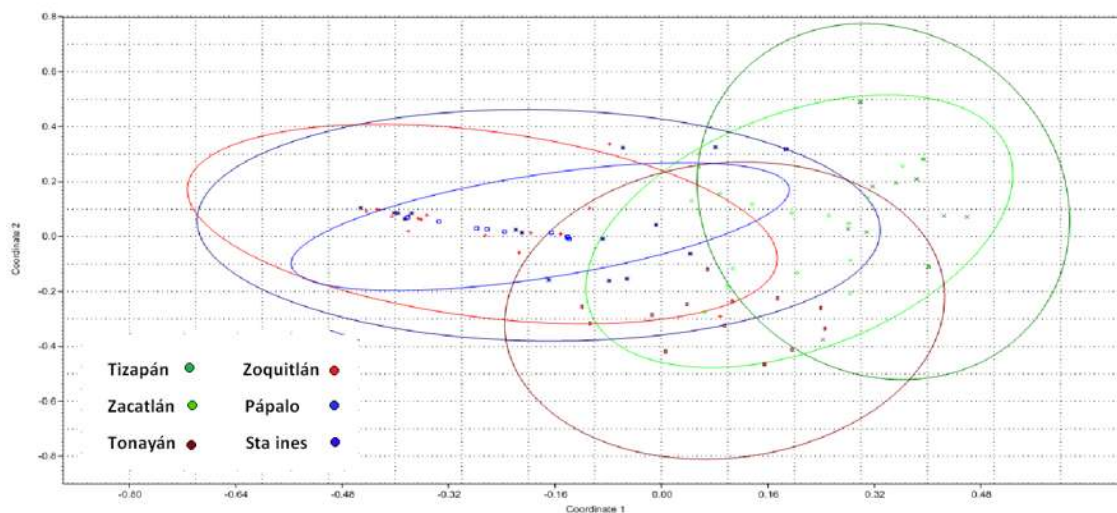


Figura 1.12. Análisis de coordenadas principales para una matriz pareada del coeficiente de Jaccard de la comunidad de morfoagallas de 90 individuos de seis poblaciones del complejo *Q. affinis-Q. laurina*. Los puntos que están más cercanos indican las comunidades de morfoagallas que son más similares.

El índice de Jaccard indica que hay mayor semejanza en diversidad de morfoagallas entre las poblaciones Tizapán y Zacatlán de las manzanas con un porcentaje del 29.4 %, Zoquitlán con Pápalo con 28.1 %. El índice de Bray Curtis confirma el resultado, donde las poblaciones Tizapán y Zoquitlán tienen la mayor similitud en términos de abundancias con 89.4 % de las comunidades de morfoagallas y la población de Tizapán y Santa Inés del Monte con un porcentaje de similitud del 61.5% (Tabla 1.3).

Tabla 1.3. Índice de Jaccard y Bray Curtis para seis poblaciones en el complejo *Q. affinis*- *Q. laurina*

Poblaciones		Jaccard	Bray-Curtis
Tizapán	Zacatlán	0.294	0.894
Tizapán	Tonayán	0.286	0.084
Tizapán	Zoquitlán	0.238	0.071
Tizapán	Pápalo	0.125	0.503
Tizapán	Santa Inés	0.067	0.615
Zacatlán	Tonayán	0.4	0.17
Zacatlán	Zoquitlán	0.333	0.088
Zacatlán	Pápalo	0.194	0.493
Zacatlán	Santa Inés	0.182	0.604
Tonayán	Zoquitlán	0.28	0.102
Tonayán	Pápalo	0.179	0.08
Tonayán	Santa Inés	0.1	0.056
Zoquitlán	Pápalo	0.281	0.314
Zoquitlán	Santa Inés	0.154	0.009
Pápalo	Santa Inés	0.192	0.61

Resultados según la asignación genética de los individuos

Análisis de coordenadas principales (ACP)

El análisis de coordenadas principales realizado a partir de las distancias genéticas entre los 90 individuos analizados se muestra en la Fig. 1.13. Se puede observar una clara separación entre los individuos de Tizapán y Zacatlán (en símbolos verdes), los cuales ocuparon en su mayoría el lado derecho del diagrama, y los individuos de Pápalo y Santa Inés del Monte (en símbolos azules), que se distribuyeron principalmente en el lado izquierdo del diagrama. Por su parte, los individuos de las poblaciones geográficamente intermedias (Tonayán y Zoquitlán) se distribuyeron a lo largo de prácticamente todo el diagrama. Dado que la primera coordenada principal explica la mayor parte de la variación genética (38%), para realizar la asignación genética de los individuos se utilizó el puntaje (score) de cada uno de estos a lo largo del eje. Con este propósito, el intervalo de variación a lo largo de la primera coordenada principal se dividió arbitrariamente en tres porciones iguales (Fig. 1.13). Aquellos individuos que tuvieron scores individuales entre -0.576 y -0.238 fueron asignados al grupo genético “*Q. laurina*”, los que tuvieron scores individuales entre -0.237 y 0.101 se asignaron al grupo genético “intermedio” y los que tuvieron scores individuales entre 0.100 y 0.463 fueron asignados al grupo genético “*Q. affinis*”. Estos tres grupos se tomaron como base para las comparaciones que se describen a continuación. Cabe destacar que la distribución de los tres grupos genéticos en las seis poblaciones estudiadas indicó una alta frecuencia de mezcla genética en el complejo, ya que no se observó que en alguna de las poblaciones se encontrara solamente un grupo genético y la mayor proporción de individuos correspondió al grupo intermedio (Tabla 1.4).

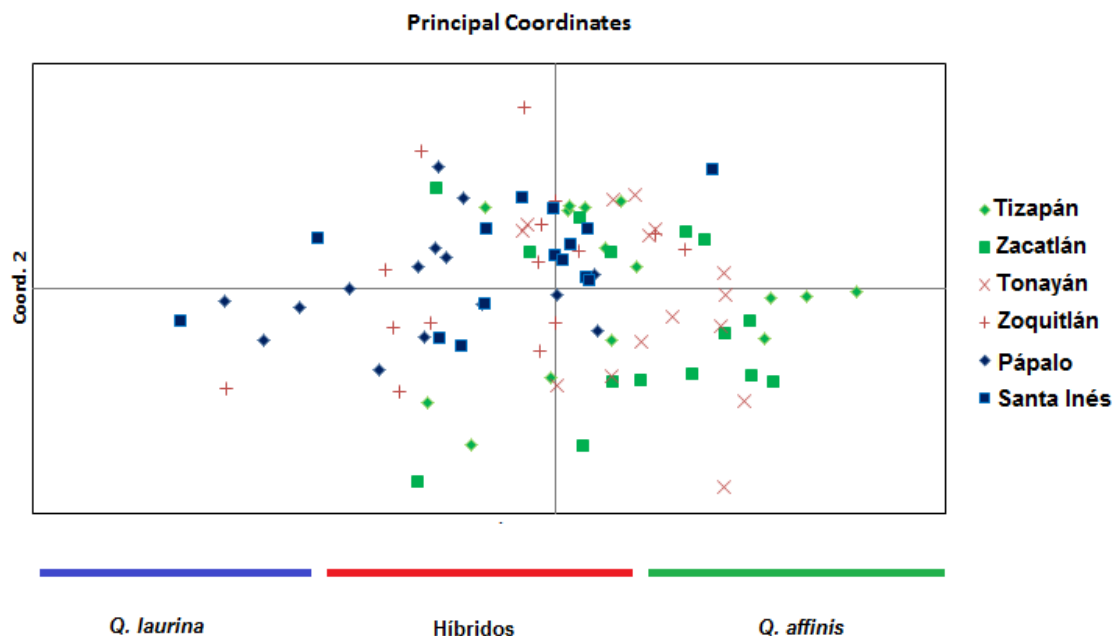


Figura 1.13. Gráfico de análisis de coordenadas principales de las distancias genéticas entre 90 individuos del complejo *Q. affinis*-*Q. laurina*.

Tabla 1.4. Frecuencia de individuos asignados a cada uno de los tres grupos genéticos en las seis poblaciones bajo estudio.

Poblaciones	<i>Q. affinis</i>	Híbridos	<i>Q. laurina</i>
Tizapán	5	10	0
Zacatlán	8	7	0
Tonayán	10	5	0
Zoquitlán	2	9	4
Pápalo	0	10	5
Santa Inés del monte	1	10	4

Diversidad y estructura de la comunidad de morfoagallas en los tres grupos genéticos

De las 44 morfoagallas registradas en el complejo híbrido, ocho morfoagallas estuvieron presentes en los tres grupos de plantas (*Q. affinis*, híbridos y *Q. laurina*) ($F = 0.49$; g. l. = 2; $P = 0.614$), se encontraron 15 morfoagallas únicas, su abundancia fue significativamente diferente entre poblaciones ($F = 0.055$; g. l. = 2; $P = 0.58$). Los híbridos mostraron el mayor número de agallas únicas con (nueve), lo cual representa el 60 % de las morfoagallas únicas. (Fig.1.14).

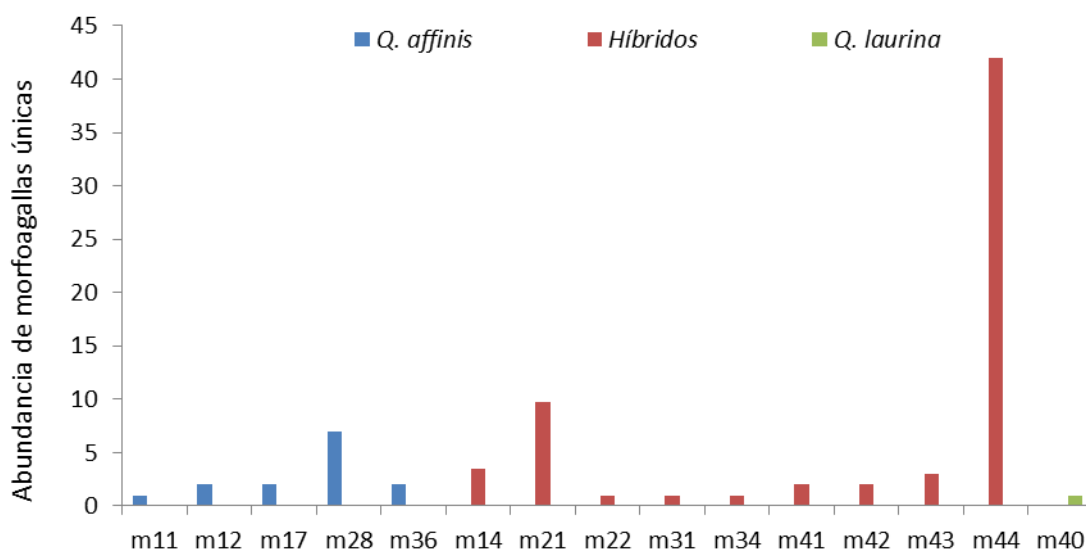


Figura 1.14. Abundancia de morfoagallas únicas por genotipo ($F = 0.05$; g. l. = 2; $P = 0.58$).

La proporción de morfoagallas comunes fue mayor en *Q. affinis* con 76.19 %. La proporción de agallas únicas fue mayor en los híbridos con 24.32 %. Observamos un patrón en donde los híbridos albergan un mayor número de especies únicas en comparación de sus especies progenitoras (Fig. 1.15).

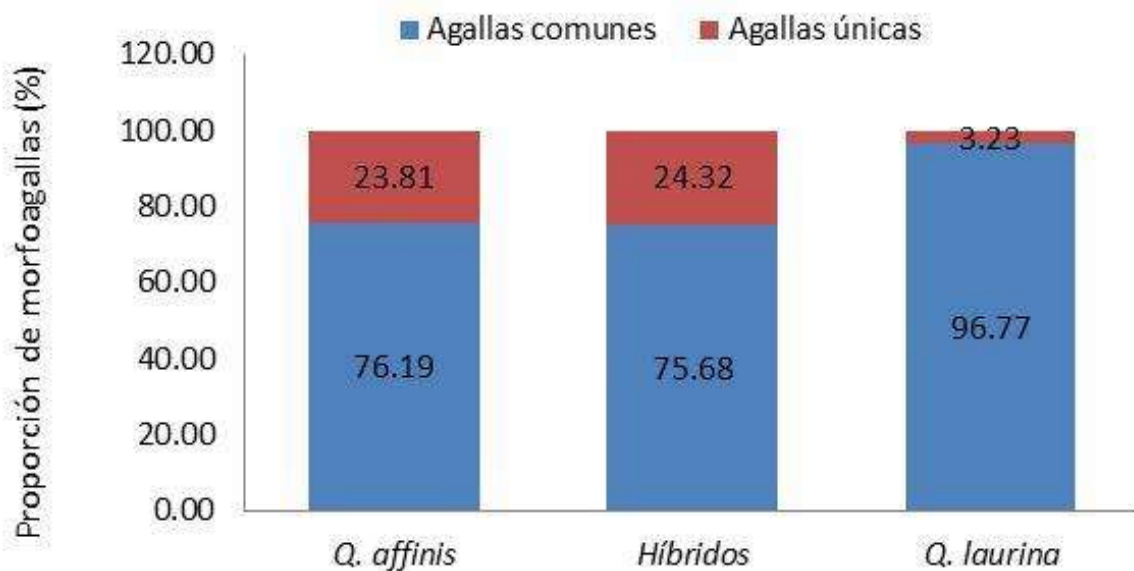


Figura 1.15. Porcentaje de morfoagallas compartidas, comunes y únicas por genotipo.

Abundancia

Se realizó un análisis de varianza para la comparación de la abundancia promedio de morfoagallas por genotipo inducidas en hoja siendo mayor en *Q. affinis*, mientras que las morfoagallas inducidas en rama fueron más abundantes en *Q. laurina* ($F = 8.34$; g. l. = 1; $P = 0.0042$) (Fig. 1.16). Se observa que el genotipo de los encinos afecta la abundancia de insectos inductores de agallas.

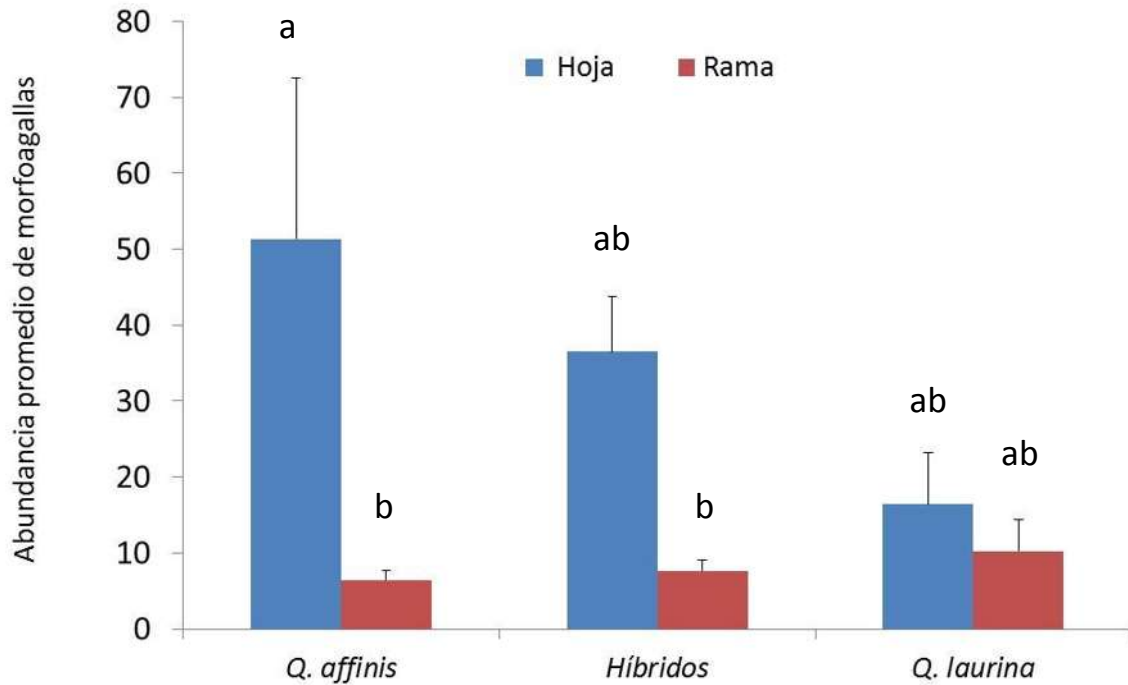


Figura 1.16. Resultados que determinan los efectos del genotipo *Q. affinis*, los híbridos y *Q. laurina*. En la abundancia promedio de morfoagallas. por genotipo $F = 0.7830$; g.l. = 2; $P > 0.458$, tipo de inducción de morfoagalla. $F = 8.349$; g.l.2 $P > 0.0042$, genotipo por tipo de morfoagalla $F = 1.194$; g.l. = 2; $P > 0.3043$ (ANOVA: $F = 8.34$; g. l. = 1; $P = 0.0042$ letras diferentes indican las medias significativamente distintas acorde Tukey-Kramer $P < 0.05$).

Riqueza

De acuerdo con el ANOVA para la comparación de la riqueza promedio de morfoagallas por genotipo en hoja y rama no se encontraron diferencias significativas entre genotipos ($F = 0.905$; g. l. = 2; $P = 0.47$) (Fig. 1.17).

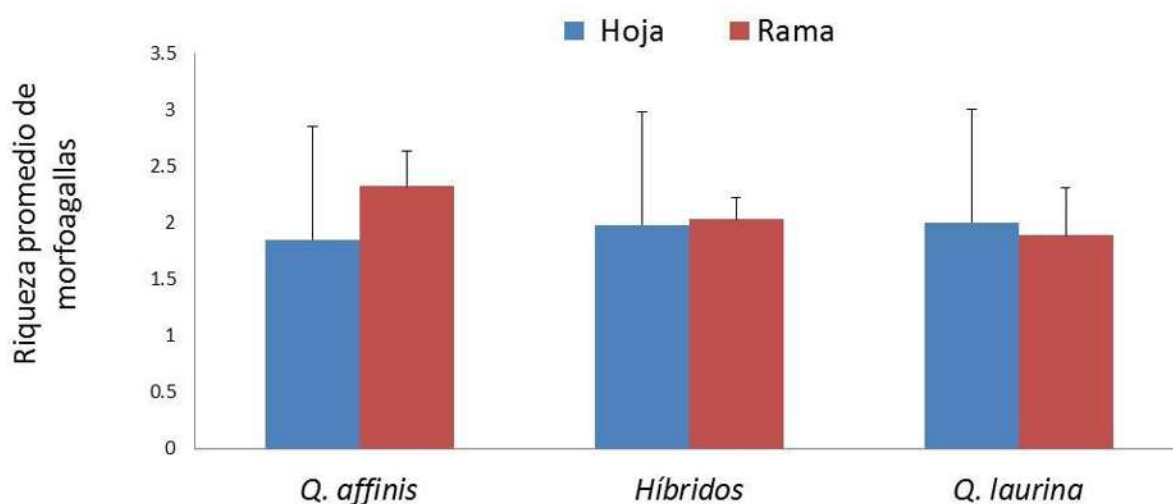


Figura 1.17. Riqueza promedio e morfoagallas de *Q. affinis*, los híbridos y *Q. laurina* por genotipo ($(F = 0.905$; g. l. = 2; $P = 0.47$)).

Correlaciones de la abundancia de morfoagallas individuales con el genotipo

Se realizaron correlaciones no paramétricas de Spearman entre la abundancia por hospedero individual de cada una de las 44 morfoagallas encontradas en el complejo híbrido y el genotipo de cada árbol, definido mediante el puntaje (score) obtenido en el primer eje del PCoA (ver arriba). Se encontró que la abundancia de ocho morfoagallas estuvo significativamente correlacionada con el score genético (Figura 1.18). Estas ocho morfoagallas son las más abundantes pues representan en conjunto el 83% (5,252) de las 6,309 agallas contabilizadas en total en el complejo.

Se observa que el genotipo de los encinos determina la abundancia de morfoagallas particulares. Por ejemplo, la abundancia de las morfoagallas m3, m4 y m20 es mayor en los individuos asignados a *Q. affinis* y en los híbridos, mientras que las morfoagallas m24, m26 y m33 son más abundantes en *Q. laurina* y los híbridos. Finalmente, las morfoagallas m2 y m13 son más abundantes en los individuos híbridos (Fig. 1.18).

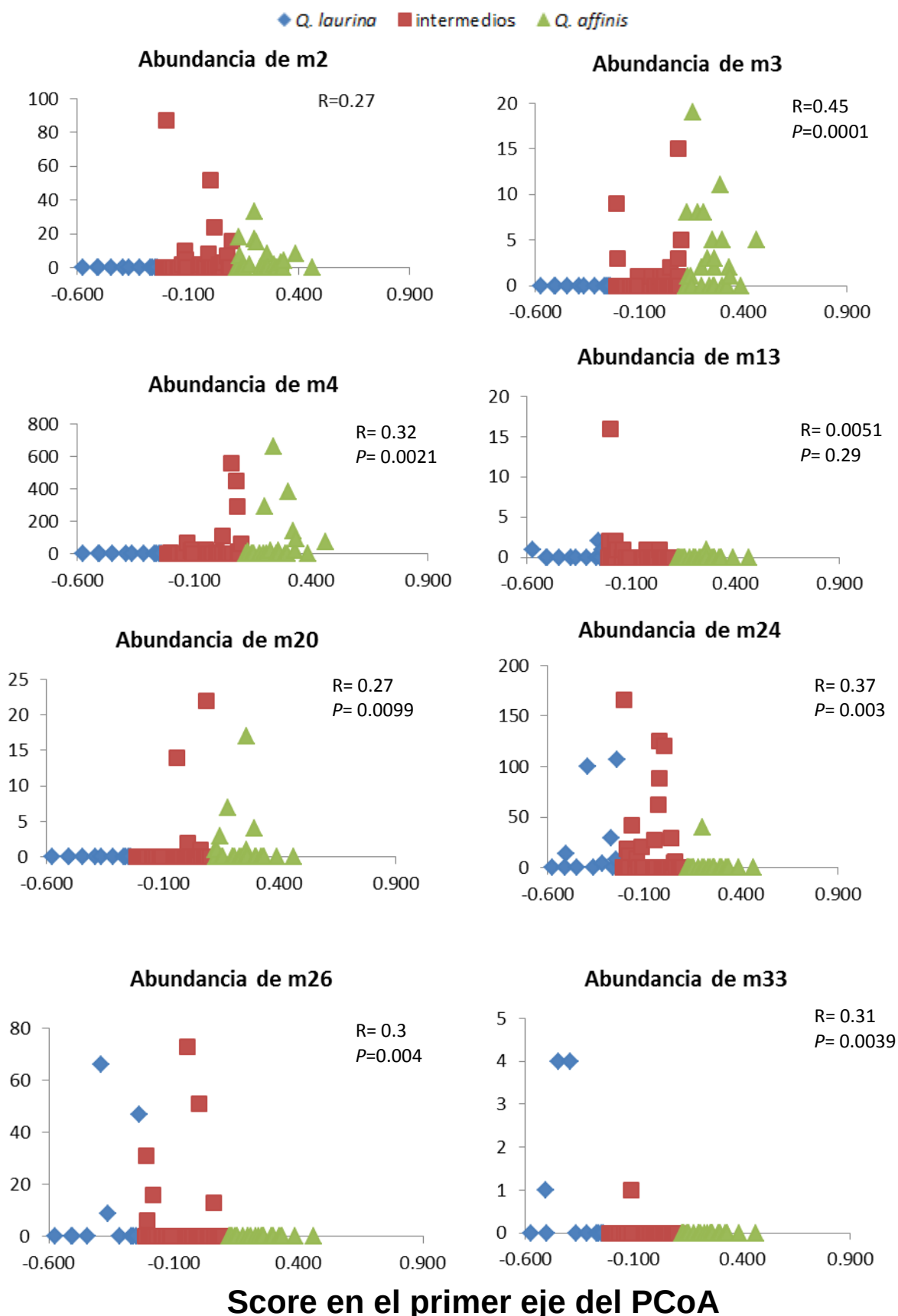


Figura 1.18. Correlaciones de Spearman por genotipo y abundancia de morfoagallas.

