



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE
SAN NICOLÁS DE HIDALGO**

Coordinación de Estudios de Posgrado



**PROGRAMA INSTITUCIONAL DE DOCTORADO EN
CIENCIAS BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE BIOLOGÍA

EFFECTO DE LA HIBRIDACIÓN EN EL COMPLEJO *Quercus magnoliifolia* X *Q. resinosa* SOBRE LA COMPOSICIÓN DE ENSAMBLAJES TRÓFICOS DE INDUCTORES DE AGALLAS Y PARASITOIDES

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(CONSERVACIÓN Y MANEJO DE RECURSOS NATURALES)**

P R E S E N T A

M. C. GRISELDA PÉREZ LÓPEZ

**DIRECTOR DE TESIS:
Dr. PABLO CUEVAS REYES**

**CO-DIRECTOR DE TESIS:
Dr. ANTONIO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ**

MORELIA, MICHOACÁN. MAYO 2016

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para realizar mis estudios de doctorado.

A mis asesores el Dr. Pablo Cuevas Reyes y el Dr. Antonio González Rodríguez, gracias una vez más, por permitirme formar parte de su equipo de trabajo, gracias por su apoyo, dedicación, consejos y paciencia, que me brindaron a lo largo del desarrollo de este trabajo.

A los miembros de mi mesa sinodal: Dra. Cecilia Díaz Castelazo, Dr. Horacio Cano Camacho, Dr. Ken Oyama Nakagawa. Gracias por su tiempo y por sus aportaciones a lo largo del desarrollo de esta tesis.

A los alumnos que integran el Laboratorio de Interacciones Bióticas de la Facultad de Biología, UMSNH, coordinado por el Dr. Pablo Cuevas Reyes, por el apoyo en las colectas de campo durante dos años.

Al Dr. Edmundo Barbosa López, profesor investigador de la Facultad de Biología, UMSNH, por el apoyo en la identificación de los insectos parasitoides.

A mi esposo Jaime y mi hermoso hijo Leo, por todo su amor, paciencia, comprensión y apoyo para seguir adelante y poder culminar este trabajo, LOS AMO.

CONTENIDO

i.	Resumen General	4
ii.	Summary	5
iii.	Introducción General	6
iv.	Pregunta científica e Hipótesis	10
v.	Objetivos	10
vi.	Resultados	11
	Capítulo I: Effects of plant hybridization on the structure and composition of a highly rich community of cynipid gall wasps: the case of the oak hybrid complex <i>Quercus magnoliifolia</i> x <i>Quercus resinosa</i> in Mexico	
	Abstract	11
	Introduction	12
	Materials and methods	13
	Results	16
	Discussion	20
	Appendix	22
	References	26
	Capítulo II: Redes tróficas de insectos inductores de agallas y sus parasitoides presentes en un complejo híbrido de encinos.	
	Resumen	30
	Introducción	32
	Materiales y métodos	34
	Resultados	36
	Discusión	40
	Literatura citada	46
	Leyendas de figuras	52
	Figuras	53
	Tablas	57
vii.	Discusión General	60
viii.	Conclusiones Generales	64
ix.	Literatura Complementaria	65