Similitud de las comunidades de morfoagallas entre genotipos

El índice de Bray - Curtis indica la similitud entre las comunidades midiendo la diferencia entre la composición y abundancia de morfoagallas. Se encontró que las comunidades de morfoagallas presentes en *Q. affinis* y los híbridos tienen un valor de similitud del 73.3 %, mientras que la similitud de las comunidades entre *Q. laurina* y los híbridos es del 25.1 %. Finalmente, la similitud de las comunidades de *Q. affinis* y *Q. laurina* es del 5 % (Fig. 1.19).

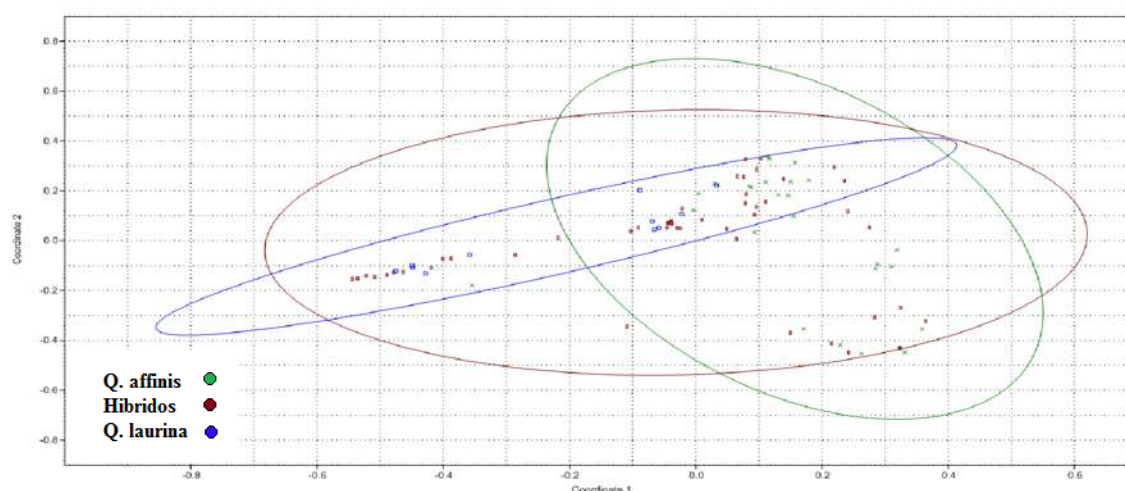


Figura 1.19. Análisis de coordenadas principales para una matriz pareada del coeficiente de Bray-Curtis de la comunidad de morfoagallas de 90 individuos de encino asignados a tres grupos genéticos (*Q. affinis*, *Q. laurina* e híbridos). Los puntos que están más cercanos indican las comunidades de morfoagallas que son más similares.

Por su parte, el índice de Jaccard indicó que hay mayor semejanza en la composición de morfoagallas entre los híbridos y *Q. laurina* con un porcentaje del 48.7 %, mientras que *Q.affinis* tuvo una similitud de 44.2 % con los híbridos y *Q. affinis* y *Q. laurina* mostraron un 27.8 % de semejanza en la composición de morfoagallas (Fig. 1.20).

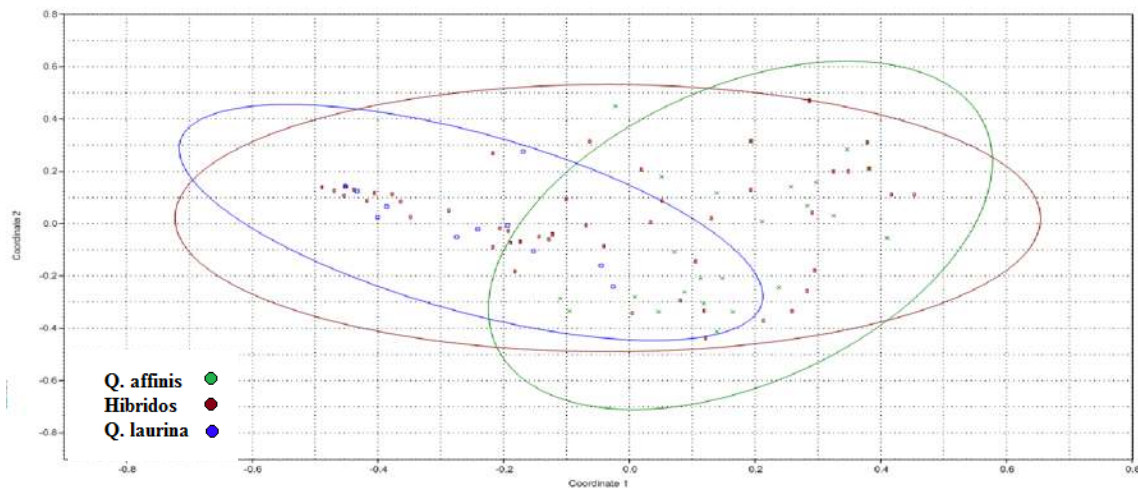


Figura 1.20. Análisis de coordenadas principales para una matriz pareada del coeficiente de Jaccard de la comunidad de morfoagallas de 90 individuos de encino asignados a tres grupos genéticos (*Q. affinis*, *Q. laurina* e híbridos). Los puntos que están más cercanos indican las comunidades de morfoagallas que son más similares.

Diversidad y estructura de la comunidad de parasitoides en los tres grupos genéticos

Se observó un mayor número de especies de parasitoides en los individuos asignados como híbridos, con 27 especies (Tabla 1.3). Se encontró que tres especies de parasitoides son comunes en los tres grupos de plantas asignadas de acuerdo a su genotipo y 26 especies de parasitoides son únicas a un genotipo. Los híbridos tuvieron el mayor número de especies de parasitoides únicos, con 17 especies.

Tabla 1.5. Número de morfoagallas foliares, de rama, y de especies de parasitoides en los tres grupos genéticos de hospederos.

Grupo genético	Morfoagallas foliares	Morfoagallas de ramas	Parasitoides
<i>Q. affinis</i>	9	15	14
Híbridos	19	18	27
<i>Q. laurina</i>	10	10	10

La proporción de especies de parasitoides comunes fue mayor en *Q. affinis* y *Q. laurina* con 66.67%. la proporción de parasitoides únicos fue mayor en los híbridos con 56.67 % (Fig. 1.21).

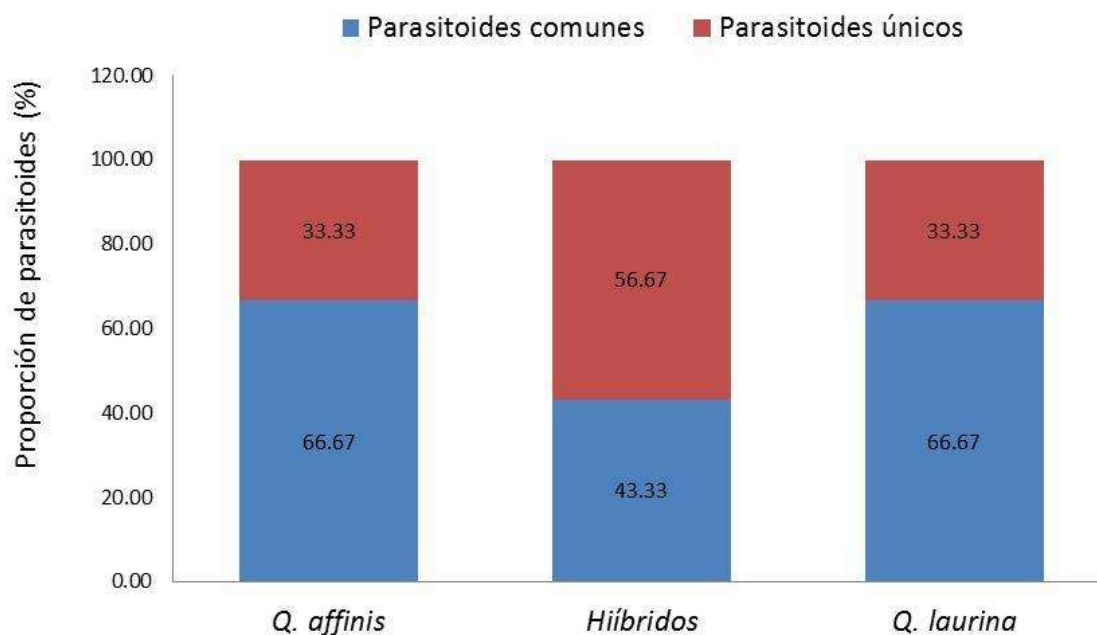


Figura 1.21. Proporción de parasitoides compartidos, comunes y únicos por genotipo.

Abundancia de parasitoides por genotipo

Se realizó un análisis de varianza para comparar la abundancia promedio de parasitoides entre los tres grupos genéticos de *Quercus* y no se encontraron diferencias significativas ($F = 1.41$; g. l.= 2; $P = 0.248$) (Fig. 1.22).

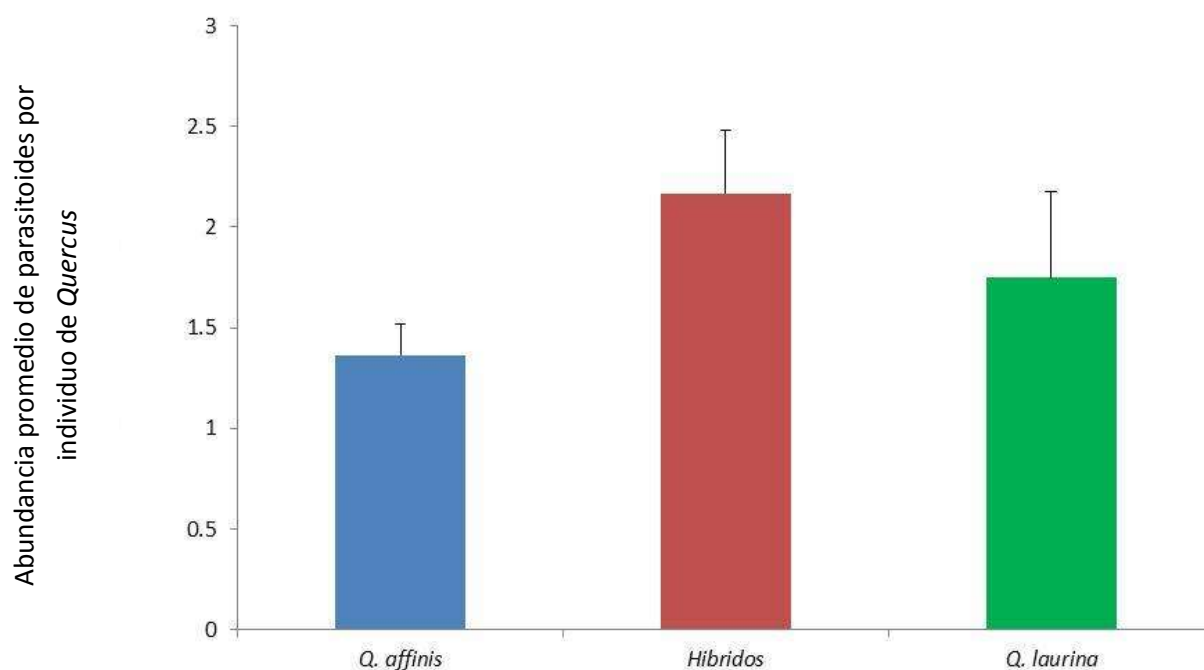


Figura 1.22. Comparación de la abundancia de parasitoides entre individuos asignados de acuerdo a su genotipo como *Q. affinis*, híbridos y *Q. laurina* (ANOVA: $F = 1.41$; g. l.=2; $P = 0.248$).

Riqueza de parasitoides por genotipo

Se realizó un análisis de varianza para comparar la riqueza promedio de especies de parasitoides entre los tres grupos genéticos de *Quercus* y no se encontraron diferencias significativas ($F = 1.3981$; g. l. = 2; $P = 0.258$) (Fig. 1.23).

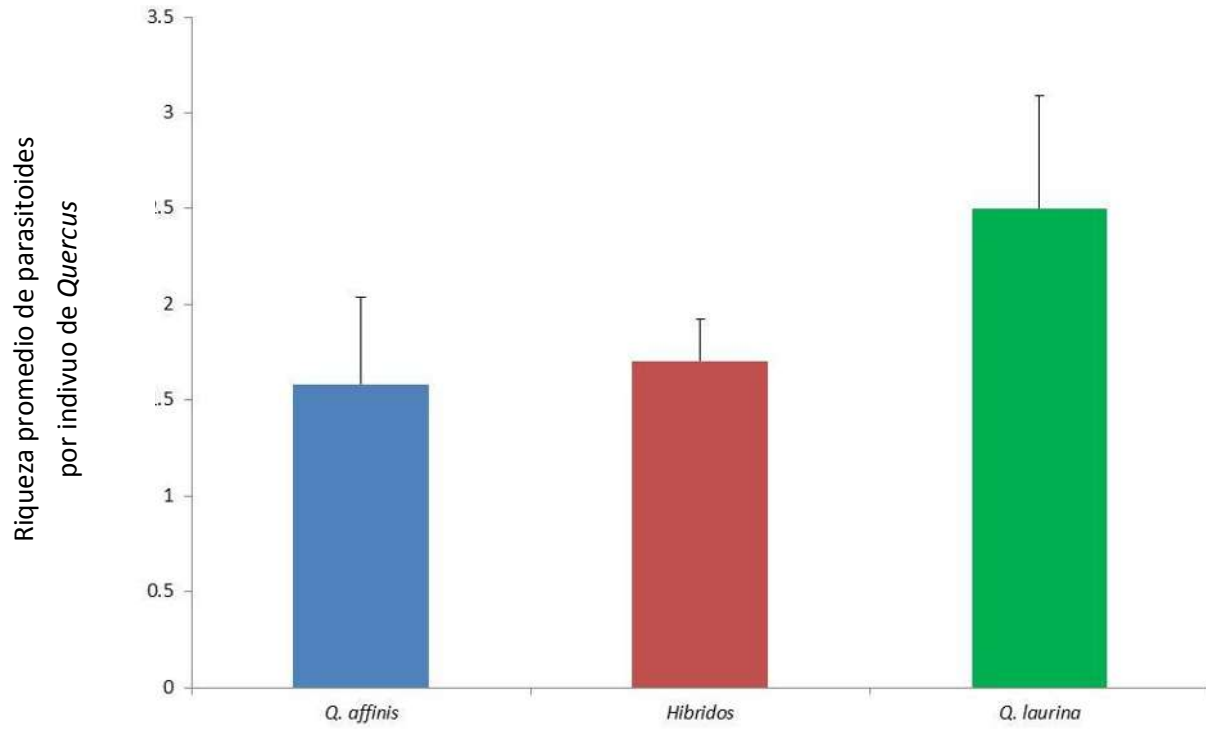


Figura 1.23. Comparación de la riqueza promedio de especies de parasitoides entre individuos asignados de acuerdo a su genotipo como *Q. affinis*, híbridos y *Q. laurina* (ANOVA: $F = 1.39$; g. l.= 2; $P = 0.25$).

DISCUSIÓN

Nuestro estudio revela que la hibridación entre *Q.affinis* y *Q. laurina* afecta a las comunidades de insectos inductores de agallas. Se encontró que la abundancia de ocho morfoagallas que representan el 83 % del total de agallas contabilizadas está correlacionada con el genotipo de los *Quercus*. En estudios experimentales previos realizados en árboles del género *Populus* se ha demostrado que la producción de sustancias químicas de defensa como son los taninos condensados tiene una base genética que determina la expresión de distintos fenotipos químicos en los árboles, y que estas diferencias influyen en la resistencia a los herbívoros, determinando que los distintos árboles interactúen con gremios diferentes de artrópodos, variando en función del fenotipo químico (Bayle *et al.*, 2006, Whitham *et al.*, 2006; Schweitzer *et al.*, 2008). En nuestro estudio, los encinos poseen diferentes genotipos que pueden predecir la abundancia de los insectos inductores de agallas. Se observó que hay una mayor similitud en la composición y abundancia de las comunidades de morfoagallas entre *Quercus affinis* y los híbridos. Por otra parte, no hay similitud en la comunidad de morfoagallas entre *Q. affinis* y *Q. laurina*. Estos resultados sugieren que existen genotipos susceptibles a insectos inductores de agallas específicos que afectan la estructura de la comunidad de insectos inductores de agallas. Varios estudios han documentado que existe una correlación positiva en la evolución de la especificidad de la planta huésped, la amplitud de la dieta y la especiación simpátrica (por ejemplo, Bush 1975; Futuyma y Meyer 1980; Mitter *et al.* 1991; Joshi y Thompson 1995; Thompson 1996). Esto es así porque las presiones de selección en una población pueden finalmente convertirse en presiones selectivas sobre la comunidad que depende de ella, por ejemplo si se considera la variación genética de una especie dominante, la cual puede determinar el ambiente biótico para el resto de la comunidad (Bangert y Whitham 2007). En las plantas se han desarrollado mecanismos de defensas, esto genera el equilibrio en las interacciones planta-herbívoro. Los herbívoros han tenido adaptaciones fisiológicas y etológicas que han permitido reducir, el efecto perjudicial de las defensas de las plantas, principalmente de los compuestos químicos (Ramos *et al.*, 1998). Se ha documentado que la genética de las plantas hospederas regula las poblaciones de herbívoros (Larson & Whitham. 1991, Bangert y Whitham, 2007), estos efectos pueden conducir a la adaptación de los herbívoros y el genotipo de los árboles y ocurrir especiación (Evans *et al.*, 2008).

En nuestro estudio se observó que los encinos híbridos tuvieron asociación con la mayor parte (60 %) de las especies únicas de insectos inductores de agallas. Un patrón similar se observó para los parasitoides en el cual el 65% de las especies únicas de parasitoides estuvieron asociados con individuos híbridos. Por lo tanto, nuestro estudio aporta evidencia de que los individuos híbridos determinan un aumento en la complejidad de las comunidades de insectos inductores de agallas y sus parasitoides. La estructura genética de los individuos, puede tener una importante influencia en la comunidad de herbívoros y parasitoides en donde se observa que los híbridos al tener características de las dos especies progenitoras, está siendo un factor responsable de albergar mayor número de especies de herbívoros y parasitoides.

En cuanto a la abundancia de morfoagallas entre las seis poblaciones estudiadas, se observó una mayor abundancia de morfoagallas inducidas en hoja en las poblaciones que se encuentran en el centro del gradiente geográfico y una mayor abundancia de agallas inducidas en hoja en las poblaciones que se encuentran en los extremos del gradiente geográfico.

La mayor diversidad de morfoagallas inducidas en rama se observó en las poblaciones del centro del gradiente de distribución siendo menor en las poblaciones de las especies progenitoras que constituyen los extremos geográficos del gradiente de distribución. En la comunidad asociada con *Oenothera biennis* se encontró que los efectos del genotipo sobre la riqueza de artrópodos su importancia era menor que el medio ambiente. Sugiriendo que la comunidad de artrópodos responde más al medio ambiente que al genotipo del individuo (Johnson y Agrowal 2005).

No se encontraron diferencias en la diversidad ni en la abundancia de parasitoides en el gradiente geográfico ni de acuerdo al genotipo de los árboles hospederos, pero se observó un incremento en el número de IIA y sus parasitoides en los individuos con genotipo híbrido, en donde se observa que un mayor número de especies de IIA determinó el aumento de especies diferentes de parasitoides. En numerosas investigaciones se han planteado hipótesis relativas de la manera en la que se estructuran las comunidades de parasitoides en relación con sus hospederos inductores de agallas (Godfray, 1994; Quicke, 1997; Hawkins & Sheehan, 1994). Por ejemplo, Tscharntke (1992) propuso que la riqueza y coexistencia de especies de parasitoides en una comunidad está determinada por la heterogeneidad de la distribución de recursos a lo largo de la comunidad y por la diferente respuesta de cada especie, lo cual

conduce a una explotación restringida y específica de un grupo de hospederos dentro de la comunidad por parte de cada especie parasitoide. En tal caso, la abundancia del hospedero afecta a la diversidad de parasitoides dentro de la comunidad. Sin embargo, esta hipótesis no ha sido corroborada por otros estudios en distintas comunidades de comunidades de cecidógenos con grandes abundancias en determinados periodos del año, pero que si posean en cambio escaso número de especies de parasitoides asociados (Tscharmtke, 1992, Force, 1974, 1985; Hawkins & Goeden, 1984, Stiling & Rossi, 1994).

Por su parte, Ehler (1992) propuso que la estructura de la comunidad de parasitoides no depende exclusivamente de la densidad de hospederos, sino además del número de especies de parasitoides presentes, en donde no todos los parasitoides de una comunidad responderían a variaciones en la densidad de hospederos de igual forma, y por tanto, las tasas de parasitismo rara vez se corresponderían con fluctuaciones poblacionales reales. También predijo que cuanto mayor número de especies de parasitoides presentes en una fracción de la población de inductores de agallas, el parasitismo seria mayor. Dicho fenómeno ha sido ampliamente contrastado en diferentes comunidades de dípteros inductores de agallas (Force, 1974; Cameron & Redfern, 1978), si bien en otras no ha podido ser corroborado (Force 1974; Weis, 1983). Pero ningún estudio ha probado esta hipótesis en comunidades de cinípidos inductores de agallas.

CONCLUSIONES

1. El proceso de hibridación en el complejo *Quercus affinis*-*Q. laurina* ha generado una gran variación genotípica de forma tal que incluso poblaciones aparentemente puras muestran la presencia de algunos individuos con herencia mezclada.
2. Se observó mayor número de especies de IIA en las plantas con genotipo híbrido. Los individuos híbridos están representando nuevos nichos para la colonización de IIA en el complejo híbrido *Q. affinis* – *Q. laurina*.
3. La variación y estructura genética del complejo *Q. affinis*-*Q. laurina* tiene efectos significativos sobre la estructura de la comunidad de insectos inductores de agallas y en menor medida sobre la comunidad de insectos parasitoides de los IIA.

V111. CAPITULO 2. REDES TRÓFICAS DE INSECTOS INDUCTORES DE AGALLAS Y SUS PARASITOIDES EN EL COMPLEJO HÍBRIDO *Quercus affinis* x *Quercus laurina*

RESUMEN

Las redes tróficas son modelos que se aplican para el estudio de las comunidades en diferentes ecosistemas, donde los ecólogos concentran su atención en las conexiones tróficas entre especies y flujo de energía. Los insectos inductores de agallas (IIA) son herbívoros especialistas que inducen tumores en sus plantas hospederas. En este estudio se analizaron las redes tróficas de los IIA asociados a encinos del complejo *Quercus affinis*-*Q. laurina* y sus parasitoides. Este complejo se localiza en Oaxaca, Puebla y Veracruz. Se colectaron ramas de los estratos superior, intermedio e inferior del dosel arbóreo de 15 individuos en cada una de seis poblaciones que representan a ambas especies y a los híbridos a lo largo de un gradiente geográfico. Todas las agallas inducidas se clasificaron como morfoagallas y posteriormente se aguardó la emergencia de los insectos adultos (inductores de agallas y parasitoides). Se evaluó la estructura y composición de las redes tróficas de los IIA y sus parasitoides en cada una de las seis poblaciones en el gradiente geográfico. Posteriormente se utilizó la asignación genética de los encinos individuales en tres categorías (*Q. affinis*, *Q. laurina* e híbridos) como base para evaluar como la hibridación entre *Quercus affinis* y *Quercus laurina* afecta la estructura y composición de las redes. Se encontró que las redes tróficas de las poblaciones de los extremos geográficos del gradiente de distribución están formadas por menor número de especies de insectos inductores de agallas, en comparación con las poblaciones que se encuentran en el centro del gradiente geográfico que presentan mayor número de especies de insectos inductores de agallas. No se encontraron diferencias en la riqueza ni abundancia de parasitoides por población. Se encontró que los híbridos son intermedios en la abundancia de morfoagallas de *Q. affinis* y *Q. laurina*, no se encontraron diferencias en la riqueza de morfoagallas. En las redes tróficas realizadas de acuerdo a la asignación genética de los individuos se encontró que la red trófica de los híbridos está constituida por mayor número de especies diferentes de IIA y parasitoides, de igual forma por mayor número de morfoagallas únicas representando el 60 % y de parasitoides únicos con 56.6 %, siendo las redes (morfoagallas y parasitoides) más especialistas y complejas de los tres grupos de plantas

estudiados. Los encinos híbridos tienen un rol fundamental en la comunidad de insectos inductores de agallas y parasitoides del complejo. Los resultados indican que la estructura genética del complejo híbrido afecta diferencialmente la estructura y composición de IIA y parasitoides en el complejo híbrido *Q. affinis*- *Q. laurina*.

INTRODUCCIÓN

Las interacciones entre los organismos constituyen la base para el funcionamiento de los ecosistemas, sustentando la biodiversidad y el funcionamiento de las comunidades naturales, teniendo un papel central en la evolución de la diversidad de las especies. Las plantas y los insectos mantienen relaciones tróficas que incluyen diferentes niveles tróficos hasta formar complejas redes tróficas. Las redes tróficas son modelos que estudian a los organismos como parte de una comunidad, en donde los ecólogos concentran su atención en las conexiones tróficas entre las especies y en el flujo de energía, indicando la magnitud de las interacciones entre productores y consumidores para entender como es el ordenamiento de los organismos dentro de los sistemas ecológicos, con base en la "teoría de las redes tróficas" que son modelos que explican tendencias generales de la topología y funcionamiento de las redes (Winemiller y Polis, 1996; Lawler y Morin 1993). En estas interacciones también pueden intervenir factores como los diseños estructurales de los organismos, y/o la variación espacio-temporal del ambiente (Tavares-Cromar y Williams 1996).

Existen diferentes tipos de redes tróficas (i. e. unipartitas, bipartitas, redes dirigidas y no dirigidas, cualitativas y cuantitativas). Las redes tróficas cuantitativas ofrecen una descripción clara de la estructura de la comunidad incluyendo datos de todos los vínculos entre los niveles tróficos y asociaciones expresadas en términos de densidad, abundancia y riqueza (Memmot *et al.*, 1994). Las redes de interacción planta-animal son redes bipartitas o bimodales que consisten en dos conjuntos distintos de nodos (un nivel trófico inferior y un nivel trófico superior). Estas redes bipartitas muestran las conexiones entre nodos de grupos distintos (Borgatti y Everett, 1997; Newman *et al.*, 2006). Por lo tanto, resultan ideales para el estudio de gremios de insectos herbívoros y parasitoides (van Veen *et al.*, 2006).

Las avispas inductoras de agallas son herbívoros especialistas pertenecientes a la familia Cynipidae que inducen tumores en sus plantas hospederas denominadas agallas. Estas estructuras son por lo general conspicuas y duraderas, lo que facilita el estudio de las interacciones entre las especies de plantas hospederas, los insectos inductores de agallas, y sus parasitoides (Meyer, 1998). Otra ventaja es que las formas de las agallas son específicas para cada especie de avispa inductora. Por otra parte, la entomofauna asociada a las agallas de cinípidos es compleja y diversa, estando integrada fundamentalmente por tres niveles tróficos: inquilinos, parasitoides y sucesores, con gran cantidad de especies interrelacionadas entre sí; muchas veces en complicadas redes tróficas (Csóka et al., 2005; Price & Clancy, 1986; Redfern & Askew, 1992; Shorthouse, 1973; Wiebes - Rijks & Shorthouse, 1992).

El entendimiento de la estructura de las redes tróficas es de gran importancia por que provee información de cómo las comunidades o ecosistemas responden a perturbaciones, cambios ambientales y otros efectos (Berlow, 1999). Sin embargo, se desconoce cómo la hibridación en plantas afecta la composición y estructura de las redes tróficas. Este estudio evalúa como las diferencias genéticas entre dos especies de encinos rojos mexicanos (familia Fagaceae) *Quercus affinis* y *Q. laurina*, y los híbridos entre ambas especies, afectan la estructura de las redes tróficas de insectos inductores de agallas y sus parasitoides. Se espera que la estructura genética del complejo afecte diferencialmente la estructura de la red trófica de la comunidad de insectos inductores de agallas y sus parasitoides. De tal modo, que las plantas híbridas presenten redes tróficas más complejas que sus plantas progenitoras.

OBJETIVOS

- Identificar los cambios en la estructura de las redes tróficas de insectos inductores de agallas y sus parasitoides en poblaciones del complejo *Q. affinis*-*Q. laurina* a lo largo de un gradiente latitudinal.
- Determinar si los individuos híbridos presentan redes tróficas más complejas con respecto a los individuos de *Q. affinis* y de *Q. laurina*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Distribución

Quercus affinis se encuentra distribuido a lo largo de la Sierra Madre Oriental (Valencia, 1994), en los estados de: Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, México, Tlaxcala, Puebla, Veracruz y Oaxaca, en altitudes entre 1600 y 2800 m (González-Rodríguez *et al.*, 2004; Valencia, 1994). *Quercus laurina* se encuentra en la Sierra Madre del Sur y la región occidental del Eje Neovolcánico, en los estados de Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca, Chiapas, Aguascalientes, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, Tlaxcala, México, Morelos, Puebla y Veracruz en altitudes entre 2065 y 2400 m (González-Rodríguez *et al.*, 2004). La zona de hibridación de *Quercus affinis* x *Quercus laurina* se encuentra en la región oriental del Eje Neovolcánico y el norte de Oaxaca (González-Rodríguez *et al.*, 2004; Valencia, 1994) (Fig. 2.1).

La zona de hibridación de *Quercus affinis* x *Quercus laurina* se ha estudiado de manera explícita mediante análisis morfológicos y marcadores moleculares, que han mostrado en gran medida los patrones de variación esperados para una zona de hibridación secundaria (contacto entre poblaciones que se diferenciaron en alopatría, pero que tuvieron un ancestro común) (González-Rodríguez *et al.*, 2004, 2005).

Área de estudio

Se colectaron seis poblaciones a lo largo de un gradiente de distribución a través de la zona de hibridación entre *Q. affinis* x *Q. laurina*. Para *Q. affinis* se colectaron dos poblaciones, una en Zacatlán (Puebla) y otra en Tizapán (Hidalgo) en la parte sur de la Sierra Madre Oriental. En la zona de hibridación se colectó una población en Tonayán (Veracruz) y otra en Zoquitlán (Puebla). Para *Q. laurina* se colectó una población en Pápalo (Oaxaca) y otra en Santa Inés del Monte (Oaxaca) que se encuentran en la Sierra Madre del Sur (Fig. 2.1).

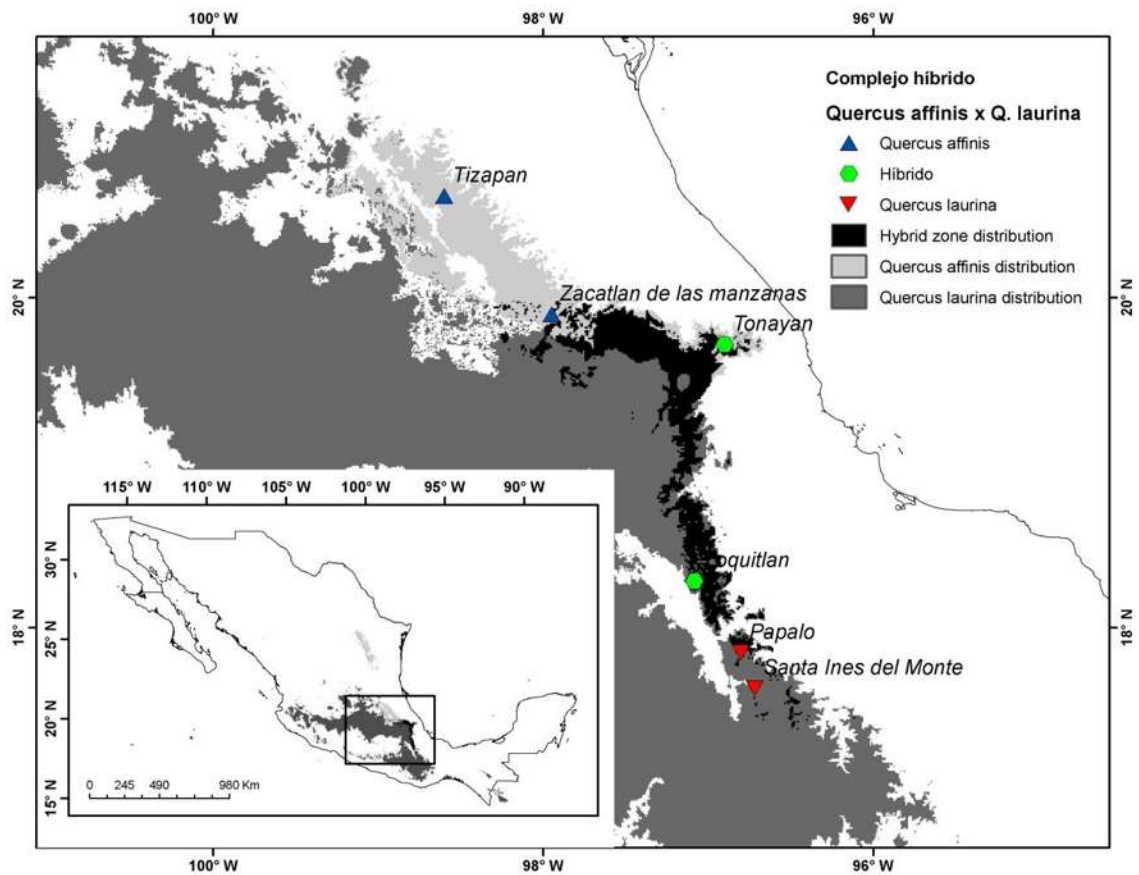


Figura 2.1. Distribución geográfica de *Q. affinis* x *Q. laurina*, y la zona de hibridación en México. Los símbolos corresponden a las poblaciones estudiadas. El área gris claro representa la distribución de *Q. affinis*, la gris oscura representa la distribución de *Q. laurina* y el área negra la distribución de la zona de hibridación.

En cada población se muestrearon 15 individuos elegidos aleatoriamente, colectando 10 ramas al azar en cada estrato del dosel (inferior, medio y superior). Todas las agallas colectadas fueron criadas en el laboratorio en recipientes de plástico, cubiertos con malla y fueron fotografiadas para llevar el registro de las diversas morfoagallas encontradas. Los parasitoides adultos emergentes fueron conservados y preservados en etanol al 70% y posteriormente identificados a nivel de género.

Estructura de la comunidad de morfoagallas y parasitoides entre población

Para cada árbol muestreado se estimó la abundancia (número total de morfoagallas) y la riqueza (número de distintas morfoagallas). Para el caso de los parasitoides se realizaron estimaciones similares. Posteriormente se realizaron análisis de varianza (ANOVA) para comparar la abundancia y la riqueza promedio de morfoagallas y de parasitoides entre las seis poblaciones estudiadas.

Asignación genética de los árboles hospederos

La extracción de ADN se realizó a partir de 100 mg de tejido foliar utilizando la técnica de CTAB, para el aislamiento del ADN (Lefort y Douglas 1999). Se utilizaron ocho pares de primers de microsatélites nucleares que previamente han funcionado adecuadamente en el complejo *Q. affinis-Q. laurina* (Ramos-Ortiz *et al.*, en preparación) en reacciones de PCR multiplex. Estos ocho pares de primers se dividieron en tres grupos para las reacciones de PCR multiplex (Aldich, 2002). El primer grupo estuvo formado por quru-GA-0A01. El segundo grupo por quru-GA-0I01, quru-GA-0M05, quru-GA-0M07, y el tercero por los primers quru-GA-1C08, quru-GA-1F07, quru-GA-2F05 y quru-GA-2M04. Para las reacciones de PCR se utilizó el kit QIAGEN PCR multiplex con un volumen final de 5 µl que contenía 1 X mezcla maestra, 40 ng de DNA, 2 µl de cebador y H₂O. Las condiciones del termociclador consistieron en 40 ciclos, cada uno a 95 ° C durante 1 minuto, la alineación durante 1 minuto y 30 segundos con tres diferentes temperaturas: 45 °, 50 ° y 58 ° C para cada uno de los tres grupos de primers mencionados, respectivamente, y extensión a 72 ° C durante 2 minutos. Los productos de PCR multiplex se combinaron con un marcador estándar GeneScan 500-LIZ y se analizaron en un secuenciador automático de capilares ABI PRISM 3100-Avant, (Applied Biosystems, EE.UU.). Los tamaños de los fragmentos se analizaron con el programa Peak Scanner v.1.0 (Applied Biosystems, EE.UU.).

Análisis de datos

A partir de los genotipos individuales se calculó una matriz pareada de distancias genéticas utilizando el método de Smouse y Peakall (1999) implementado en GenAlEx 6.1 (Peakall y Smouse, 2006). Para cada locus con alelos i -ésimo, j -ésimo, k -ésimo y l -ésimo alelos diferentes, se definen una serie de distancias genéticas cuadradas como $d^2(ii, ii) = 0$, $d^2(ij, ij) = 0$, $d^2(ii, ij) = 1$, $d^2(ij, ik) = 1$, $d^2(ij, kl) = 2$, $d^2(ii, jk) = 3$ y $d^2(ii, jj) = 4$. Una vez calculada de esta manera la matriz de distancias genéticas pareadas, se realizó un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) en GenAlex 6.1. Una vez realizado el PCoA, cada encino fue asignado a uno de tres grupos genéticos (*Q. affinis*, *Q. laurina* e híbridos) dependiendo del valor de su puntaje (score) individual en la primera coordenada principal del PCoA.

Composición y estructura de insectos inductores de agallas y parasitoides por genotipo

Para la elaboración de las redes tróficas, se determinó la estructura y composición de insectos inductores de agallas y sus parasitoides para cada uno de los tres grupos genéticos a los que se asignaron los 90 individuos muestreados del complejo *Q. affinis*–*Q. laurina*. Posteriormente se realizaron análisis estadísticos similares a los previamente descritos para las comparaciones entre las seis poblaciones estudiadas.

Anidamiento matriz de interacciones

El anidamiento es un índice que muestra la forma en que las interacciones se distribuyen dentro de una red trófica de una comunidad para entender cómo se encuentran organizadas las especies que consiste en un núcleo de especies generalistas, acompañados de especies especialistas que interactúan exclusivamente con los generalistas (Atmar & Patterson 1993, Bascompte et al. 2003). El concepto de anidamiento se utiliza extensamente en análisis de presencia/ausencia sobre patrones de distribución de especies (Patterson & Atmar, 1986; Patterson & Brown, 1991; Jonsson, 2001; Rodríguez-Gironés & Santamaria, 2006).

Se realizaron matrices bipartitas con los datos de presencia y ausencia de especies de las seis poblaciones en un gradiente de distribución y de los tres genotipos de plantas (*Q. affinis*,

híbridos y *Q. laurina*): en los renglones se colocaron las plantas individuales y en las columnas las morfoagallas. Para el caso de la interacción de las morfoagallas y los parasitoides se hicieron matrices similares. En las matrices, la presencia de cada especie de morfoagalla o de parasitoides se indicó con (1) y su ausencia como (0) (Ulrich et., al 2008). A partir de la matriz se estimó el nivel de anidamiento de la red (N) usando el software Aninhado (Guimaraes & Guimaraes 2006). A la izquierda de la isoclina está la ausencia y a la derecha la presencia de las morfoagallas y sus parasitoides. Los datos se normalizaron con respecto a la distancia global de la isoclina con respecto a presencias y ausencias inesperadas y los valores se promediaron. Se calculó la temperatura (T) de la red que es un índice que se usó para calcular el nivel de anidamiento (N), de la siguiente manera $N = (100 - T)/100$, con valores que van de 0 para una matriz perfectamente anidada, hasta 100 para una completamente desordenada (Atmar & Patterson, 1995; Bascompte *et al.*, 2003). Estos valores resultantes se compararon con el modelo nulo NODF que es una prueba de aleatorización en donde se generaron 1000 réplicas, para evaluar la significancia estadística de la matriz, con el objeto de conocer la estructura y topología de la red (si es anidada o no). El modelo mantiene el número total de presencias observadas, de morfoagallas o parasitoides encontradas, calculando la probabilidad de sacar una presencia de los canales de la fila (i) y de la columna (j) (Bascompte *et al.*, 2003).

Índices calculados de las redes tróficas

Los índices analizados en cada red incluyen: 1) Anidamiento matriz de interacciones 2) Modulo nulo 3) Temperatura 4) Número total de nodos en la red 5) Número de plantas 6) número de morfoagallas o de parasitoides en su caso de la red trófica 5) enlaces por nodo (promedio de enlaces por nodo) (Tylianakis et al. 2007), 6) conectancia de la red, definida como la proporción de enlaces del total posible en la red $C = I / (P \times A)$, donde *I* es el total de interacciones registradas, *P* es el número de plantas y *A* es la riqueza de las morfoagallas y parasitoides encontrados, 7) el número de compartimentos o módulos en la red, que corresponde a grupos de nodos que tienen más interacciones dentro de un grupo que fuera de este, dentro de la red trófica, identificando y contabilizando los compartimentos (Guimeraes et al. 2007), 8) nivel de especialización de la red bipartita (Blüthgen et al. 2006), que varía

entre 0 (no hay especialización) y 1 (completamente especializado). Cuanto mayor sea el valor hay mayor especialización en la red 9) Sobrelapamiento de nicho refiriéndose a la similitud en el patrón de interacción entre especies del mismo nivel trófico, valores cercanos a 0 indican que no hay uso común de nicho, 1 indica perfecta superposición de nicho. 10) Vulnerabilidad (promedio de depredadores por presa). Estos parámetros se compararon entre poblaciones del gradiente geográfico y por genotipo de los tres grupos de plantas (*Q. affinis*, híbridos y *Q. laurina*). Las redes se construyeron utilizando el paquete R, versión 2.15.1 (R Development Core Team 2012 disponible en línea). Se comparó la apariencia de las redes tróficas así como los índices que se describieron anteriormente de las redes tróficas.

RESULTADOS

Se registraron 44 morfoagallas de las cuales 20 morfoagallas son foliares y 24 morfoagallas son de rama en el complejo *Q. affinis* – *Q. laurina*, de las cuales 27 son únicas (se encuentran en solo una población).