i. RESUMEN GENERAL

La estructura de una comunidad de herbívoros puede ser afectada por diversos factores bióticos y abióticos. Recientemente, la variación genética de las especies de plantas se ha considerado como un factor biótico más que determina no sólo la riqueza y composición de las comunidades de insectos herbívoros, sino también la estructura y diversidad de interacciones que mantienen los insectos herbívoros con los niveles tróficos superiores. Las zonas de hibridación presentan altos niveles de variación genética y representan un mosaico de caracteres fenotípicos. Por lo tanto, resultan un sistema de estudio ideal para evaluar los efectos de la variación genética en poblaciones de plantas sobre la estructura y composición de insectos inductores de agallas, así como la estructura de las redes tróficas. Las preguntas que nos planteamos fueron: (i) ¿La hibridación interespecífica entre plantas del género *Quercus* provoca cambios en la estructura de la comunidad de insectos inductores de agallas; (ii) ¿La hibridación entre *Q. magnoliifolia* y *Q. resinosa* incrementa la complejidad de las redes tróficas de los insectos inductores de agallas y sus parasitoides?. El sistema de estudio fue el complejo híbrido formado por *Q. magnoliifolia* y *Q. resinosa* que se encuentra en el volcán de Tequila, Jalisco, México. Los individuos de *Q. resinosa* e híbridos presentaron una menor diversidad genética. La mayor diversidad de insectos inductores de agallas se encontró en los individuos híbridos. Se encontraron 48 morfoespecies de insectos inductores de agallas, de las cuales, 14 fueron únicas a un grupo de plantas y 8 de éstas se encontraron exclusivamente en las plantas híbridas. La estructura genética de este complejo híbrido de encinos afecta significativamente la diversidad y la composición de la comunidad de sus insectos inductores de agallas asociados, sugiriendo que los individuos híbridos están probablemente actuando como potenciales vertederos y puentes para la colonización de plantas hospederas por estas especies de insectos. Dentro del complejo híbrido, la estructura de cada subred mostró patrones muy particulares y diferenciales entre los tres grupos de plantas. En general encontramos que las subredes de individuos híbridos presentan una mayor diversidad de interacciones y enlaces, así como una mayor abundancia de insectos inductores de agallas y parasitoides. En general las subredes presentan una topología anidada, permitiendo la persistencia de las especies de insectos inductores de agallas y sus parasitoides minimizando el efecto de la competencia interespecífica.

Palabras claves: Hibridación, *Quercus*, redes tróficas, estructura de la comunidad, inductores de agallas.

ii. SUMMARY

The structure of a community of herbivores may be altered because of various biotic and abiotic factors. Recently the genetic variation of plants has been considered as a factor that determines the richness and composition of communities of herbivorous insects, also the structure and diversity of interactions in the upper trophic levels, such as insects inducing galls and their parasitoids. The hybrid zones study systems are ideal for the study of the effect of genetic variation of plants on the structure of insects inducing galls, and the structure of food webs with gall inducing insects and their parasitoids. Whereas the species *Quercus* generated have high levels of hybridization, are an ideal system to study these effects, also the unique partnership they have with insects inducing galls (Hymenoptera: Cynipidae). The question we asked ourselves is, interspecific hybridization in plants causes changes in community structure of insects inducing galls, generating more complex networks ?. The study system was integrated by *Q. magnoliifolia* and *Q. resinosa* hybrid complex, and is located in the volcano of Tequila, Jalisco, Mexico. We found less genetic diversity in hybrid individuals and individuals *Q. resinosa*, also hold a greater richness of inducing galls, due to changes in the genetic structure of the phenomenon effect hybridization. Hybrid individuals hold a higher proportion of exclusive galls in relation to identified individuals in parents, result checking opening for a wider range of new niches for these insects in hybrid individuals.

The structure of each subwebs, have very special and differential patterns between food webs. In general we find that the subwebs of hybrid individuals have a greater diversity of species interactions and links, as well as a greater abundance of inducing galls and parasitoids. Generally they have a nested subwebs topology, allowing species persistence inductors galls and parasitoids minimizing the effect of interspecific competition. The hybrid complex formed by *Q. magnoliifolia* x *Q. resinosa*, clearly has an impact on the richness and community structure of insects inducing galls (IIG).

iii. INTRODUCCIÓN GENERAL

La estructura de la comunidad de insectos herbívoros está determinada por factores abióticos como la temperatura, la humedad o la fertilidad del suelo, y por factores bióticos como la arquitectura, la defensa química, la calidad nutricional y la composición genética de las plantas (Larson y Whitham 1997, Davis y Schultz 2001, Tschardtke *et al.* 2002, Cuevas-Reyes *et al.* 2004, Whitham *et al.* 2006). Particularmente, algunos estudios han demostrado que los patrones de abundancia de insectos herbívoros se ven afectados por caracteres de las plantas hospederas, algunos de los cuales derivan de diferencias genéticas, confiriéndoles un grado de resistencia o susceptibilidad hacia los herbívoros (Fritz y Price 1988, Dungey *et al.* 2000). Por lo tanto, la estructura de una comunidad de herbívoros puede verse alterada debido al fenómeno de hibridación entre especies de plantas, el cual es muy común (Eckenwalder 1984, Floate 2004, Rieseberg y Brunfeldt 1992).