Abundancia de morfoagallas por poblaciones

Se realizó un análisis de varianza y una prueba de Tukey para comparar la abundancia promedio de morfoagallas por individuo inducidas en hoja y rama entre poblaciones donde se observa una mayor abundancia de morfoagallas inducidas en hoja en las poblaciones de Zacatlán de las manzanas y Santa Inés del monte y una mayor abundancia de morfoagallas inducidas en rama en Zoquitlán, Tonayán y Pápalo. Donde se puede observar una disminución en la abundancia promedio de morfoagallas inducidas en hoja en las poblaciones que se encuentran en el centro del gradiente geográfico y un aumento en la abundancia en las poblaciones que constituyen los extremos del gradiente. Por su parte, se observó un aumento en la abundancia de morfoagallas inducidas en rama en las poblaciones del centro del gradiente geográfico (Tonayán y Zoquitlán) y una disminución en las poblaciones que se encuentran en los extremos ($F = 12.11$; g. l. = 5, $P < 0.001$). La mayor diversidad de morfoagallas se encontró en las poblaciones de Tonayán y Zoquitlán, así como Zacatlán (*Quercus affinis*) y Papálo (*Quercus laurina*). La diversidad de morfoagallas fue menor en las poblaciones de Tizapán (*Quercus affinis*) y Santa Inés del monte (*Quercus laurina*) ($F = 5.12$; g. l. = 5; $P = 0.0004$), que constituyen los extremos geográficos del gradiente de distribución. En cambio, los híbridos mostraron una menor abundancia de agallas en comparación de las especies progenitoras ($F=9.72$; g.l.=2; $P<0.0001$).

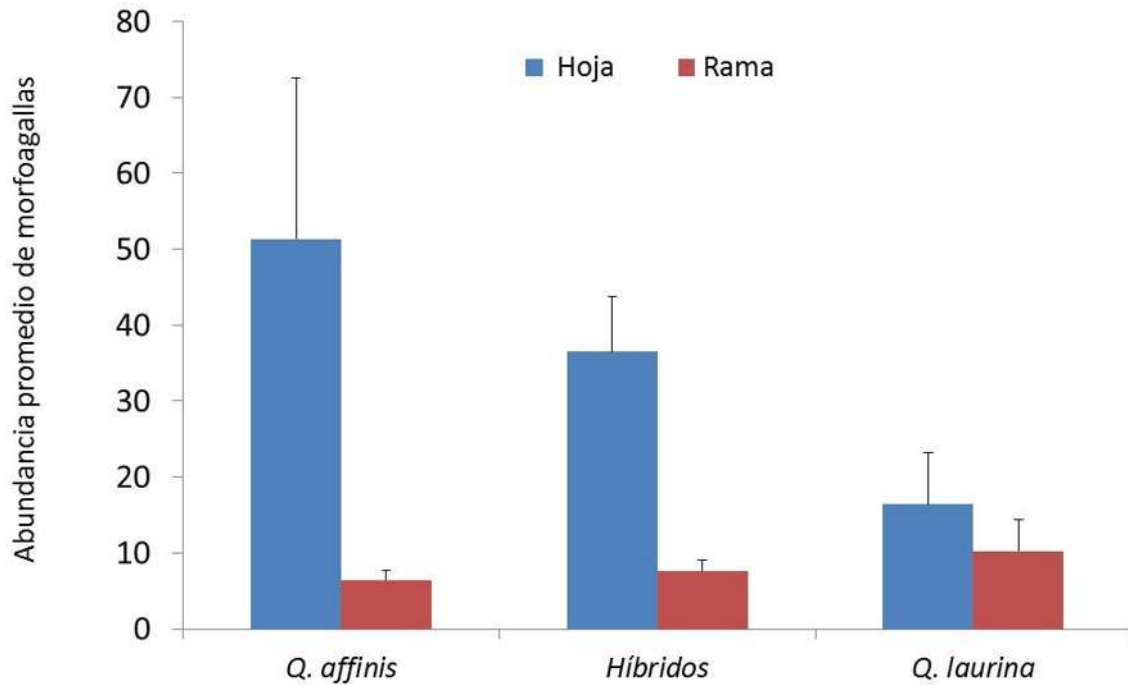


Figura 2.2. Resultados que determinan los efectos del genotipo *Q. affinis*, los híbridos y *Q. laurina*. En la abundancia promedio de morfoagallas. Genotipo $F = 0.7830$; g.l. = 2; $P > 0.458$, tipo de morfoagalla. $F = 8.349$; g.l. 2 $P > 0.0042$, genotipo x tipo de morfoagalla $F = 1.194$; g.l. = 2; $P > 0.3043$ (ANOVA 2 vías: $F = 8.34$; g. l. = 1; $P = 0.0042$ letras diferentes indican las medias significativamente distintas acorde Tukey-Kramer $P < 0.05$).

Riqueza de morfoagallas por población

Se realizó un análisis de varianza y una prueba de Tukey para la comparación del número promedio de morfoagallas diferentes por individuo inducidas en hoja y ramas entre poblaciones y se encontró que la riqueza de morfoagallas inducidas en hoja fue mayor en las poblaciones de Pápalo y Zoquitlán. Se puede observar que las poblaciones de Tonayán y Zoquitlán, Zacatlán y Papálo (poblaciones que se encuentran en el centro del complejo híbrido) mostraron una mayor riqueza promedio de morfoagallas inducidas en rama ($F = 5.12$; g. l. = 5; $P = 0.0004$).

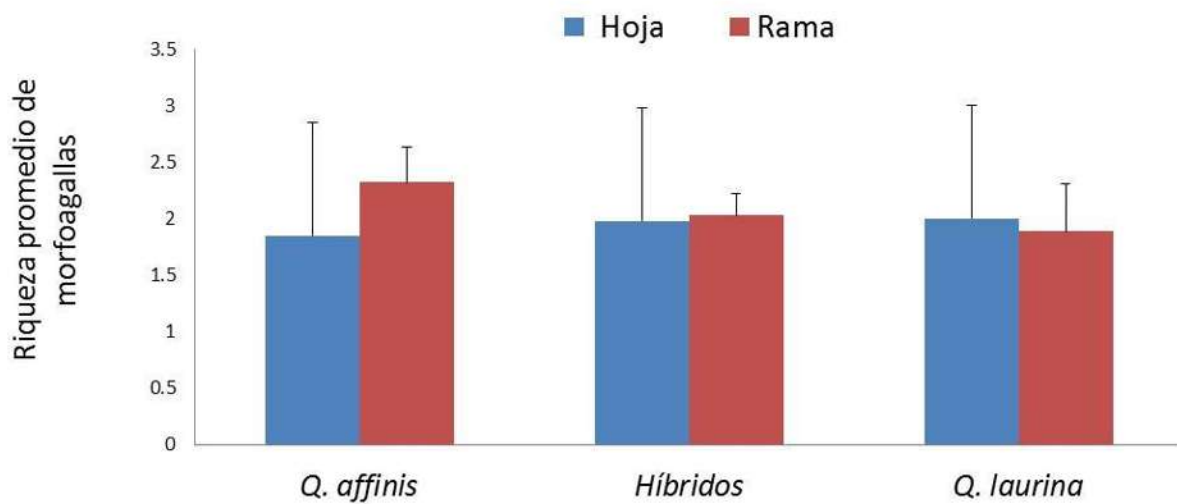


Figura 2.3. Riqueza promedio e morfoagallas de *Q. affinis*, los híbridos y *Q. laurina* por genotipo ($F = 0.905$; g. l. = 2; $P = 0.47$).

Redes tróficas de plantas y morfoagallas por poblaciones

Anidamiento matriz de interacciones

Los niveles de anidamiento difirieron entre poblaciones; las redes tróficas de Tizapán ($N = 06.91$) (modelo nulo $P > 0.02$), y Zacatlán de las manzanas ($N=10.15$) (modelo nulo $P > 0$), presentaron anidamiento. Las poblaciones restantes no presentaron un patrón de anidamiento (Tabla 2.1).

Topología de las redes tróficas de encinos-morfoagallas por poblaciones.

Las redes tróficas de plantas - morfoagallas fueron afectadas por su distribución en el gradiente geográfico. El efecto más importante es la diferencia en la abundancia de morfoagallas; la población de Tizapán, situada en un extremo del gradiente de distribución, se caracteriza por ser una red conformada por solo siete morfoagallas, la mayoría con alta abundancia. En esta población, el promedio de enlaces por nodo fue de 2.04 (Tabla 2.1) (Fig. 2.2), se observó que la red, al estar formada por pocas especies de insectos inductores de agallas con alta abundancia, tuvo una mayor intensidad en sus interacciones con una baja especialización (0.516). En comparación con las redes tróficas de las otras poblaciones es una red simple con poca diversidad. Las redes de las poblaciones que se encuentran en el centro del gradiente geográfico (Zacatlán de las Manzanas, Zoquitlán y Pápalo) presentan un mayor número de insectos inductores de agallas con una conectancia que va de 0.183 a 0.327, estas redes tróficas se caracterizan por estar conformadas por especies de insectos inductores de agallas abundantes y por especies raras (con baja abundancia). Su especialización es intermedia a la de las poblaciones de los extremos del gradiente geográfico, con valores que van de 0.532 a 0.687, al igual que el promedio de enlaces por nodo, con valores de 1.517 a 2.185. La población de Pápalo está albergando 11 especies únicas de insectos inductores de agallas con un mayor número de especies únicas en comparación con las demás poblaciones que albergan de dos a seis. La red trófica de Santa Inés del Monte (situada en el extremo sur del gradiente geográfico) es una red especialista con un valor de 0.937, compuesta por 10 especies de insectos inductores de agallas, la mayoría son especies raras, con excepción de la morfoagalla M4 que tuvo una fuerte interacción con un individuo de encino. La red tiene tres compartimentos, los enlaces promedio por nodo tuvieron el valor más bajo de todas las poblaciones con 1.05 debido a que la red está constituida principalmente por morfoagallas raras con baja abundancia. Es una red que no se encuentra bien conectada al tener ausencia de especies de insectos inductores de agallas que tengan interacciones con la mayoría de los encinos, formada por subconjuntos de morfoagallas que están conectados, con respecto al resto de las morfoagallas de la red. Se observan dos divisiones en la red que están formando bloques entre los insectos inductores de agallas y los encinos, que solo tienen transferencia de

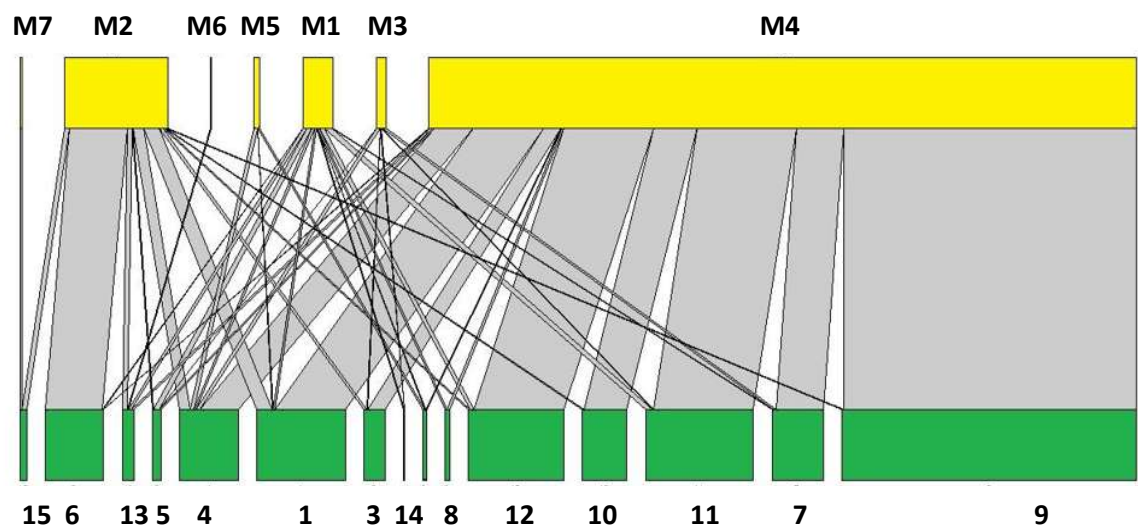
energía entre ellos pero una disminución de energía para el resto de la red, al haber ausencia de interacciones (Tabla 2.1 y Fig. 2.2).

Las redes tróficas de plantas - morfoagallas fueron afectadas por la distribución en el gradiente geográfico con un mayor número de especies de insectos inductores de agallas, con mayor vulnerabilidad en las redes tróficas de las poblaciones del centro del gradiente (Tonayán, Zoquitlán y Pápalo) a causa de tener tamaños poblacionales pequeños de las morfoagallas raras que tienen mayor probabilidad de desaparecer junto con sus interacciones (Tabla 2.1).

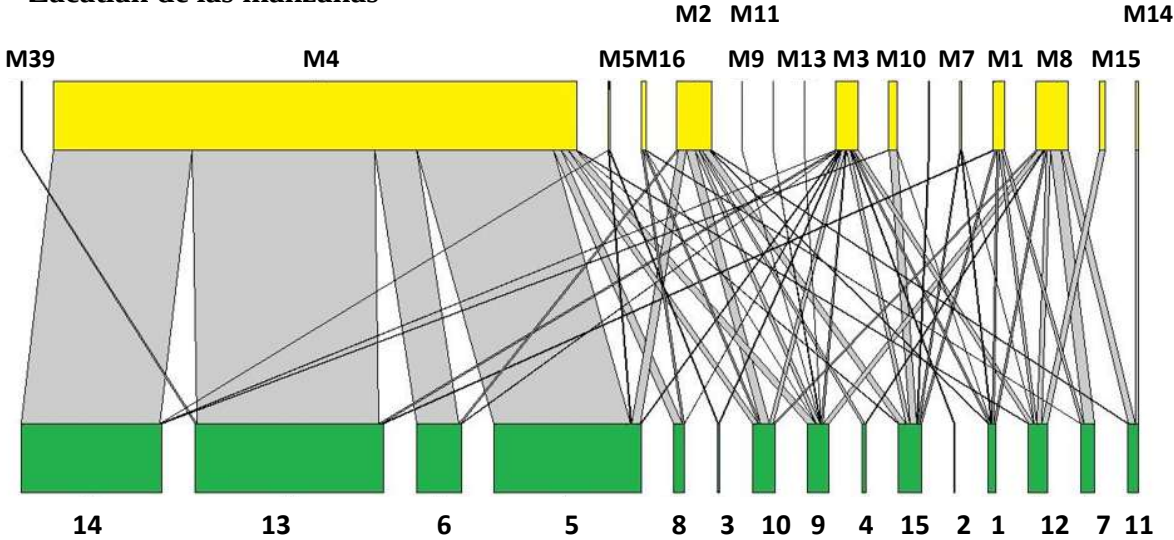
Tabla 2.1. Resultados de los parámetros analizados de las redes tróficas por población en un gradiente geográfico.

Redes tróficas poblaciones plantas - morfo agallas						
Población	Tizapán	Zacatlán	Tonayán	Zoquitlán	Pápalo	Santa Inés
Anidamiento matriz de interacciones	6.91	10.15	7.36	7.78	6.27	2.17
Modelo nulo	0.02	0	0.41	0.4	0.23	0.88
Temperatura	20.51	20.37	28.84	29.05	24.12	24.75
Número total de nodos	22	31	27	35	36	25
Número de plantas	15	15	15	15	15	15
Número de morfoagallas	7	16	12	20	21	10
Morfoagallas únicas	2	10	1	5	2	4
Enlaces por nodo	2.04	1.97	2.18	1.57	1.72	1.05
Conectancia	0.428	0.254	0.327	0.183	0.197	0.222
Número de compartimentos	1	1	1	2	1	3
Especialización de la red	0.516	0.566	0.533	0.563	0.687	0.937
Vulnerabilidad	1.440	1.773	2.935	2.440	1.968	1.129

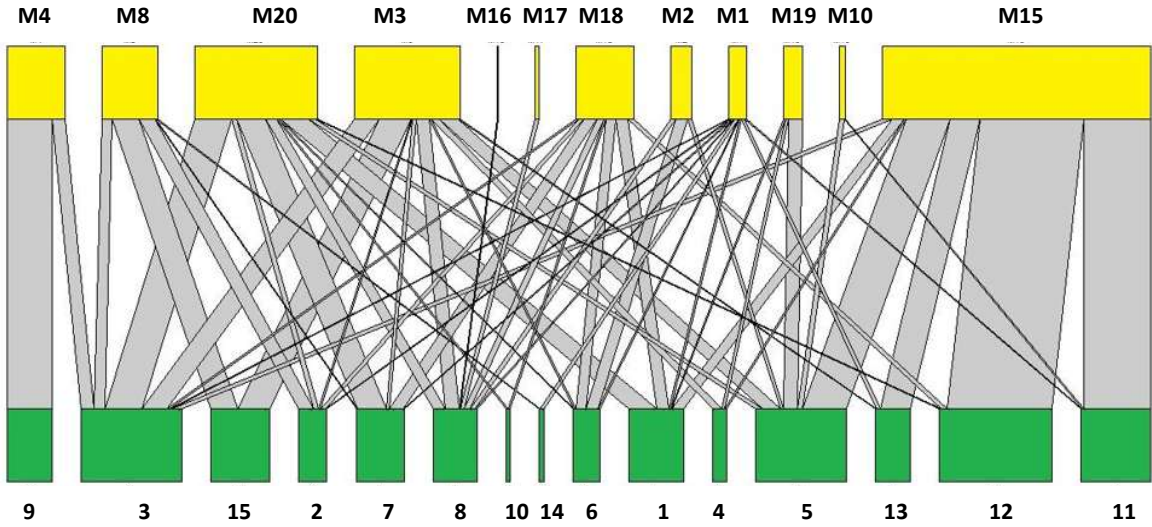
Tizapán



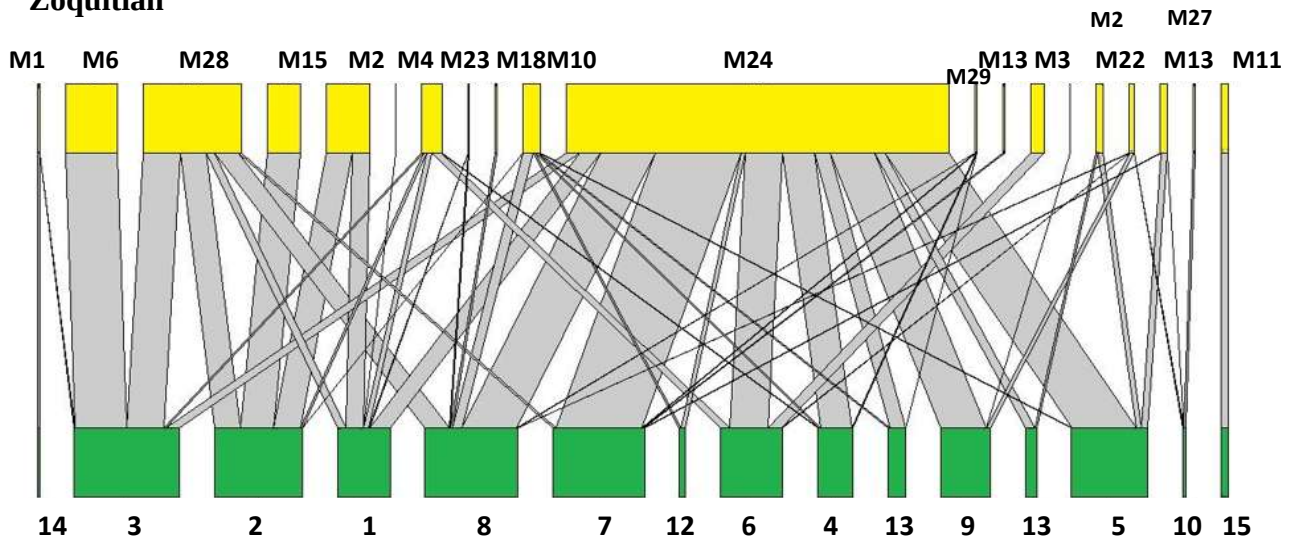
Zacatlán de las manzanas



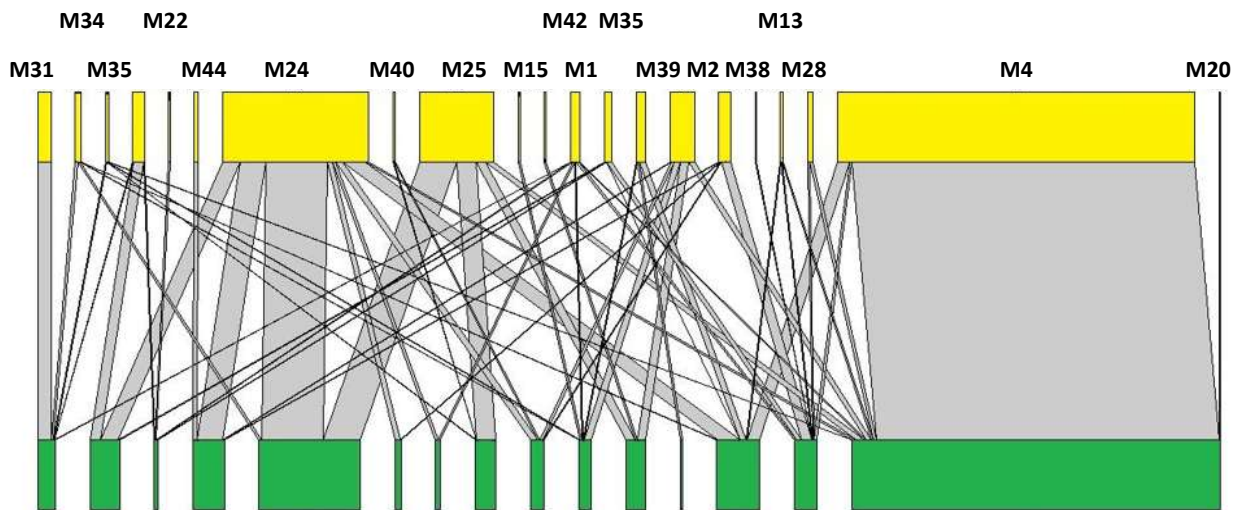
Tonayán



Zoquitlán



Pápalo



Santa Inés del monte

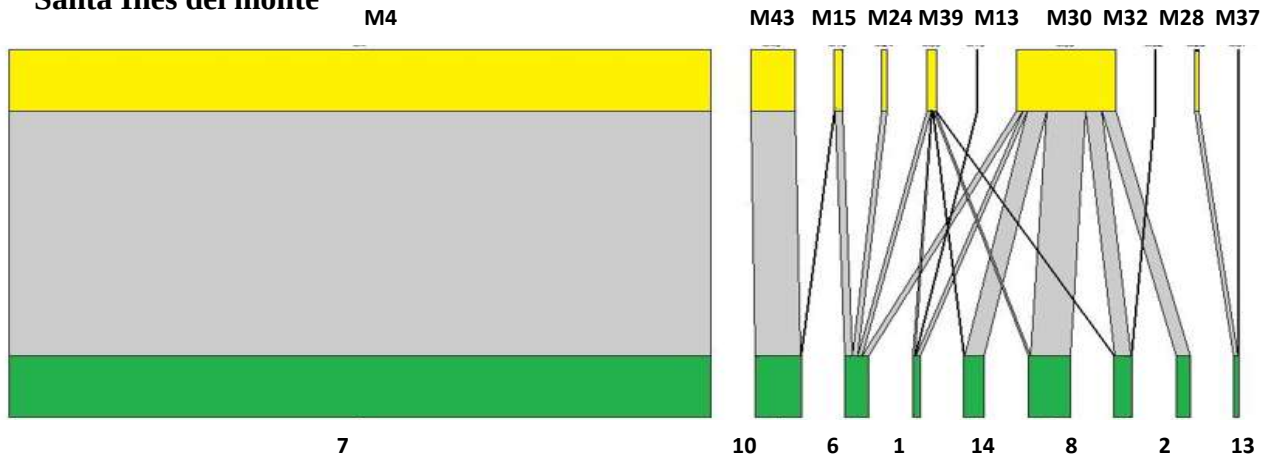


Figura 2.4. Redes tróficas entre individuos del complejo *Q. affinis* -*Q. laurina* y sus comunidades de morfoagallas en seis poblaciones a lo largo de un gradiente geográfico. Realizados con Pajek (<http://pajek.imfm.si/doku.php>).

Parasitoides del complejo Q. affinis – Q. laurina.

Las 44 morfoagallas registradas soportaron una comunidad de 38 especies de parasitoides (orden Hymenoptera) pertenecientes a dos superfamilias y nueve familias. De la superfamilia Chalcidoidea se encontraron representantes de las familias Encyrtidae, Eulophidae, Eupelmidae, Eurytomidae, Ormyridae, Pteromalidae y Torymidae. De la superfamilia Ichneumonoidea, se encontraron representantes de las familias Braconidae, Pteromalidae y Torymidae. En total se identificaron 17 géneros: *Alogymnus*, *Anicetus*, *Aprostocetus*, *Baryscapus*, *Closterocerus*, *Diadegma*, *Euderomphale*, *Eupelmus*, *Eurytoma*, *Glyptopanteles*, *Mesopolobus*, *Ormoceras*, *Ormyrus*, *Palmon*, *Pediobius*, *Sycophila* y *Torymus* (ver Tabla 2.2).

Tabla 2.2. Familia, género y número de especies de parasitoides emergidos a partir de 44 morfoagallas en el complejo *Q. affinis* x *Q. laurina*.

Familia	Género	Número de especies	Numeración secuencial de las especies
Eurytomidae	<i>Alogymnus</i>	2	1 – 2
Encyrtidae	<i>Anicetus</i>	1	3
Eulophidae	<i>Aprostocetus</i>	3	4 – 6
Eulophidae	<i>Baryscapus</i>	6	7 - 12
Eulophidae	<i>Closterocerus</i>	3	13 - 15
Ichneumonidae	<i>Diadegma</i>	1	16
Eulophidae	<i>Euderomphale</i>	1	17
Eupelmidae	<i>Eupelmus</i>	2	18 - 19
Eurytomidae	<i>Eurytoma</i>	6	20 - 25
Braconidae	<i>Glyptapanteles</i>	2	26 - 27
Ptyromalidae	<i>Mesopolobus</i>	1	28
Ptyromalidae	<i>Ormoceras</i>	1	29
Ormyridae	<i>Ormyrus</i>	3	30 - 32
Ichneumonidae	<i>Palmon</i>	3	33 - 35
Eurytomidae	<i>Pediobius</i>	1	36
Eurytomidae	<i>Sycophila</i>	1	37
Torymidae	<i>Torymus</i>	1	38

Se encontró que 25 de las especies de parasitoides estuvieron presentes en únicamente una población (parasitoides únicos). La población de Zacatlán es el sitio con mayor número de especies de parasitoides únicos (ocho) y posteriormente Zoquitlán (seis). Por su parte, el género *Torymus* estuvo presente en las seis poblaciones del complejo híbrido. Sin embargo la abundancia de parasitoides únicos entre poblaciones no difirió significativamente ($F = 0.02$; g. l. = 5; $P > 0.96$).

Abundancia de parasitoides por población

De acuerdo con el análisis de varianza no se encontraron diferencias en la abundancia promedio de parasitoides por individuo de *Quercus* entre poblaciones ($F = 1.06$; g. l. = 5; $P = 0.51$).

Riqueza de parasitoides por poblaciones

De acuerdo con el análisis de varianza para comparar la riqueza promedio de especies de parasitoides por individuo de *Quercus*, no se encontraron diferencias entre poblaciones ($F = 0.05$; g. l. = 5; $P = 0.99$) (Fig.10).

Redes tróficas de morfoagallas – parasitoides por población

No se observó un patrón de anidamiento entre las poblaciones (Tabla 3).

Topología de redes tróficas de morfoagallas- parasitoides por población.

Las redes tróficas de las poblaciones Zacatlán de las Manzanas, Zoquitlán y Pápalo tuvieron mayor número de especies de parasitoides que Tizapán, Tonayán y Santa Inés. El mayor número de especies únicas se encontró en las poblaciones de Zacatlán de las Manzanas con 10 y Zoquitlán con seis (Tabla 2.3 y Fig. 2.3).

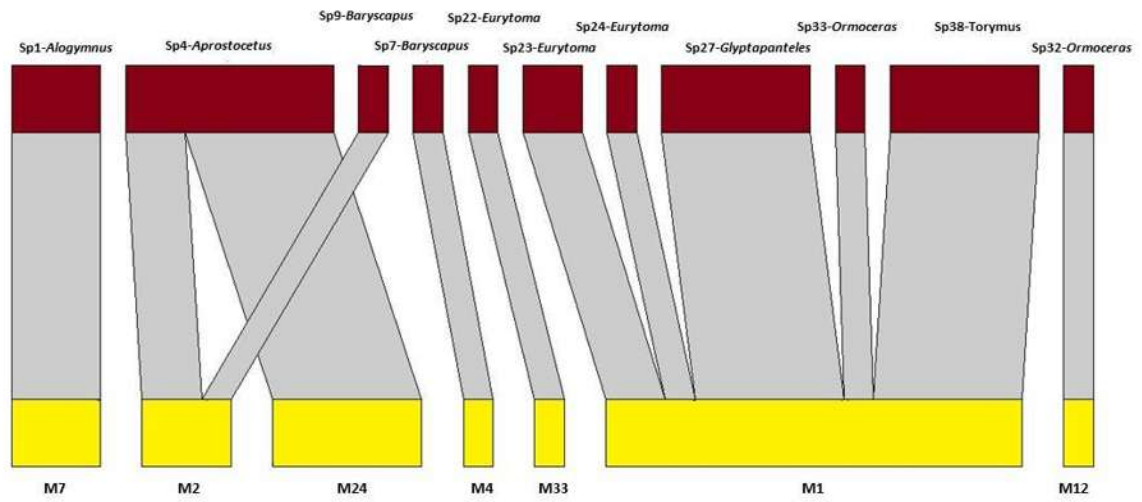
La red trófica de Tizapán (situada en un extremo del gradiente geográfico) tuvo 11 especies diferentes de insectos inductores de agallas que tuvieron interacción con parasitoides, y 11 especies de parasitoides. Se caracteriza por ser una red simple, con una baja especialización (0.672). El promedio de enlaces por nodo y de conectancia fueron también bajos, pues todos los parasitoides de la red parasitan a una morfoagalla en específico. La morfoagalla M1 es una especie de inductor de agallas clave ya que fue parasitado por cinco especies de parasitoides diferentes (Fig. 3). La red trófica de Zacatlán de las Manzanas es especializada, albergando el mayor número de especies de parasitoides diferentes, con 15, pesar de estar formada por siete morfoagallas en el nivel trófico inferior.

La red trófica de Tonayán está compuesta de 10 especies de parasitoides diferentes que parasitan 12 morfoagallas, su especialización es baja en comparación de las otras poblaciones con una valor de 0.579. La morfoagalla M8 es una especie clave, fue parasitada por cinco parasitoides diferentes.

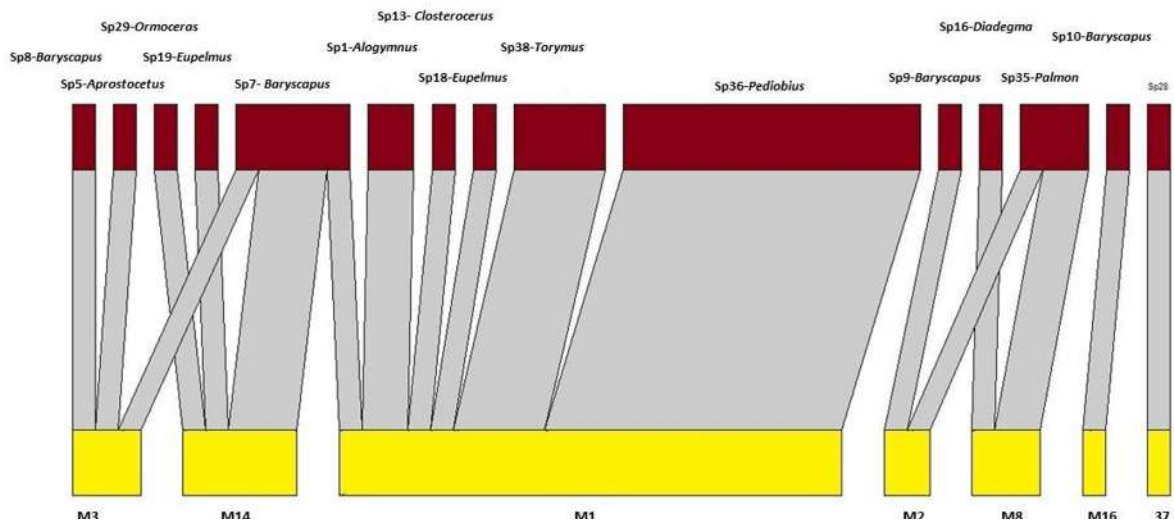
Tabla 2.3. Resultados de los índices de las redes tróficas por población de morfoagallas - parasitoides.

Redes tróficas morfoagallas – parasitoides por poblaciones						
Población	Tizapán	Zacatlán	Tonayán	Zoquitlán	Pápalo	Santa Inés
Anidamiento matriz de interacciones	0.12	0.71	1.3	0.71	0.39	0
Modelo nulo	0.49	0.55	5.97	1	1	1
Temperatura	39	40.3	29.6	40.2	30.5	67.1
Número total de nodos	22	22	22	21	15	9
Número de morfoagallas parasitadas	11	7	12	7	6	3
Número de especies de parasitoides	11	15	10	12	9	6
Enlaces por nodo	0.428	0.254	0.328	0.183	0.197	0.222
Conectancia	0.13	0.17	0.16	0.17	0.22	0.33
Número de compartimentos	6	4	4	5	3	3
Especialización de la red	0.672	0.810	0.597	0.912	0.768	1
Vulnerabilidad	2.132	3.005	2.220	2.269	1.954	1.874

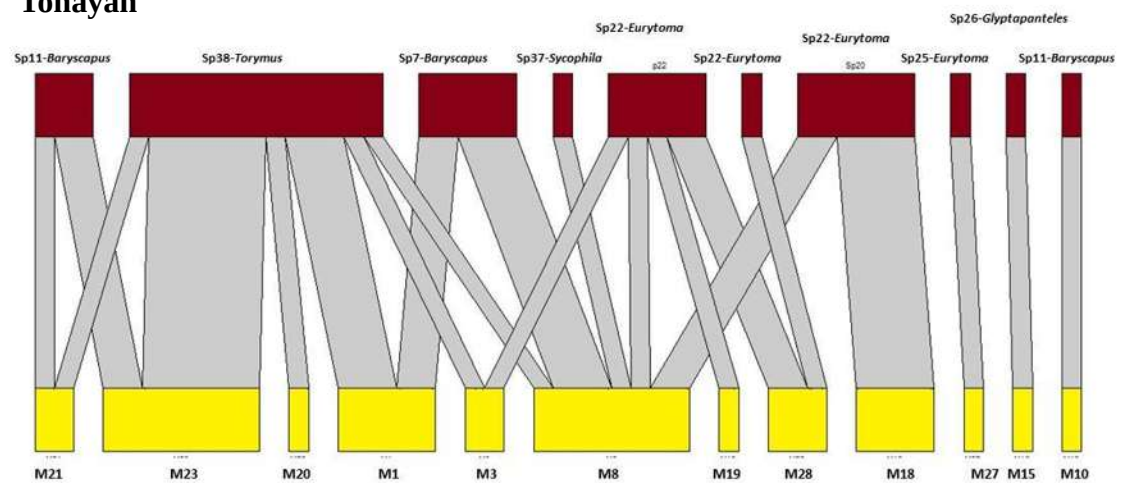
Tizapán



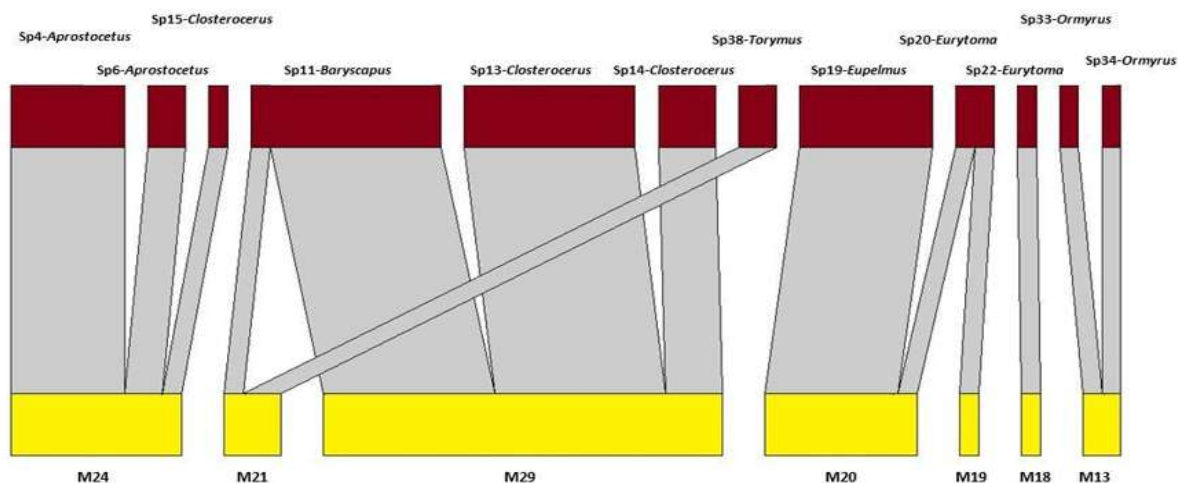
Zacatlán de las manzanas



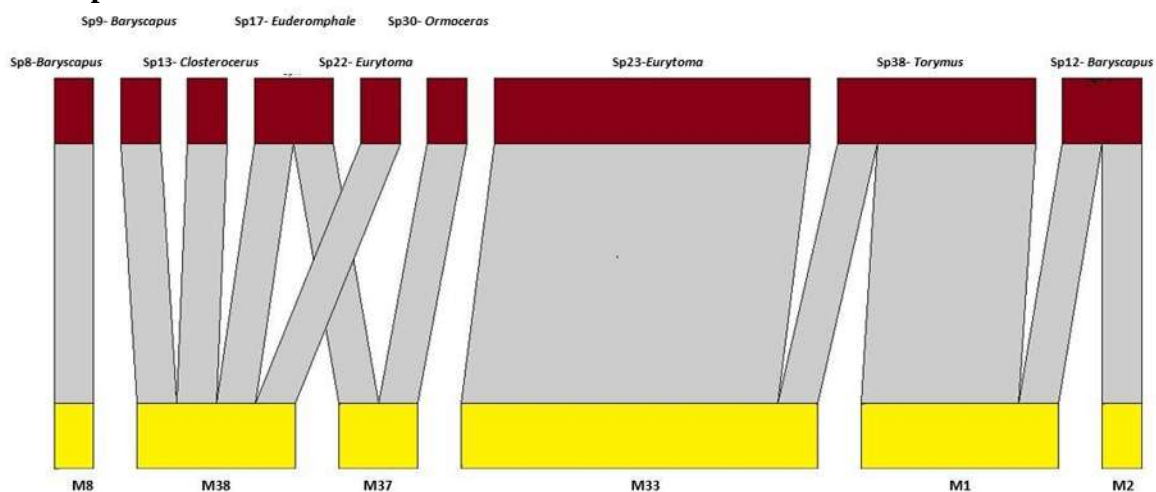
Tonayán



Zoquitlán



Pápalo



Santa Ines del monte

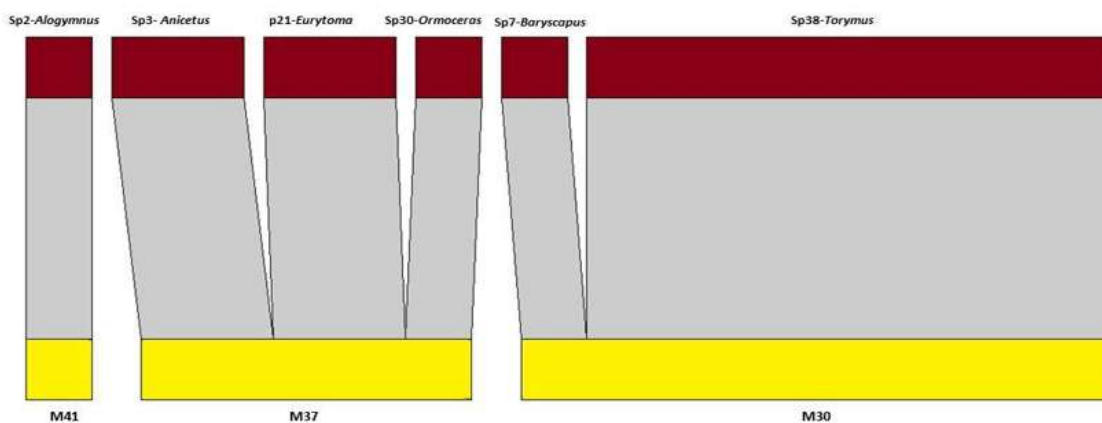


Figura 2.5. Redes tróficas entre individuos del complejo *Q. affinis*-*Q. laurina* y sus comunidades de parasitoides en seis poblaciones a lo largo de un gradiente geográfico. Realizados con Pajek (<http://pajek.imfm.si/doku.php>).

Resultados según la asignación genética de los individuos

Análisis de coordenadas principales (ACP)

El análisis de coordenadas principales realizado a partir de las distancias genéticas entre los 90 individuos analizados se muestra en la Fig. 2.4. Se puede observar una clara separación entre los individuos de Tizapán y Zacatlán (*Q. affinis*, en símbolos verdes), los cuales ocuparon en su mayoría el lado derecho del diagrama, y los individuos de Pápalo y Santa Inés del Monte (*Q. laurina*, en símbolos azules), que se distribuyeron principalmente en el lado izquierdo del diagrama. Por su parte, los individuos de las poblaciones geográficamente intermedias (Tonayán y Zoquitlán) se distribuyeron a lo largo de prácticamente todo el diagrama. Dado que la primera coordenada principal explica la mayor parte de la variación genética (38%), para realizar la asignación genética de los individuos se utilizó el puntaje (score) de cada uno de estos a lo largo del eje. Con este propósito, el intervalo de variación a lo largo de la primera coordenada principal se dividió arbitrariamente en tres porciones iguales (Fig. 2.4). Aquellos individuos que tuvieron scores individuales entre -0.576 y -0.238 fueron asignados al grupo genético “*Q. laurina*”, los que tuvieron scores individuales entre -0.237 y 0.101 se asignaron al grupo genético “intermedio” y los que tuvieron scores individuales entre 0.100 y 0.463 fueron asignados al grupo genético “*Q. affinis*”. Estos tres grupos de tomaron como base para las comparaciones que se describen a continuación. Cabe destacar que la distribución de los tres grupos genéticos en las seis poblaciones estudiadas indicó una alta frecuencia de mezcla genética en el complejo, ya que no se observó que en alguna de las poblaciones se encontrara solamente un grupo genético y la mayor proporción de individuos correspondió al grupo intermedio (Tabla 2.4).

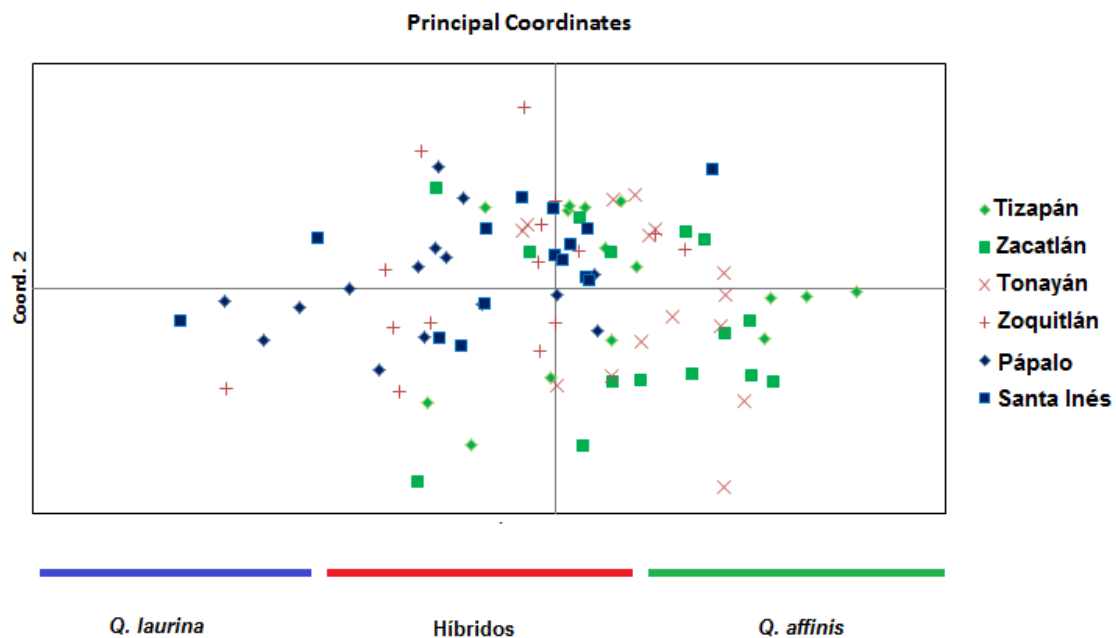


Figura 2.4. Gráfico de análisis de coordenadas principales de las distancias genéticas entre 90 individuos del complejo *Q. affinis*-*Q. laurina*.