La hibridación es un fenómeno natural que se define como el cruce entre individuos pertenecientes a poblaciones que difieren en al menos un carácter heredable, produciendo descendencia fértil (Harrison 1990). Por lo tanto, la hibridación es un proceso importante en la evolución de las plantas (Wendel *et al.* 1991), debido a que favorece el incremento de la variación genética al igual que procesos evolutivos como la especiación (Rieseberg y Wendel 1993).

La hibridación en plantas puede tener consecuencias importantes a nivel de la comunidad de organismos que interactúan con éstas, debido a que la variación genética entre diferentes individuos híbridos e individuos progenitores puros, puede tener un efecto en los niveles tróficos superiores, representados por organismos tales como parasitoides y depredadores o en interacciones mutualistas (Pimentel 1961, Greenstone 1984, Preszler y Boecklen 1994, Fritz 1995, Eisenbach 1996, Wimp y Whitham 2001). Debido a que las zonas de hibridación de plantas representan sitios con alta actividad ecológica y evolutiva, éstos procesos pueden derivar en atributos nuevos que promuevan nuevos hábitats y/o sitios potenciales para ser colonizados por una gran diversidad de artrópodos (Tovar y Oyama 2006a). Las zonas de hibridación resultan ser sistemas genéticamente muy diversos y por lo tanto, son excelentes para estudiar los efectos de la diversidad genética en los hospederos sobre la comunidad de insectos herbívoros (Boecklen y Spellenberg 1990, Wimp *et al.* 2005).

Particularmente, el género *Quercus* (Fagaceae) es uno de los grupos más diversos de árboles de los bosques templados con más de 500 especies distribuidas en todo el

mundo. En particular, México es considerado uno de los centros de diversificación del género *Quercus* (Muller y McVaugh 1972, Rzedowski 1978, Nixon 1993). Este género también es reconocido por su alta capacidad de hibridación (Boecklen y Spellenberg 1990, Preszler y Boecklen 1994, González-Rodríguez *et al.* 2004, Tovar-Sánchez y Oyama 2004). Además, los encinos se han reportado como hospederos primarios de una gran diversidad de insectos herbívoros (Stone *et al.* 2002), como son los insectos inductores de agallas (Hymenoptera: Cynipidae) (Ronquist y Liljeblad 2001).

La inducción de agallas en plantas es considerada una de las interacciones más complejas entre insectos y plantas (Cuevas-Reyes *et al.* 2004). La inducción de agallas en tejidos vegetales es el resultado de una interacción químico-ecológica entre plantas e insectos generando procesos de hipertrofia (i. e. crecimiento anormal de las células) e hiperplasia (i. e. multiplicación anormal de las células) en las plantas, culminando con el desarrollo de estructuras anormales de los tejidos vegetales denominados agallas (Foss y Rieske 2004, Hernández-Soto *et al.* 2015). Por lo tanto, las agallas se definen como estructuras anormales de partes de los tejidos u órganos de las plantas que se desarrollan por la reacción específica a la presencia o actividad de un organismo inductor (frecuentemente un insecto) (Meyer 1987, Shorthouse y Rohfritsch 1992).

La mayoría de los cinípidos (i. e. familia Cynipidae, orden Hymenoptera), son inductores de agallas obligados de encinos (Stone *et al.* 2002). Esta asociación avispa-encino es altamente específica, debido a que cada especie de insecto inductor de agallas está asociada a una especie de planta hospedera, así como a un tipo de tejido vegetal, además de que la forma de la agalla es característica de la especie inductora de agallas (Dodson y George 1986, Floate *et al.* 1996, Cuevas-Reyes *et al.* 2007). La familia Cynipidae es la segunda familia más diversa de inductores de agallas después de la familia de dípteros Cecidomyiidae (Stone *et al.* 2002). Globalmente, un estudio reciente estimó que la riqueza de insectos inductores de agallas puede llegar hasta 120,000 especies (Espirito Santo y Fernandes 2007), haciendo de este grupo uno esencial para los estudios ecológicos.