Tabla 2.4. Frecuencia de individuos asignados a cada uno de los tres grupos genéticos en las seis poblaciones bajo estudio.

Poblaciones	<i>Q. affinis</i>	Híbridos	<i>Q. laurina</i>
Tizapán	5	10	0
Zacatlán	8	7	0
Tonayán	10	5	0
Zoquitlán	2	9	4
Pápalo	0	10	5
Santa Inés del monte	1	10	4

Composición y estructura de la comunidad de morfoagallas por genotipo

De las 44 morfoagallas registradas en el complejo híbrido, ocho morfoagallas estuvieron incompartidas entre los tres grupos de plantas y se encontraron 15 morfoagallas únicas. *Q. affinis* tuvo cinco morfoagallas únicas, *Q. laurina* una morfoagalla única y los híbridos mostraron el mayor número de agallas únicas con nueve, lo cual representa el 60 % de las morfoagallas únicas.

Abundancia por genotipo

Se realizó un análisis de varianza para la comparación de la abundancia promedio de morfoagallas por genotipo inducidas en hoja y rama. La abundancia de morfoagallas inducidas en hoja fue mayor en *Q. affinis* ($F = 8.34$; g. l. = 1; $P = 0.004$). Así también se encontraron diferencias en la abundancia promedio de morfoagallas inducidas en rama siendo más abundante en *Q. laurina* ($F = 8.34$; g. l. = 1; $P = 0.004$). Se observó que el genotipo de los encinos afecta la abundancia de insectos inductores de agallas.

Riqueza por genotipo

Se realizó un análisis de varianza y una prueba de Tukey para la comparación de la riqueza promedio de morfoagallas por genotipo en hoja y rama y no encontrando diferencias significativas entre genotipos ($F = 1.21$; g. l. = 2; $P = 0.3$).

Redes tróficas de encinos y morfoagallas por genotipo

Anidamiento matriz de interacciones

Los valores de anidamiento difieren entre los tres grupos de plantas; la red de *Q. affinis* - morfoagallas ($N = 0.67$) (modelo nulo $P > 0.27$), *Q. laurina*-morfoagallas ($N = 0.18$) (modelo nulo $P > 0.89$) no son redes anidadas. La red trófica de los híbridos ($N = 4.08$) (modelo nulo $P > 0$), exhibe una alta significancia en el anidamiento.

Topología de las redes tróficas encinos – morfoagalla por genotipo

El promedio de enlaces por nodo fue mayor en la red de *Q. affinis* donde se observó que la morfoagalla M4 fue muy abundante con interacciones muy intensas con la mayoría de los encinos, lo que causa que la conectancia sea mayor a comparación de las redes tróficas de los híbridos y *Q. laurina* (Tabla 2.4 y fig. 2.4).

La red de los híbridos alberga la mayor diversidad de insectos inductores de agallas, siendo más especializada y compleja, tiene dos compartimentos, donde se observa que la morfoagalla M4 es abundante pero menos que en la red de *Q. affinis*. Está constituida por 13 morfoagallas que solo interactúan con un encino, las morfoagallas que son medianamente abundantes interactúan con un alto número de encinos, su conectancia es baja con 0.0882, a causa de tener un mayor diversidad de insectos inductores de agallas y mayor número de encinos (90 nodos), los enlaces se reparten entre mayor número de especies y la conectancia tiende a disminuir, pero por lo contrario el promedio de enlaces por nodo es de 1.86, siendo intermedio de las redes de *Q. affinis* y *Q. laurina* (Tabla 2.4).

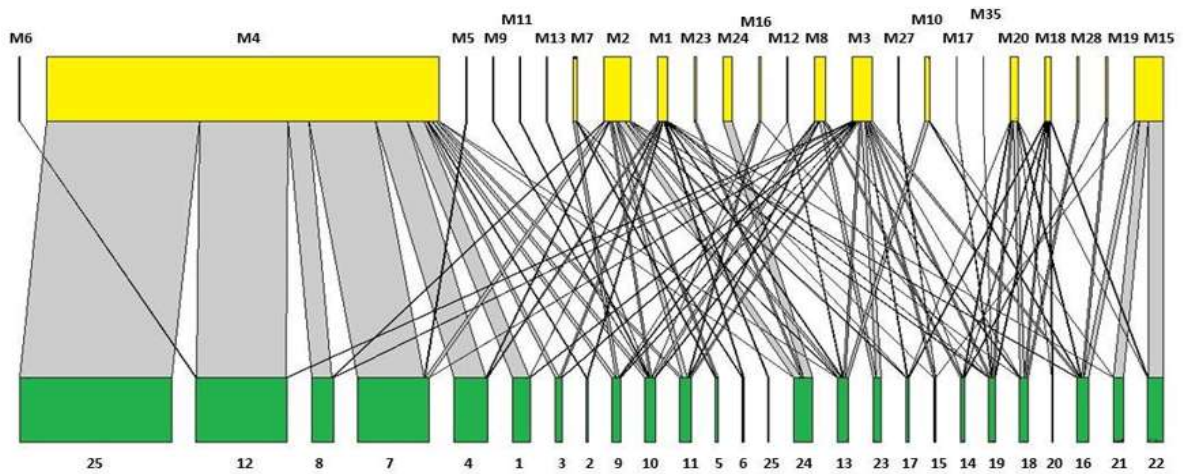
La red trófica de *Q. laurina* es una red simple formada por pocos nodos 20 insectos inductores de agallas y 11 encinos, su conectancia con 0.172 fue mayor a comparación de las redes de los híbridos y *Q. laurina* por presentar menor número de nodos, el promedio de enlaces por nodo es bajo con un valor de 1.225, de igual manera su especialización con 0.569, fue la red con un mayor solapamiento de nicho con 0.144. Está constituida por cinco morfoagallas abundantes pero que interactúan con pocos encinos, la morfoagalla M4 interactuó con un encino a diferencia de *Q. affinis* y los híbridos que presentaba mayor número de interacciones (Tabla 2.5 y fig. 2.5).

El número de especies así como la distribución de las asociaciones de los tres grupos de plantas y los insectos inductores de agallas cambio en su estructura. Los híbridos están albergando mayor número de especies de insectos inductores de agallas que las especies progenitoras (Tabla 2.5).

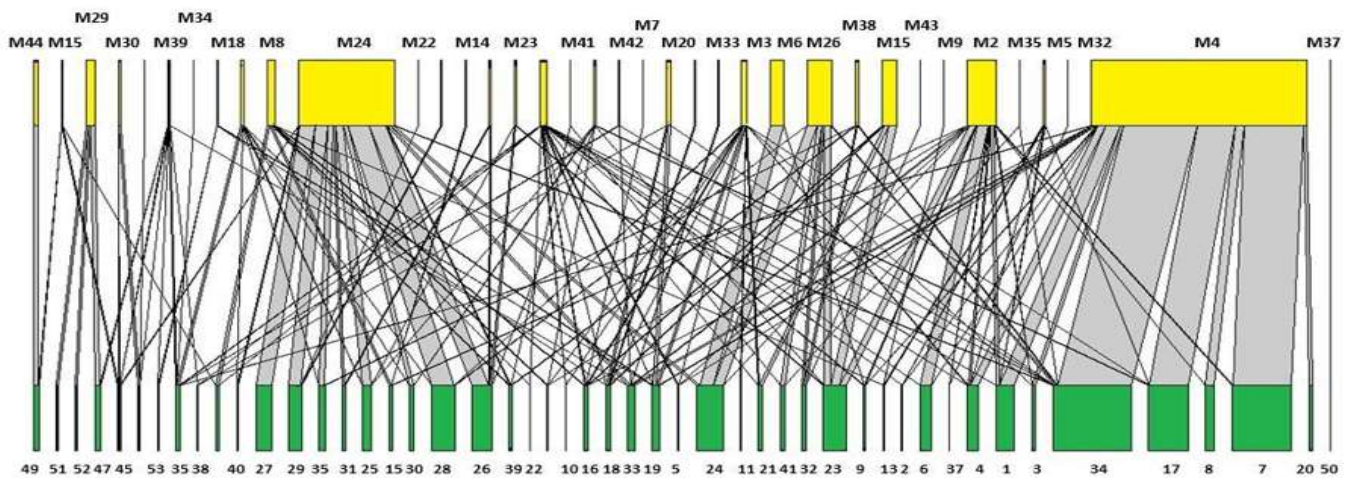
Tabla 2.5. Resultados de los índices analizados de las redes tróficas por genotipo de encinos - morfoagallas.

Redes tróficas encinos – morfoagallas por genotipo			
Genotipo	<i>Q. Affinis</i>	Híbridos	<i>Q. laurina</i>
Anidamiento matriz de interacciones	0.67	4.08	0.18
Modelo núlo	0.27	0	0.89
Temperatura	24.12	12.28	28.33
Número total de nodos	50	90	31
Número de plantas	26	53	11
Número de morfoagallas	24	37	20
Enlaces por nodo	2	1.860	1.225
Conectancia	0.160	0.088	0.172
Número de compartimentos	1	2	1
Especialización de la red	0.683	0.758	0.569
Sobrelapamiento de nicho	0.082	0.039	0.144
Vulnerabilidad	1.73	1.796	2.541

Q. affinis



Híbridos



Q. laurina

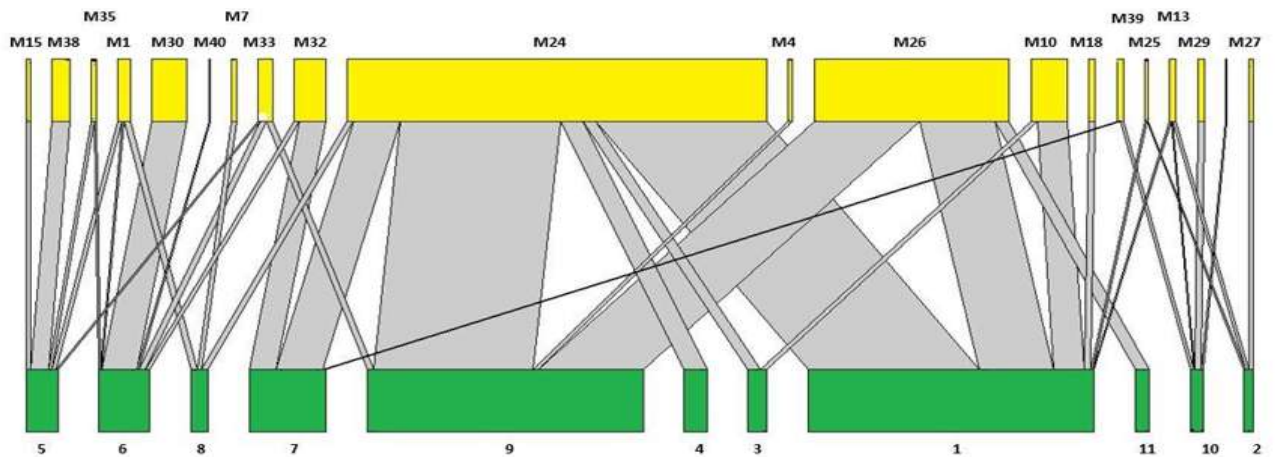


Figura 2.7. Redes tróficas entre los individuos del complejo *Q. affinis*-*Q. laurina* asignados de acuerdo a su genotipo como (a) *Q. affinis*, (b) intermedios, y (c) *Q. laurina*, y sus comunidades de morfoagallas.

Parasitoides

Se observó un mayor número de especies de parasitoides en los individuos asignados como híbridos, con 27 especies. Se encontró que tres especies de parasitoides son comunes en los tres grupos de plantas asignadas de acuerdo a su genotipo y 25 especies de parasitoides son únicas a un genotipo. *Q. affinis* presentó 5 parasitoides únicos, los híbridos tuvieron el mayor número de especies de parasitoides únicos, con 17 especies, y *Q. laurina* tres.

Abundancia de parasitoides por genotipo

Se realizó un análisis de varianza para comparar la abundancia promedio de parasitoides por individuo de *Quercus* y no se encontraron diferencias de la abundancia de parasitoides por genotipo ($F = 1.41$; g. l.=2; $P > 0.248$).

Riqueza de parasitoides por genotipo

Se realizó un análisis de varianza para comparar del número promedio de parasitoides diferentes por individuo de *Quercus* y no se encontraron diferencias por genotipo ($F = 1.3981$; g. l. = 2; $P = 0.258$).

Anidamiento matriz de interacciones

Los valores de anidamiento difieren entre las redes tróficas de morfoagallas-parasitoides entre genotipos; la red de *Q. affinis* ($N = 0.67$) (modelo nulo $P > 0.23$), *Q. laurina* ($N=28.33$) (modelo nulo $P > 0.87$) no son redes anidadas. La red tróficas de los híbridos ($N=2.78$) (modelo nulo $P < 0.01$), tiene un patrón de anidamiento (Tabla 2.6).

Topología de las redes tróficas de morfoagallas-parasitoides por genotipo.

La red de insectos asociados a *Q. affinis* es una red compuesta por 11 morfoagallas y 24 parasitoides, con 7 compartimentos, las morfoagallas son abundantes y solo la morfoagalla M18 está siendo parasitada por tres parasitoides diferentes, su conectancia (0.110), es mayor que las redes de los híbridos y de *Q. laurina*, el promedio de enlaces por nodo es de 0.741 (Tabla 2.6 y Fig. 2.6).

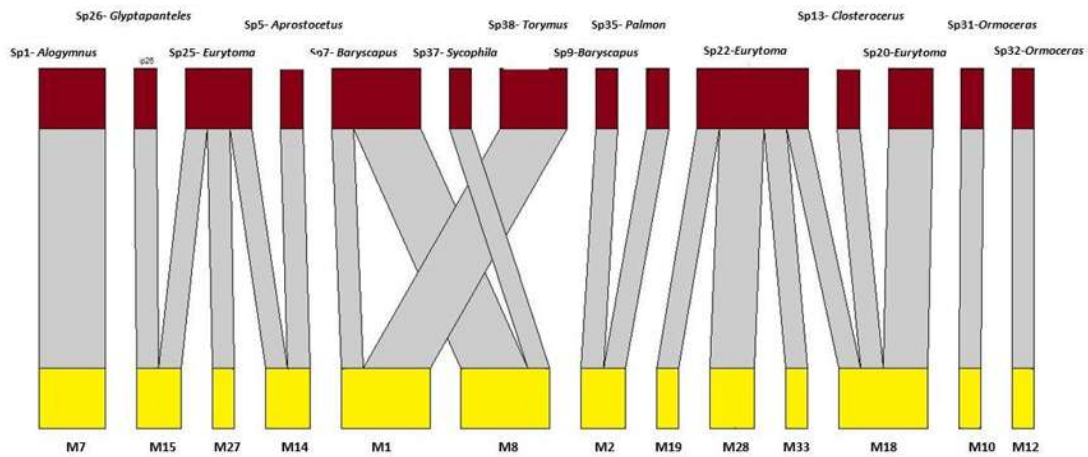
La red trófica de los híbridos está compuesta por mayor número de encinos y número de especies diferentes de parasitoides, su conectancia es baja debido a que tiene un alto número de nodos con 0.093, pero en cambio, el número promedio de enlaces es de 0.97 siendo el más alto de los tres grupos, se observa que la morfoagalla M1 esta interactuando con 10 parasitoides diferentes en la red. La red trófica de *Q. laurina* está compuesta por ocho morfoagallas y 10 parasitoides es la menos diversa de los tres grupos de plantas, tiene un promedio de enlaces por nodo de 0.72, con seis compartimentos, con un valor de 0.153 es el valor mayor de los tres grupos de plantas, aunque no es significativo (Tabla 2-6 y Fig. 2.6).

En la red trófica de los híbridos la mayoría de las morfoagallas están siendo parasitadas por más de dos parasitoides a comparación de las redes de *Q. affinis* y *Q. laurina* que la mayoría de sus interacciones con respecto a las morfoagallas fue con un parasitoide. La red trófica de los híbridos es la más compleja de los tres grupos de plantas estudiados (Tabla 2.6 y Fig. 2.6).

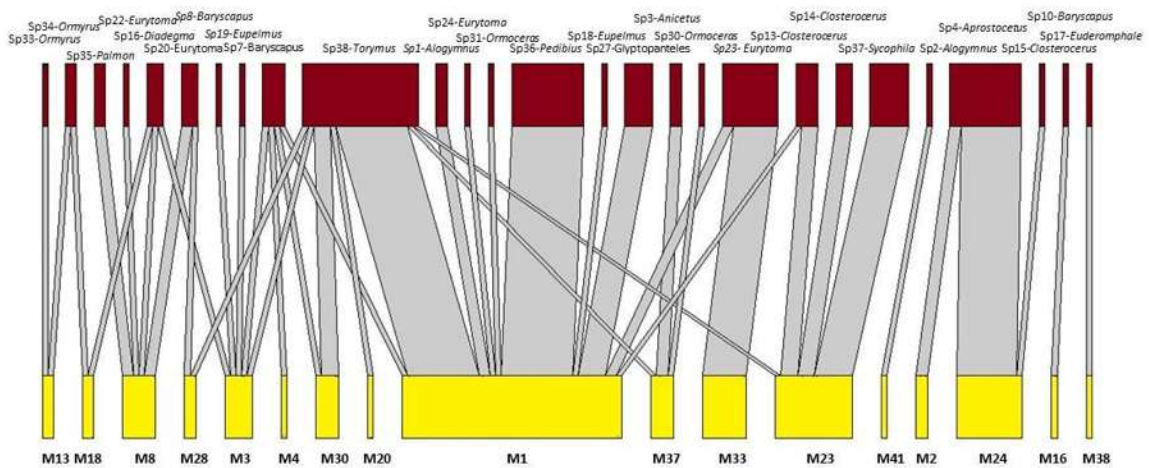
Tabla 2.6. Resultados de los índices de las redes tróficas por población de morfoagallas - parasitoides.

Redes tróficas de morfoagallas – parasitoides por genotipo			
Parámetros	<i>Q. affinis</i>	Híbridos	<i>Q. laurina</i>
Anidamiento matriz de interacciones	0.67	2.78	28.33
Modelo nulo	0.23	0.01	0.87
Temperatura	24.12	12.28	28.33
Número total de nodos	27	44	18
Número de morfoagallas	13	17	8
Número de parasitoides	14	27	10
Enlaces por nodo	0.741	0.977	0.722
Conectancia	0.1098	0.093	0.162
Número de compartimentos	7	5	6
Especialización de la red	0.618	0.700	0.677
Sobrelapamiento de nicho	0.0533	0.117	0.153
Vulnerabilidad	1.691	3.639	1.781

Q. affinis



Híbridos



Q. laurina

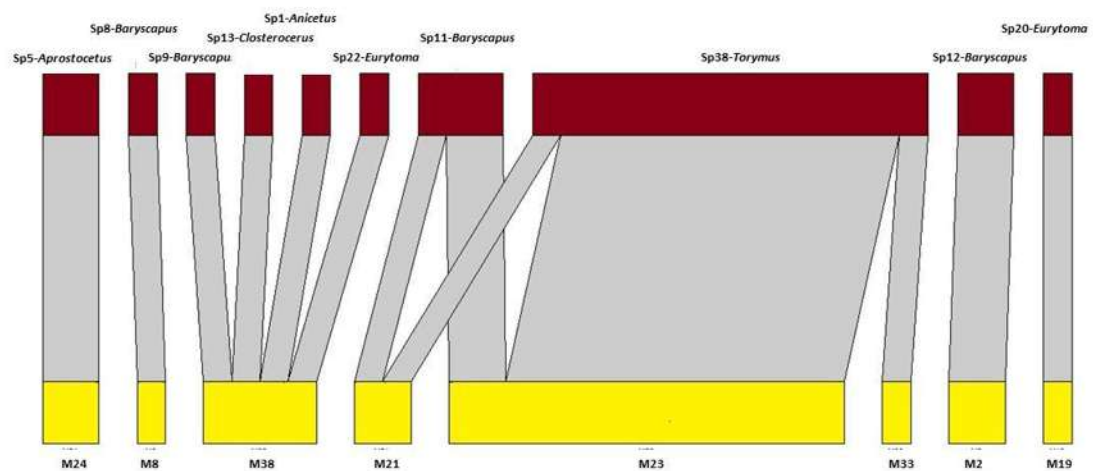


Figura 2.8. Redes tróficas entre los individuos del complejo *Q. affinis*-*Q. laurina* asignados de acuerdo a su genotipo como (a) *Q. affinis*, (b) intermedios, y (c) *Q. laurina*, y sus comunidades de parasitoides.

DISCUSIÓN

Las redes tróficas de las poblaciones de los extremos geográficos del gradiente de distribución están formadas por menor número de especies de insectos inductores de agallas, en comparación con las poblaciones que se encuentran en el centro del gradiente geográfico que presentan mayor número de especies y que mostraron las redes tróficas de encino – morfoagallas más complejas. Las redes tróficas (morfoagallas, parasitoides) de la población Tizapán localizada en un extremo geográfico presentaron una especialización baja. Al contrario la población Santa Inés localizada en el otro extremo geográfico mostró redes tróficas de morfoagallas y parasitoides muy especialistas.

Las diferencias genéticas de los tres grupos de plantas afectaron la estructura y la composición de las redes tróficas de morfoagallas y parasitoides. La red trófica de encinos *Q. affinis*-morfoagallas, se caracterizó por estar formada por morfoagallas con mayor abundancia en comparación con las redes de los híbridos y de *Q. laurina*. En esta red una morfoagalla clave interactúa con todos los encinos, con una mayor conectancia, por lo tanto tiene un patrón de anidamiento, teniendo una mayor estabilidad y dinámica en sus interacciones consecuentemente presenta interacciones relativamente más fuertes que las redes de los híbridos y de *Q. laurina*.