Los insectos inductores de agallas discriminan entre especies estrechamente relacionadas de hospederos. Por ejemplo, estudios en sistemas híbridos de especies de *Quercus* (Aguilar y Boecklen 1992), *Salix* (Fritz *et al.* 1994) y *Populus* (Floate y Whitham 1995, Evans *et al.* 2012) han demostrado que los insectos inductores de agallas pueden distinguir entre plantas hospederas híbridas e individuos de las especies progenitoras en las zonas de hibridación.

Fritz *et al.* (1994) sugieren cuatro hipótesis generales de uso de plantas híbridas por herbívoros en relación a las plantas progenitoras: (i) la hipótesis de “susceptibilidad”, que predice que plantas híbridas soportan más herbivoría que las plantas progenitoras, lo cual se asocia a un incremento de estrés en la zona de hibridación, resultando en una mayor susceptibilidad de las plantas así como una mayor diversidad de recursos para soportar más especies (Whitham *et al.* 1994); (ii) la hipótesis de “resistencia”, que predice que plantas híbridas soportan menor herbivoría que las plantas progenitoras, lo cual se ha atribuido a diferencias en la arquitectura del hospedero, morfología foliar y rango geográfico de la planta (Boecklen y Spellenberg 1990, Aguilar y Boecklen 1992); (iii) la hipótesis “aditiva”, que sugiere niveles de herbivoría intermedios entre plantas híbridas y progenitores, debido a que los híbridos heredan rasgos de resistencia de ambas especies ; y finalmente (iv) la hipótesis de “dominancia”, donde los niveles de herbivoría son similares entre plantas híbridas y una de las especies progenitoras, esto ocurre principalmente en hábitats con gradientes altitudinales (Messina *et al.* 1996).

Diversos estudios han documentado la abundancia y riqueza de agallas inducidas por avispas con respecto a la riqueza y abundancia de sus plantas hospederas (Cuevas-Reyes *et al.* 2004; Starzomski *et al.* 2008, Santos de Araújo *et al.* 2013), la calidad de las plantas (Genimar-Reboucas *et al.* 2003, Egan y Ott 2007; Maldonado-López *et al.* 2015), otros insectos herbívoros y sus enemigos naturales (Veldtman y McGeoch 2003, Cuevas-Reyes *et al.* 2004b, Prior y Hellmann 2010), y factores abióticos, tales como el estrés hídrico (Stone *et al.* 2002). Mientras que los estudios enfocados sobre la estructura de insectos inductores de agallas en complejos híbridos de plantas, aún es muy escaso, particularmente en encinos.

Poco se conoce acerca de la importancia de la variación genética de poblaciones de diferentes especies sobre la dinámica poblacional y las interacción entre especies (Underwood 2009, Cook-Patton *et al.* 2011). Por ejemplo, el papel que juega la variación fenotípica y genética dentro de una población sobre la estructura de la red trófica de una comunidad ha sido poco estudiado (Moya-Laran 2011). Algunos estudios han demostrado que la variación genética de las plantas influye en los ensamblajes de artrópodos (Johnson *et al.* 2006, Whitham *et al.* 2006, Crawford *et al.* 2007, Underwood, 2009, Schädler *et al.* 2010, Smith *et al.* 2011), así como en las interacciones entre especies (Mooney y Agrawal, 2008; Mooney, 2011) y en los niveles tróficos superiores, tales como parasitoides, depredadores o mutualistas (Pimentel 1961, Greenstone 1984, Preszler y Boecklen 1994, Fritz 1995, Eisenbach 1996, Wimp y Whitham 2001).

Otros enfoques de estudio para determinar el efecto de la variación genética de plantas sobre el ensamblaje de artrópodos, a través de diferentes niveles tróficos, las redes tróficas proporcionan una descripción de la estructura de la comunidad reflejando una diversidad de aproximaciones y preguntas ecológicas que incluyen información de presencia-ausencia de las relaciones entre especies (Polis *et al.* 1996). Las redes tróficas cuantitativas ofrecen una clara descripción de la estructura de la comunidad incluyendo datos de todos los enlaces entre los niveles tróficos y asociaciones expresadas en términos de densidad, abundancia y riqueza (Memmott *et al.* 1994). Por lo tanto, resultan ideales para el estudio de gremios de insectos herbívoros y parasitoides donde se muestran los vínculos, los recursos alimenticios e interacciones entre los niveles tróficos (Van Veen *et al.* 2006). El entendimiento de la estructura de gremios de insectos y redes tróficas es de gran importancia por que provee información de cómo las comunidades o ecosistemas responden a perturbaciones, cambios ambientales y otros efectos generados por actividades antropogénicas (Berlow 1999, Tabarelli *et al.* 1999). Sin embargo, se desconoce cómo es la composición y estructura de las redes tróficas y sus cambios en complejidad en sistemas híbridos de plantas.