Con respecto a la red trófica de *Q. affinis*–parasitoides, se encontró que el número de especies de parasitoides, el promedio de enlaces por nodo, y la conectancia, fueron intermedios entre los híbridos y *Q. laurina*; fue la red con mayor número de compartimentos de igual forma que la red de morfoagallas pero presenta el valor más bajo de especialización

En las redes tróficas de los híbridos se observa un cambio en la estructura con un mayor número de morfoagallas diferentes y parasitoides, la mayoría de las interacciones de las morfoagallas son débiles (menor abundancia); sus redes están constituidas por mayor número de morfoagallas únicas representando el 60 % y de parasitoides únicos con 68 %, siendo las redes (morfoagallas y parasitoides) las más especialistas del complejo *Q. affinis*–*Q. laurina*. Los encinos híbridos tienen un rol fundamental en la comunidad de insectos inductores de agallas y parasitoides del complejo híbrido al estar albergando mayor número de especies a comparación de las redes tróficas de las especies progenitoras, creando una estabilidad en el

ecosistema, siendo un nicho donde hay mayor colonización de insectos inductores de agallas y parasitoides, el promedio de enlaces por nodo fue el mayor en la red trófica de los parasitoides e intermedio en la red de las morfoagallas, la conectancia de sus redes tróficas fue baja por tener un mayor número de especies de insectos inductores de agallas y parasitoides, lo que afecta en la transferencia de energía al nivel trófico superior. Se ha demostrado que las interacciones débiles son importantes porque magnifican la variación espacio-temporal de las comunidades a evaluar (Berlow, 1999).

Se ha determinado que el 80 % de las avispas de la familia Cynipidae presentan una alta especificidad hacia sus plantas hospederas en norte América (Burks, 1979; Nieves-Aldrey, 2001). Esta especificidad se ha relacionado con la química secundaria de los hospederos (Abrahamson *et al.*, 2003; Germinara *et al.*, 2011) lo que nos indica que hay elección de planta hospedera constituyendo la materia prima para la evolución recíproca de nuevas relaciones insecto - planta, pudiendo conducir a procesos coevolutivos (Contreras 1999). Con el supuesto de que las poblaciones especializan sus interacciones con otras especies (Thompson, 2003). El significado adaptativo de esta especialización de alimento tiene ventajas como el incremento de la eficiencia en la eliminación de la toxicidad de sustancias nocivas de las plantas (Whittaker & Feeny, 1971), así como el incremento del desarrollo de la descendencia sobre una especie de planta, reduciendo la posibilidad de adaptación a otros hospederos e incremento de la eficiencia en la búsqueda de hospederos (Futuyma, 1983). Siendo la red con mayor especialización la que está en un mayor riesgo de extinción (Devictor, et al. 2008). Se ha documentado que especies relacionadas filogenéticamente pueden compartir características en los patrones en las redes tróficas ya que estas se adaptaron conduciendo a la coevolución (Agrawal 2007). Llevando también a que las zonas de hibridación sean sitios de origen de nuevos taxos, distintos de las dos especies progenitoras (Arnold, 1997).

La comunidad de insectos inductores de agallas de *Q. laurina* - se caracteriza por tener una menor abundancia de morfoagallas, la especialización de la red trófica de *Q. laurina* – morfoagallas es la menos especialista en sus interacciones, presenta el menor valor del promedio de enlaces por nodo, su conectancia es la más alta a causa de tener menor número de nodos, y tiene menor número de morfoagallas únicas a comparación de las redes tróficas de *Q. affinis* y los híbridos.

Price (1984) y Tscharrntke (1992) mencionan que la riqueza y coexistencia de especies de parasitoides en una comunidad está determinada por la heterogeneidad de la distribución de los recursos a lo largo del ecosistema y por la diferente respuesta de cada especie, conduciendo a la explotación de cierto grupo por cada especie de parasitoide. Esta hipótesis concuerda al intentar explicar la interacción de los complejos de parasitoides con sus hospederos inductores de agallas. Ehler (1992) sugirió que la estructura de la comunidad de parasitoides no depende exclusivamente de la densidad de hospederos, en donde la tasa de parasitismo rara vez se corresponde con las fluctuaciones poblacionales del hospedero. En nuestro trabajo se observa de que a pesar de que las dos especies de plantas progenitoras tienen mayor abundancia de agallas, no presentan mayor diversidad de parasitoides que los híbridos.

Se puede observar una alta proporción de parasitoides monófagos dentro de los tres grupos de plantas del complejo híbrido *Q. affinis* x *Q. laurina*, pudiéndose explicar como resultado de que las avispas inductoras de agallas han evolucionado en un conjunto muy diverso de características morfológicas de la agallas, como por ejemplo con pelos, cámaras larvales falsas, o cubiertas duras, lo cual ha demandado la especialización de sus parasitoides, lo que en consecuencia restringe el uso de hospederos alternativos (Bailey *et al.*, 2009).

En un estudio se evaluó la tasa de parasitismo en cinco hábitats en un gradiente con diferentes efectos de actividades antropogénicas y se encontró que el incremento de la diversidad de parasitoides y la estabilidad temporal fueron suficientemente fuertes en las tasas de parasitismo de los hospederos en tiempo, donde se encontró que la diversidad está correlacionada positivamente con el grado de parasitismo (Tylianakis *et al.*, 2006).

La estructura de las redes de los tres grupos de plantas, indica que hay una fuerte dependencia de la estructura de la red, hacia el nivel trófico inferior. En nuestro caso, se encontró un patrón diferencial entre los tres grupos de plantas por genotipo, y no se encontró un número elevado de especies polífagas de herbívoros ni de parasitoides. Los análisis presentados permiten comprender que las diferencias genéticas entre estos tres grupos de *Quercus* determinan la estructura y su composición de las redes tróficas de los herbívoros y sus parasitoides.

CONCLUSIONES

- Las redes tróficas encino-morfoagallas y morfoagallas-parasitoides cambia a lo largo del gradiente geográfico de distribución de las seis poblaciones colectadas.
- Las redes tróficas entre los encinos y los IIA, y entre los IIA y sus parasitoides muestran cambios en su estructura y complejidad en correlación con la estructura genética del complejo *Q. affinis-Q. laurina*.
- La variación genética entre árboles individuales puede tener consecuencias muy importantes para gremios de insectos especialistas y de sus parasitoides, de manera tal que los efectos se pueden propagar a lo largo de todo el ecosistema,

DISCUSIÓN GENERAL

En este estudio se analizó el efecto de la estructura genética en un complejo de encinos mexicanos, *Quercus affinis* y *Q. laurina* sobre la comunidad de insectos inductores de agallas (IIA) y sus parasitoides. El complejo formado por estas dos especies de encinos ha sido previamente descrito a través de estudios morfológicos y moleculares, y se ha documentado que existe una zona de hibridación entre estas dos especies situada en la porción oriental del Eje Neovolcánico Transversal y en el norte de Oaxaca (González-Rodríguez *et al.*, 2004, 2005). A lo largo de esta zona de hibridación ocurre una transición gradual en los caracteres genéticos y morfológicos de una especie a la otra (Ramos-Ortiz *et al.* en revisión). En este trabajo se observó que la estructuración de esta zona de hibridación tiene un efecto significativo sobre la comunidad de IIA, el cual es un gremio altamente especialista de herbívoros (Maldonado-López *et al.*, 2013). También se observó un efecto, aunque menos marcado, sobre la comunidad de parasitoides de los IIA, gremio situado en el tercer nivel trófico.

Los análisis de los datos se realizaron utilizando dos diferentes perspectivas. Primero se realizaron análisis tradicionales de riqueza y abundancia de IIA, comparando cada una de las seis poblaciones de encinos muestreadas a lo largo del gradiente geográfico que representa el área de distribución de las dos especies y la zona de hibridación. Estos análisis mostraron que las poblaciones situadas en el centro del gradiente geográfico (es decir en la zona de hibridación), tienen una mayor riqueza y abundancia de morfoagallas, así como una mayor proporción de morfoagallas únicas. Sin embargo, la riqueza y la abundancia promedio de parasitoides no difirió entre poblaciones, aunque las poblaciones de la zona de hibridación también mostraron una tendencia a tener mayor número total de especies de parasitoides.

La asignación genética de los individuos mediante ocho pares de microsatélites nucleares permitió obtener información adicional. En primer lugar, se hizo evidente que todas las poblaciones incluyen en proporciones considerables, individuos con ancestría mezclada

que pueden ser clasificados como híbridos. Adicionalmente, se identificaron pocos individuos que pudieran ser clasificados como *Q. laurina* puros, lo que podría indicar que la dirección del flujo génico es preponderantemente de *Q. affinis* a *Q. laurina*.

Utilizando como criterio de comparación la asignación genética de los individuos, no se encontraron diferencia en la riqueza de IIA. Sin embargo en la abundancia de IIAi se encontró que los híbridos son intermedios entre *Q. affinis* que presentó la mayor abundancia y *Q. laurina*, al correlacionar individualmente la abundancia de cada morfoagalla con el score genético de cada individuo se encuentra que las ocho morfoagallas más abundantes (que representan el 83% de todas las agallas contabilizadas) mostraron correlaciones significativas con el genotipo de los encinos. Este resultado pone de manifiesto efectos muy importantes de la estructura genética del complejo *Q. affinis*-*Q. laurina* sobre la comunidad de IIA. El índice de Bray-Curtis reveló que en términos generales la comunidad de IIA es más parecida entre *Q. affinis* y los híbridos (73%) que entre *Q. laurina* y los híbridos (25%). Finalmente, *Q. affinis* y *Q. laurina* tienen una similitud de únicamente 5% en sus comunidades de IIA.

Con respecto a los parasitoides, se encontró que los individuos híbridos estuvieron asociados con un número mayor de especies que los individuos asignados a las dos especies progenitoras, aunque la riqueza y la abundancia promedio no difirió significativamente entre los tres grupos de plantas. Los parasitoides incluyen especies con diferentes grados de especialización, pero en general pueden atacar a varias especies de IIA. Por lo tanto, nuestros resultados sugieren que la estructura genética del complejo entre *Q. affinis* y *Q. laurina* tiene efectos menores sobre el tercer nivel trófico que sobre la comunidad altamente especializada de IIA.

Por su parte, en el segundo capítulo se realizaron análisis utilizando un enfoque de redes tróficas. Este enfoque, que se ha venido desarrollando vigorosamente durante los últimos años, permite realizar de forma integrada una representación funcional de las interacciones que se dan en comunidades complejas entre varios niveles tróficos (Espinoza-Olvera et al. 2013). Estos análisis mostraron que la complejidad de las redes tróficas encino-morfoagallas y

morfoagallas-parasitoides cambia a lo largo del gradiente geográfico de distribución de las seis poblaciones colectadas. En particular, las poblaciones situadas en el centro del gradiente geográfico (zona de hibridación) mostraron redes tróficas más complejas con los IIA y sus parasitoides. Por ejemplo, en la población Tizapán, situada en el extremo norte del gradiente geográfico, la red trófica entre los encinos y los IIA, así como entre los IIA y los parasitoides, se caracterizó por una especialización baja, mientras que las redes tróficas correspondientes de la población Santa Inés, situada en el extremo sur del gradiente, se caracterizaron por una alta especialización.

Igualmente, las redes tróficas realizadas de acuerdo con la asignación genética de los individuos mostraron diferencias muy importantes en la estructura de las redes tróficas entre los tres grupos de plantas (*Q. affinis*, híbridos, *Q. laurina*). El anidamiento de la red fue mucho en la red de *Q. affinis* en cambio de las de *Q. laurina* y los híbridos. En cambio, la conectancia fue mucho menor en los híbridos. El número promedio de enlaces por nodo fue mayor en la red de *Q. affinis*, intermedio en los híbridos y menor en *Q. laurina*. Finalmente, la especialización de la red es mayor en los híbridos.

Todas estas evidencias ponen de manifiesto que la variación genética entre árboles individuales puede tener consecuencias muy importantes para gremios de insectos especialistas y de sus parasitoides, de manera tal que los efectos se pueden propagar a lo largo de todo el ecosistema, tal y como ha sido demostrado para especies del género *Populus* (Bangert *et al.*, 2006; Wimp *et al.*, 2004; 2005). Además muestra que las consecuencias ecológicas y evolutivas de la hibridación en plantas trascienden a las propias especies directamente involucradas, y que pueden afectar la diversidad y abundancia de otros muchos organismos, así como sus interacciones y los patrones de flujo de energía entre ellos.

CONCLUSIONES

1. El proceso de hibridación en el complejo *Quercus affinis*-*Q. laurina* ha generado una gran variación genotípica de forma tal que incluso poblaciones aparentemente puras muestran la presencia de algunos individuos con herencia mezclada.
2. La variación y estructura genética del complejo *Q. affinis*-*Q. laurina* tiene efectos significativos sobre la estructura de la comunidad de insectos inductores de agallas y en menor medida sobre la comunidad de insectos parasitoides de los IIA.
3. Las redes tróficas entre los encinos y los IIA, y entre los IIA y sus parasitoides muestran cambios en su estructura y complejidad en correlación con la estructura genética del complejo *Q. affinis*-*Q. laurina*.

Figura 2.9. Catálogo de morfoagallas del complejo *Q. affinis* - *Q. laurina*.



MORFO 1



MORFO 2



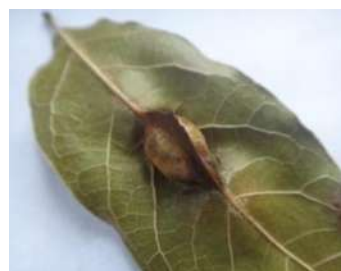
MORFO 3



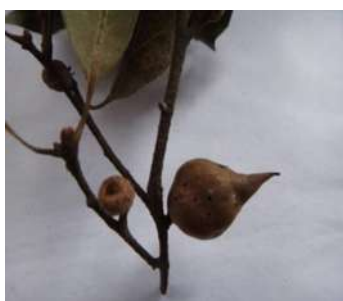
MORFO 4



MORFO 5



MORFO 6



MORFO 7



MORFO 8



MORFO 9



MORFO 10



MORFO 11



MORFO 12



MORFO 13



MORFO 14



MORFO 15



MORFO 16



MORFO 17



MORFO 18



MORFO 19



MORFO 20



MORFO 21



MORFO 22



MORFO 23



MORFO 24





MORFO 25



MORFO 26



MORFO 27



MORFO 28



MORFO 29



MORFO 30



MORFO 31



MORFO 32



MORFO 33



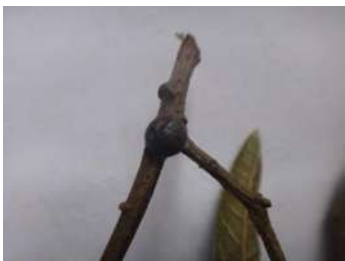
MORFO 34



MORFO 35



MORFO 36



MORFO 37



MORFO 38



MORFO 39



MORFO 40



MORFO 41



MORFO 42



MORFO 43



MORFO 44

LITERATURA CITADA

- Abrahamson, W.G.; M.D, Hunter, W.Melika, y P.W. Price, 2003. **“Cynipid gall-wasp communities correlate with oak chemistry”**. *Journal of Chemical Ecology* 29: 209-23.
- Agrawal, A.A. 2007. **Macroevolution of plant defence strategies**. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 103–109.
- Albarrán-Lara, A. L., Mendoza-Cuenca L. S. Valencia-Ávalos, A. González-Rodríguez y K. Oyama. 2010. **Leaf fluctuating asymmetry increases with hybridization and introgression between *Quercus magnoliifolia* and *Quercus resinosa* (Fagaceae) through an altitudinal gradient in Mexico**. *International Journal of Plant Science* 171:310-322.
- Aldrich P. R., Michler C. H. Sun W. y J. Romero-Severson. 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. Oxford UK. 232.
- Askew R. R. 1961. **On the biology of the inhabitants of oak galls of Cynipidae (Hymenoptera) in Britain**. *Transactions of the Society for British Entomology*. 14: 237-268.
- Atmar, W., and B. D. Patterson. 1993. **The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat**. *Oecologia* 96:373–382.
- Bacilieri, R., A. Ducousso R. J. Petit and A. Kremer. 1996. **Mating system and asymmetric hybridization in a mixed stand of European oaks**. *Evolution* 50: 900-908.

- Bailey, J., K. Wooley S.C. Lindroth, R. L. y T. G. Whitham. 2006. **Importance of species interactions to community heritability: A genetic basis to trophic - level interactions.** *Ecology Letters* 9:78 - 85.
- Bailey, R., Schönrogge, K., Cook, J., melika, G., Csóka, G., Thuróczy, C. & Stone, G. 2009. **Host niches and defensive extended phenotypes structure parasitoid wasp communities.** *PLoS Biology*. 7:179-181.
- Bangert, R., K. G. J. Allan R. J. Turek, G. M. Wimp, N. Meneses, G. D. Martinsen, P. Keim and T. G. Whitham. 2006. **From genes to geography: a genetic similarity rule for arthropod community structure at multiple geographic scales.** *Molecular Ecology* (15): 4215–4228
- Bangert, R. K. y T. G. Whitham. 2007. **Genetic assembly rules and community phenotypes.** *Evolutionary Ecology* 21:549-560
- Barton N. H., And G. M. Hewitt. 1985 . **Analysis of hybrid zones.** *Annual Review of Ecology and Systematics* 16 : 113
- Bascompte J, Jordano P, Melian C.J, Olesen J.M. 2003. **The nested assembly of plant–animal mutualistic networks.** *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 100, 9383–9387
- Berlow E.L., S.A. Navarrete, C.J. Briggs, M.E. Power, and B.A. Menge. 1999. **Quantifying variation in the strengths of species interactions.** *Ecology* 80: 2206-2224.

- Berlow, E. L. 1999. **Strong effects of weak interactions in ecological communities.** *Nature* 398:330–334.
- Blüthgen, N., F. Menzel & N. Blüthgen. 2006. **Measuring specialization in species interaction networks.** *BMC Ecology* 6:6-9.
- Boecklen, W.J. and Spellnberg, R., 1990. **Structure of herbivore communities in two oak (*Quercus* spp.) hybrid zones.** *Oecologia* 85: 92 – 100.
- Borgatti, S. P., & Everett, M. G. 1997. **Network analysis of 2-mode data.** *Social Networks.* 19(3): 243-269.
- Bouček Z. 1988. **Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera): A Biosystematic Revision of Genera of Fourteen Families,with a Reclassification of Species.** *CAB International, Wallingford UK* 832.
- Brower J. E.;Zar,J.H.and N. V. E, Carl,1997.**Field and laboratory methods for general ecology.** *McGraw Hil USA* 273.
- Bruschi P., Vendramin G. G., F. Bussotti y P. Grossoni. 2000. **Morphological and molecular differentiation between *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus pubescens* Willd. (*Fagaceae*) in northern and central Italy.** *Ann. Bot.* 85: 325-333.
- Bruschi P., G. Vendramin, F. G Bussotti and P. Grossoni. 2003. **Morphological and molecular diversity among Italian populations of *Quecus petraea* (Fagaceae).** *Annals of Botany* 91:707-716.

- Boecklen, W. J. y K. C. Larson. 1994. **Gall-forming wasp (Hymenoptera: Cynipidae) in an oak hybrid zone: testing hypotheses about hybrid susceptibility to herbivores.** In: Price PW, Mattson WJ, Baranchikov YN (eds) *The ecology and evolution of gall-forming insects*. North Central Forest Experimental Station, Forest Service, USDA, St. Paul, Min., 110–120
- Burks, B.D., 1979. **“Superfamily Cynipoidea” Catalog of Hymenoptera in America north of Mexico. 1. Symphyta and Apocrita (Parasitica).** *Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.* pp. 1045-1107
- Burger D. 1975. **Cenomanian spores and pollen grains from Bathurst Island, northern territory, Australia.** En Norvick, M.S. & D. Burger (Eds.). *Palynology of the Cenomanian of Bathurst Island, Northern Territory, Australia*. Bureau of Mineral Resources, *Bull.* 151:1-169.
- Bush, G. L. 1975. **Modes of animal speciation.** *Annual Review of Ecology and Systematics* 6:339 -364.
- Cameron, R. A. D. y M. Redfern. 1978. **Population dynamics of two hymenopteran parasites of the yew gall midge *Taxomyia taxi* (Inchbald)** *Ecological Entomology*, 3: 265-272.
- Chapin, F., Zavelta E. Eviner V. Naylor R. Vitousek P. Reynolds H. Hooper D. Lavorel S. Sala O. Hobbie S. Mack M. y S. Diaz. 2000. **Consequences of changing biodiversity.** *Nature* 405:234–242

- Csóka, G.; Stone, G.N.; Melika, G. 2005. **Ecology and Evolution of gall-inducing Cynipidae**. *Biology, ecology and evolution of gall-inducing arthropods*. Science Publishers, Inc. Enfield, New Hampshire, USA. 569-636.
- Díaz N.B., Gallardo F.E. y S. P. Durante. 2002. **Estado del conocimiento de los Cynipoidea en la Región Neotropical (Hymenoptera)**. In: Costa, C. Vanin, S.A., Lobo, J.M. & Melic, A. 231-237.
- Dodd R.,S. y N. Kashani. 2003. **Molecular differentiation and diversity among the California red oaks section Lobatae**. *Theoretical and Applied Genetics*.107: 884 – 892.
- Dodd R., S.A.-Rafii A. y Z. S. Bojovic. 1993. **Chemosystematic study of hybridization in California live oak: Acorn steroids**. *Biochemical Systematics and Ecology* 21: 467–473.
- Dreger- Jauffret, F. y J. D. Shorthouse. 1992. **Diversity of gall-inducing insects and their galls**. In *Biology of Insect- Induced Galls*, J. D. Shorthouse y O. Rohfritsh (eds.). Oxford University Press, New York 8-33.
- Ehler, L. E. 1992. **Guild analysis in biological control**. *Environmental Entomology* 21: 26-40.
- Elton, C. S. 1927. **Animal ecology**. Sidgwick & Jackson. Londres
- Force, D. C. 1974. **Ecology of insect host - parasitoid communities**. *Science* 184: 624-632.
- Force, D. C. 1985. Competition among parasitoids of endophytic hosts. *The American Naturalists*, 126: 440-444.