De tal forma que la hibridación en plantas puede tener consecuencias importantes a nivel de la comunidad de organismos asociados, debido a la variación genética entre diferentes especies de plantas hospederas (Pimentel 1961, Greenstone 1984, Preszler y Boecklen 1994, Fritz 1995, Eisenbach 1996, Wimp y Whitham 2001). La diversidad genética es un componente clave que tradicionalmente se ha estudiado en relación a los procesos evolutivos, pero muy poco desde la perspectiva de sus consecuencias ecológicas en comunidades naturales. El presente proyecto de investigación resulta ser pionero en el estudio de nuevos paradigmas en ecología como es la genética de las comunidades. El alto grado de hibridación entre las diferentes especies del género *Quercus* ofrece un sistema ideal para estudiar las respuestas de la variación genética en complejos híbridos sobre la estructura y composición de las redes tróficas de insectos herbívoros altamente especializados como los insectos inductores de agallas y sus parasitoides. Además, el estudio de características genéticas de las plantas hospederas y su relación con interacciones ecológicas ha sido pobremente evaluado en la literatura y permite entender los mecanismos y procesos que mantienen la biodiversidad.

iv. PREGUNTA CIENTÍFICA

¿La hibridación interespecífica en plantas provoca cambios en la estructura de la comunidad de insectos inductores de agallas, generando redes tróficas más complejas?

HIPÓTESIS

La estructura genética de los complejos híbrido afecta diferencialmente a la estructura de la comunidad de insectos inductores de agallas y sus parasitoides, de forma que individuos genéticamente parecidos tendrán una estructura de insectos similar. Las plantas híbridas pueden representar nuevos nichos para la posible colonización de estos insectos, que puede reflejarse en redes tróficas más complejas en comparación con las de los individuos pertenecientes a las especies progenitoras.

v. OBJETIVO GENERAL

Determinar la relación entre la estructura genética en el complejo híbrido *Quercus magnoliifolia* x *Q. resinosa* y la estructura de la comunidad de insectos inductores de agallas y las redes tróficas de estas plantas.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Determinar la estructura y composición de la comunidad de insectos inductores de agallas (morfoespecies de agallas) presente en el complejo híbrido.
- Determinar la identidad genética de cada especie de planta hospedera, e identificar si la estructura y composición de insectos inductores de agallas está asociada con la diferenciación genética de plantas dentro del complejo híbrido.
- Evaluar si existe variación en las redes tróficas de insectos inductores de agallas y sus parasitoides en el complejo *Quercus magnoliifolia* x *Q. resinosa*.



Effects of plant hybridization on the structure and composition of a highly rich community of cynipid gall wasps: the case of the oak hybrid complex *Quercus magnoliifolia* x *Quercus resinosa* in Mexico

Griselda Pérez-López¹ · Antonio González-Rodríguez² · Ken Oyama³ · Pablo Cuevas-Reyes¹

Received: 8 January 2016 / Revised: 22 February 2016 / Accepted: 3 March 2016 /
Published online: 11 March 2016
© Springer Science+Business Media Dordrecht 2016