- Fritz R., S. Nichols-Orians C.M. y S. J. Brunsfeld 1994. **Interspecific hybridization of plants and resistance to herbivores: hypothesis, genetics, and variable responses in a diverse herbivore community.** *Oecologia* 97:106–117.
- Floate K. D. y T. G. Whitham. 1993. **The “hybrid bridge” hypothesis: host shifting via plant hybrid swarms.** *Am Nat* 141:651–662.
- Force D. C. 1974. **Ecology of insect host-parasitoid communities.** *Science* 184: 624-632.
- Force, D. C. 1985. **Competition among parasitoids of endophytic hosts.** *The American Naturalist* 126: 440-444.
- Futuyma, D. J., and G. C. Mayer. 1980. **Non-allopatric speciation in animals.** *Systematic Zoology* 29:254–271.
- Futuyma, D. 1983. **Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants.** *Coevolution*, Sinauer Associated Publishers, Massachusetts. 207–231.
- Futuyma, D. J., M. C. Keese, and D. J. Funk. 1995. **Genetic constraints on macroevolution: the evolution of host affiliation in the leaf beetle genus *Ophraella*.** *Evolution* 49:797–809.
- Germinara, G.S.; A. De Cristofaro, y G. Rotundo, 2011. **“Chemical cues for host location by the chestnut gall was *Dryocos muskuriphilus*”.** *Journal of Chemistry Ecology*, 37: 49-56.

- Godfray H.C.J. 1994. ***Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology***. Princeton University Press.
- Gonzalez-Rodriguez, A., Arias, D. M., Valencia, S y Oyama, K. 2004. **Morphological and RAPD analysis of hybridization between *Quercus affinis* and *Quercus laurina* (Fagaceae) two Mexican red oaks**. *American Journal of Botany* 91: 401-409.
- González-Rodríguez, A., & Oyama, K. 2005. **Leaf morphometric variation in *Quercus affinis* and *Q. laurina* (Fagaceae), two hybridizing Mexican red oaks**. *Botanical Journal of the Linnean Society* 147: 427-435.
- González-Villarreal, L. M. 1986. **Contribución al conocimiento del género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de Jalisco**. *Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara, México*. 240.
- Gonzalez-Rodriguez, A., Arias, D. M., Valencia, S y K. Oyama. 2004. **Morphological and RAPD analysis of hybridization between *Quercus affinis* and *Quercus laurina* (Fagaceae) two Mexican red oaks**. *American Journal of Botany* 91: 401-409.
- González-Rodríguez, A., y K. Oyama. 2005. **Leaf morphometric variation in *Quercus affinis* and *Q. laurina* (Fagaceae), two hybridizing Mexican red oaks**. *Botanical Journal of the Linnean Society* 147: 427-435.
- González Villarreal L. M. 1986. **Contribuciones al conocimiento del género *Quercus* en el estado de Jalisco. Colección Flora de Jalisco**. Instituto de Botánica. Universidad de Guadalajara. Zapopan.240.

Grant, V. 1981. **Plant Speciation**. New York: Columbia University Press.

Grant V. 1989. **Especiacion vegetal**. Columbia University Press. 2da. Edición.
Edit. Limusa. México, D. F. México. 587.

Gugerli F., Walser J.C. Dounavi K. Holderegger R. y R. Finkeldey. 2007. **Coincidence of small-scale spatial discontinuities in leaf morphology and nuclear microsatellite variation of *Quercus petraea* and *Q. robur* in a mixed forest**. Annals of Botany, 99, 713-722.

Hardin J.W. 1975. **Hybridization and introgression in *Quercus alba***. Journal of the Arnold Arboretum 56: 336-363.

Hammer O. Harper, D.A.T; Ryan, P.D. 2001. **PAST Paleontological Statistics Programa de cómputo**. <http://folk.uio.no/ohammer/past/> (Accesada en septiembre del 2013).

Harrison R.G., R. and D.M. 1989. **Mosaic hybrid zones and the nature of species**. Speciation and its consequences. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Hawkins, B. A. y R. D. Goeden. 1984. **Organization of a parasitoid community associated with a complex of galls on *Atriplex* spp. in southern California**. Ecological Entomology 9: 271-292.

Hawkins, B. A. y J. H. Lawton. 1987. **Species richness for parasitoids of British phytophagous insects**. Nature 326: 788-790.

- Hawkins B. A. 1988. Species diversity in the third and fourth trophic levels: Patterns and mechanisms. *Journal of Animal Ecology* 57: 137-162.
- Hawkins, B. A. 1990. **Global patterns of parasitoid assemblage size.** *Journal of Animal Ecology* 59: 57-72.
- Hawkins B.A. y W. Sheehan. 1994. ***Parasitoid Community Ecology.*** Oxford University Press.
- Jaccard, P. 1908. **Nouvelles recherches sur la distribution florales.** *Bull. Soc. Vaudoise Sci. Natl.* 44: 223-270.
- Jensen, J.S., Orsum, R., Dohn, B., Uldum, S., Worm, A.M. and Lind, K. 1993. **Mycoplasma genitalium: a cause of male urethritis.** *Genitourin. Med.*, 69, 265–269.
- Jonsson, B.G. 2001. **A null model for randomization test of nestedness in species assemblages.** *Oecologia*, 127: 309–313.
- Johnson, M.T.J. y A. A. Agrawal. 2005. **Plant genotype and the environment interact to shape a diverse arthropod community on evening primrose (*Oenothera biennis*).** *Ecology* 86:874-885.
- Jones J.H. 1986. **Evolution of the fagaceae: the implications of foliar features.** *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73:228-275.
- Joshi A. y J. N. Thompson. 1995. **Trade-offs and the evolution of host specialization.** *Evol Ecol* 9:82–92.

- Kaartinen, R., Roslin, T. 2011. **Shrinking by numbers: landscape context affects the species composition but not the quantitative structure of local food webs.** *Journal of Animal Ecology* 80:622-631.
- Keddy, P. A. 1992. **Assembly and response rules: two goal for predictive community ecology.** *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164
- Kleinschmit, J. R. G., R. Bacilieri, A. Kremer, and A. Roloff. 1995. **Comparison of morphological and genetic traits of pedunculate oak (*Q. robur* L.) and sessile oak (*Q. petraea*).** *Silvae Genetica* 44: 256–269.
- La Salle J. 2005. **Biology of gall inducers and evolution of gall induction in Chalcidoidea (Hymenoptera: Eulophidae, Eurytomidae, Pteromalidae, Tanaostigmatidae, Torymidae.** *Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods.* Science Publishers 503–533.
- Lawler S., P. y P. J. Morin. 1993. **Food web architecture and population dynamics in laboratory microcosms of protists.** *American Naturalist* 141:675-686
- Lexer C, Joseph J.A., van Loo M., Barbara T., Heinze B., Bartha D., Castiglione S., Fay M.F. y C.A Buerkle. 2010. **Genomic admixture analysis in European *Populus* spp. reveals unexpected patterns of reproductive isolation and mating.** *Genetics*, 186, 699–712.
- Liljeblad, J. y F. Ronquist 1998. **A phylogenetic analysis of higher-level gall wasp relationships (Hymenoptera: Cynipidae).** *Systematic Entomology*, 23: 229-252.
- Lojewski, N.R., Fischer D.G., Bailey J.K. Schweitzer J.A. Whitham T.G. and S.C. Hart. 2009. **Genetic basis of aboveground productivity in two native *Populus* species and their hybrids.** *Tree Physiology* 29:1133–1142.

- Loreau, M. 2000. **Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances.** *Oikos* 91:3–17.
- Luke M. Evans., Gerard J. Allan, M. Stephen, A. Shuster, Scott Woolbright y Thomas G. Whitham. 2008. **Tree hybridization and genotypic variation drive cryptic speciation of a specialist mite herbivore.** *Evolution* 62(12):3027-3028.
- Mani M. S. 1964. **The ecology of plant galls.** Dr. W. Junk, Publishers. The Hague, India. 434.
- McCann K. 2000. **The diversity-stability debate.** *Nature* 405:228–233
- Mallet J. 2007. **Hybrid speciation.** *Nature* 466: 279–283
- Marroquín de la Fuente J.S. 1976. **Vegetación y florística del noreste de México. I. Aspectos sinecológicos en Coahuila.** *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 36: 69–101.
- Martinsen, G. D. and T. G. Whitham. 1994. **More birds nest in hybrid cottonwood trees** *Wilson Bulletin* 106 - 474 .
- Memmott, J., y H. C. J. Godfray. 1994. **The use and construction of parasitoid webs. In: Hawkins.** *Parasitoid Community Ecology.* Oxford University Press, Oxford 300–318.
- Messina, A., Neri, M., Perosa, F., Caggese, C., Marino, M., Caizzi, R. y V. De Pinto 1996. **Cloning and chromosomal localization of a cDNA encoding a mitochondrial porin from *Drosophila melanogaster*.** *FEBS Lett.* 384(1): 9-13.

- Messina F., J. Richards J. H. y E. D. McArthur. 1996. **Variable responses of insects to hybrid versus parental sagebrush in common gardens** *Oecologia* 107:513–521
- Mitter C., B. Farrell B. y D. J. Futuyma. 1991. **Phylogenetic studies of insect-plant interactions: insights into the genesis of diversity.** *Trends Ecol Evol* 6:200–203.
- Meyer, J.R. 1998. **Complexity with in a cecidocole community.** <http://www.cals.ncsu.edu/course/ent591k/galls.html#galls>. (Accesada en octubre 2013).
- Muller C. H. 1952. **Ecological control of hybridization in *Quercus*: A Factor in the mechanism of evolution.** *Evolution* 6(2):147-161.
- Newman M, Thompson C, Roberts AP. 2006. **Helping practitioners understand the contribution of qualitative research to evidence-based practice.** *Evidence-based Nursing* 9: 4-7.
- Nieves A. J. L. 1998. **Insectos que inducen la formación de agallas en las plantas. Una fascinante interaccione ecológica y evolutiva.** *Boletín SEA* 23:3-12.
- Nieves-Aldrey, J. L. 2001. **Hymenoptera, Cynipidae. En: *Fauna Ibérica*, vol. XVI. Ramos, M.A. et al. (eds). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid 636 pp**
- Nieves -Aldrey, J. L. y R. R. Askew. 2002. **Calcidoideos(Hym., Chalcidoidea) asociados a agallas de Aylacini y Diplolepidini (Hym., Cynipidae) en España.** *Boletín de la Asociación Española de Entomología* 26 (1-2):11-37
- Nieves-Aldrey, J. L., Ibañez A. y E. Medianero. 2008. **Richness and composition of gall-inducing arthropods at Coiba National Park, Panama.** *Revista de Biología Tropical* 56:1269-1286.

- Noyes, J. S. 1990. **The number of described chalcidoid taxa that are currently regarded as valid.** *ChalcidForu* 13: 9-10.
- Noyes J. S. 2003. Universal Chalcidoidea Database. World Wide Web electronic Publication. www.nhm.ac.uk/entomology/chalcidoids/index.html (acceso 10-Oct-2005)
- O'Neill, R., V. DeAngelis D. L. Waide, J. B., y T. F. Allen. 1986. **A hierarchical concept of ecosystems.** *Princeton University Press, Princeton.* 33-40
- Paschke M., Abs C. y Schmid B. 2002. **Relationship between population size, allozyme variation, and plant performance in the narrow endemic Cochlearia bavarica.** *Conservation Genetics* 3:131-144.
- Patterson, B.D. & Brown, J.H. 1991. **Regionally nested patterns of species composition in granivorous rodent assemblages.** *Journal of Biogeography*, 18: 395–402.
- Peñaloza B. Ramirez. J.M, Gonzalez Rodriguez A. Mendoza B. Cuenca L., Caron H., Kremer A. y K. Oyama. 2010. **Interspecific gene flow in a multispecies oak hybrid zone in the Sierra Tarahumara of Mexico.** *Annals of* pp 11.
- Price, P. W. 1984. *Insect ecology*. 2nd ed. Wiley InterScience. New York. 607.
- Price P. W. y K. M. Clancy. 1986. **Interactions among three trophic levels: gall size and parasitoid attack.** *Ecology* 67 (6): 1593-1600
- Pujade-Villar, J., A. Equihua-Martínez, E. G. Estrada-Venegas y C. Chagoyán-García. 2009. **Estado de conocimiento de los Cynipini en México (Hymenoptera: Cynipidae), perspectivas de estudio.** *Neotropical Entomology* 38(6): 809–821.

Quicke D L.J. 1997. **Parasitic wasp.** Chapman & Hall. London 470

Rand D. M. y R. G. Harrison. 1989. **Ecological genetics of a mosaic hybrid zone: mitochondrial, nuclear, and reproductive differentiation of crickets by soil type.** *Evolution* 43, 432–449.

Raman, ASchaefer C. W. y T. M. Withers. 2005. **Galls and gall inducing arthropods: an overview of their biology, ecology and evolution.** In *Biology, ecology, and evolution of gallinducing arthropods*, A. Raman, C. Schaefer y T. Withers (eds.). Science, India 1-33.

Ramos G., P. Frutos F., J., y A. R. Mantecón. 1998. **Los compuestos secundarios de las plantas en la nutrición de los herbívoros.** *Arch. Zootec.* 47: 597-620.

Redfern, M. And Askew, R. R.1992. **Plant Galls.** Rich-mond Publishing Company, Slough

Rieseberg, L.H. y N.C. Ellstrand. 1993. **What can molecular and morphological markers tell us about plant hybridization.** *Critical Reviews in Plant Sciences* 12:213-241.

Rieseberg, L. H., and J. F. Wendel. 1993 . **Introgression and its consequences in plants. In Hybrid zones and the evolutionary process.** Oxford University Press, New York, New York USA 70 - 109

Rieseberg, L. H. 1997. **Hybrid origins of plant species.** *Annual Review in Ecology and Systematics.* 28:359-389.

Rieseberg, L. H. and S. E. Carney. 1998. **Plant hybridization.** *New Phytologist* 140(4):599-624.

- Ronquist, F. 1994. **Evolution of parasitism among closely related species: phylogenetic relationships and the origin of inquilinism gall wasps (Hym.: Cynipidae).** *Evolution* 48(2):241-266
- Rieseberg L.H. y N.C. Ellstrand. 1993. **What can molecular and morphological markers tell us about plant hybridization.** *Critical Reviews in Plant Sciences* 12:213-241.
- Rodríguez-Gironés, M.A. & Santamaria, L. 2006. **A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presenceabsence matrices.** *Journal of Biogeography*, 33, 924–935.
- SAS Institute. 1995. **JMP statistics and graphics guide, Version 3.1.** Carey, North Carolina: SAS Institute Inc
- Scareli-Santos, C., Herrera-Arroyo, M. L., Sánchez-Mondragón, M. L., González-Rodríguez, A., Bacon, J., y Oyama, K. 2007. **Comparative analysis of micromorphological characters in two distantly related Mexican oaks, *Quercus conzattii* and *Q. eduardii* (Fagaceae), and their hybrids.** *Brittonia* 59: 37-48.
- Shoemaker D., D. Ross K.G., y M. L. Arnold. 1996. **Genetic structure and evolution of a fire ant hybrid zone.** *Evolution* 50, 1958–1976.
- Shorthouse, J. D. 1973. **The insect community associated with rose galls of *Diplolepis polita* (Cynipidae, Hymenoptera).** *Quaestiones entomologicae*, 9: 55-98.

- Schweitzer, J.A., Bailey, J.K., Fischer, D.G., LeRoy, C. J., Lonsdorf, E.V., Whitham, T.G. y S.C. Hart. 2008a. **Soil microorganism - plant interactions; Heritable relationship between plant genotype and associated microorganisms** *Ecology* 89:773-781.
- Spellenberg, R. 1974. **Chromosome number as an indication of relationships of *Astragalus*, section *Strigulosi* (Leguminosae).** *The Southwestern Naturalist* 18: 393-396.
- Stebbins G. L. 1947. **Types of polyploids: Their classification and significance.** *Advances in Genetics* 1: 403–429.
- Stebbins G.L. 1959. **The role of hybridization in evolution.** *Proc Am Phil Soc* 03:231251.
- Stiling P. y A. M. Rossi. 1994. **The window of parasitoid vulnerability to hyperparasitism: template for parasitoid community structure.** *Parasitoid Community Ecology*. Oxford University Press, Oxford. 228-244.
- Stiling, P., and A. M. Rossi. 1996. **Complex effects of genotype and environment on insect herbivores and their enemies.** *Ecology* 77:2212–2218.
- Stiling, P., and T. I. Bowdish. 2000. **Direct and indirect effects of plant clone and local environment on herbivore abundance.** *Ecology* 81:281–285.
- Stone, G. H. y J. M. Cook. 1998. **The structure of cynipid oak galls: patterns in the evolution of an extended phenotype.** *Proceedings of the Royal Society of London B*. 265:979- 988.

- Tabarelli, M., Mantovani, W. & C.A. Peres. 1999. **Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil.** *Biological Conservation* 91: 119-127.
- Tavares-Cromar, A. F. & D. D. Williams. 1996. **The importance of temporal resolution in food web analysis: evidence from a detritus-based stream.** *Ecological Monographs* 6:91-113
- Thompson J.N. 1988. **Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects.** *Entomol Exp Appl* 47:3–14.
- Thompson, J.N. 1994. **The Coevolutionary Process.** *University of Chicago Press, Chicago.*
- Thompson J.N. 1996. **Trade-offs in larval performance on normal and novel hosts.** *Entomol Exp Appl* 80:133–139.
- Thompson, J.N. 2005. **The Geographic Mosaic of Coevolution.** *University of Chicago Press, Chicago.*
- Tovar-Sánchez E. and K. Oyama. 2006. **Community structure of canopy arthropods associate**
- Tscharntke T. 1992. **Fragmentation of Phragmites habitats, minimum viable population size, habitat suitability, and local extinction of moths, midges, flies, aphids, and birds** *Conservation Biology* 6: 530 – 536.

- Tovar-Sánchez, E. and K. Oyama. 2004. **Natural hybridization and hybrid zones between *Q. crassifolia* and *Q. crassipes* (Fagaceae) in Mexico: morpho-logical and molecular evidence.** *American Journal of Botany* 91:1352-1363.
- Tovar Sánchez E. & Oyama K. 2006. **Community structure of canopy arthropods associated to *Quercus crassifolia* x *Quercus crassipes* species complex.** *Oikos* 112:370-381.
- Tscharntke T. 1992. **Coexistence, tritrophic interactions and density dependence in a species rich parasitoid community.** *Journal of Animal Ecology* 61:59-67.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., A. Kruess, y C. Thies. 2002. **The contribution of small habitat fragments to the conservation of insect communities of grassland cropland landscape mosaics.** *Ecological Applications*, in press.
- Tucker J. M. 1968. **Identify of the oak tree at Live Oak Tanks, Joshua Tree National Monument.**
- Tylianakis, J.M., Tscharntke, T. y A. M. Klein. 2006. **Diversity, ecosystem function, and stability of parasitoid–host interactions across a tropical habitat gradient.** *Agroecology* 87(12):3047-3049.
- Ulrich, D., & Brockbank, W., Johnson, D., Sandholtz, K., & Younger, J. 2008. **Competencies: Mastery at the intersection of people and business.** *Colorado: Society for Human Resource Management.*
- Valbuena-C Arabana, M., S. C. González-Martínez, O. J. Hardy, And L. Gil. 2007. **Fine-Scale Spatial Genetic Structure In Mixed Oak Stands With Different levels of hybridization.** *Molecular Ecology* 16: 1207 – 121

- Valencia S. 1994. **Contribución a la delimitación taxonómica de tres especies del género *Quercus* subgénero *Erythrobalanus***. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., México.
- Valencia A. S. 2004. **Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México**. *Boletín Sociedad Botánica de México* 75: 33-53.
- Van Veen F., J. F. Morris R. J. y H. C. J. Godfray. 2006. **Apparent competition, quantitative food webs, and the structure of phytophagous insect communities**. *Annu. Rev. Entomol.* 51: 187-208.
- Veldtman R. y M. A. McGeoch. 2003. **Gall-forming insect species richness along a non-scleromorphic vegetation rainfall gradient in South Africa: the importance of plant community composition**. *Austral Ecology* 28:1-13.
- Weis A. E. 1983. **Patterns of parasitism by *Torymus capite* on host distributed in small patches**. *Journal of Animal Ecology* 52: 867-877.
- Weld, L. 1952. **Cynipoidea(Hym.)**. *Ann Arbor, Michigan, publ. autor.* 1905-1950.
- Whitham T. G., Morrow, P. A. and B. M. Potts. 1994. **Plant hybrid zones as centers of biodiversity. The herbivore community of 2 endemic Tasmanian eucalypts**. *Oecologia* 97 : 481-4.
- Whitham T., G. Bailey J., K. J. A. Schweitzer JA .2006. **A framework for community and ecosystem genetics: From genes to ecosystems**. *Nature Reviews Genetics*, 7, 510-523.

- Whittaker RH, Feeny PP. 1971. **Allelochemicals: chemical interactions between species.** *Science. Biostatistical analysis* 171:757–770
- Wiebes-Rijks, A.A., and Shorthouse, J.D. 1992. **Ecological relationships of insects inhabiting cynipid galls.** In *Biology of insect induced galls.* Oxford University Press, New York. 238-257.
- Wimp G.M., S. Wooley, R.K. Bangert, W. P. Young, G. D. Martinsen, P. Keim, B. Rehill, Lindroth R.L. y T. G. Whitham. 2007. **Plant genetics predicts intra-annual variation in phytochemistry and arthropod community structure** *Mol Ecol* 16:5057–5069.
- Winemiller, K. O., y Polis, G. A. 1996. **Food webs: what can they tell us about the world?** **En: Food webs: integration of patterns & dynamics.** Chapman & Hall, Nueva York.
- Winemiller, K. O. y G. A. Polis. 1996. **Food webs: what can they tell us about the world** **En: Food webs: integration of patterns & dynamics.** G. A. Polis y K. O. Winemiller eds. Chapman & Hall, Nueva York. California. *Madroño* 19:256-266.

Agradecimientos

- A la participación de Edél Atondo, Maritza Salas del programa delfín en las colectas de campo así como a mis compañeros de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Al CONACyT por otorgarme mi beca de maestría y Proyectó: SEP-CONACyT CB-105 755 "Efecto de la hibridación en la estructura de la comunidad de artrópodos y herbívoros en tres complejos híbridos del género *Quercus* en México" 2011-2014.