Abstract The richness and composition of herbivore communities can be influenced by the genetic variation of host plants. Hybrid plant populations are ideal to test these effects because they usually harbor high genetic variation and display a mosaic of phenotypic characters. The goal of this study was to examine the effect of hybridization between two Mexican white oaks, *Q. magnoliifolia* and *Q. resinosa*, on the composition and diversity of the associated cynipid gall wasp community. We used eight nuclear microsatellite markers to genotype 150 oak individuals sampled at three different altitudes at the Tequila volcano and conducted monthly samplings of galls in each individual over the course of 2 years. A Bayesian assignment analysis indicated genetic admixture between the two oak species at the study site and allowed classifying individuals as *Q. magnoliifolia*, *Q. resinosa* or hybrids. Gall morphospecies richness was significantly higher in the hybrids, intermediate in *Q. magnoliifolia* and lower in *Q. resinosa*. Overall, 48 different gall morphospecies were found, with 21 of them being shared among the three groups of plants, 13 between two groups of plants, and 14 were unique to one group of plants, with eight of these being found in hybrids. Several of the shared galls showed differences in abundance among plant groups. Therefore, genetic structure in this oak complex significantly influences the diversity and composition of the associated gall wasp community, and hybrid individuals are probably acting as potential sinks and bridges for the colonization of plant hosts by these highly specialized insect species.

Communicated by Raphael K. Didham.

✉ Pablo Cuevas-Reyes
pcragalla@gmail.com

¹ Laboratorio de Ecología de Interacciones Bióticas, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Ciudad Universitaria, 58030 Morelia, Michoacán, Mexico

² Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Col. Ex-Hacienda de San José de la Huerta, 58190 Morelia, Michoacán, Mexico

³ Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Morelia, UNAM, Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Col. Ex-Hacienda de San José de la Huerta, 58190 Morelia, Michoacán, Mexico

Keywords Bayesian assignment · Microsatellites · Fagaceae · Hybrid sink hypothesis · Cynipids

Introduction

The diversity and structure of herbivorous insect communities usually have been explained by abiotic factors such as temperature, humidity and soil fertility, as well as by biotic factors with bottom-up effects, like plant diversity, plant architecture, chemical defense and nutritional quality of hosts (Larson and Whitham 1997; Tschamtkke et al. 2002; Cuevas-Reyes et al. 2004a; Whitham et al. 2006). In addition, the top-down effects of natural enemies have been considered important (Cooper and Rieske 2010; Maldonado-López et al. 2015a). Only recently, the richness and composition of the herbivore community have been associated with the intra- and interspecific genetic variation of plants (Booth and Grime 2003; Morin 2003; Wade 2003). For example, Wimp et al. (2004) found that almost 60 % of the variation in arthropod diversity could be explained by differences in the genetic diversity of *Populus* host trees. In another study, Johnson and Agrawal (2005) showed experimentally that the genotypic variation of *Oenothera biennis* was the main factor that explained variation in the diversity and structure of the arthropod community associated with this plant. However, a significant effect of the genotype-by-habitat interaction was also observed.

Hybrid zones are ideal systems to study the effects of host-plant genetic variation on the community of associated herbivores. Hybrid plant populations usually harbor high genetic variation and display a mosaic of phenotypic characters that can be intermediate between parental populations, identical to one of the parental populations, extreme or novel (Rieseberg and Ellstrand 1993; Arnold 1997). As a result of this variation, herbivore communities associated with hybrid plant populations could hypothetically be a combination of the herbivore communities of both parental populations, be more similar to the community of one of the parental populations than to the other, or be extreme in terms of species abundance and composition (Whitham et al. 1994, 1999; Johnson and Agrawal 2005; Johnson et al. 2006). In the latter case, hybrid populations could show a lower abundance or diversity of associated herbivores than both parental populations, as Boecklen and Spellenberg (1990) found in hybrids between oak species in Mexico. Alternatively, higher herbivore abundance or even novel interactions with herbivore species not associated with either of the parental populations could exist (Whitham et al. 1994, 1999; Dungey et al. 2000; Hochwender and Fritz 2004; Wimp et al. 2005; Nakamura et al. 2010). Therefore, plant hybridization can significantly influence the ecology and evolution of plant-herbivore interactions (Fritz et al. 1994).

The genus *Quercus* (Fagaceae) is a highly diverse group of woody plants with temperate origin that is also known for a high frequency of interspecific hybridization (Boecklen and Spellenberg 1990; González-Rodríguez et al. 2004; Tovar-Sánchez and Oyama 2004). The genus includes between 300 and 600 species distributed throughout the northern hemisphere (Jones 1986). Mexico is considered a main center of diversification of *Quercus* (Rzedowski 1978; Nixon 1993), with a total number of species of about 161, and 86 endemics (Valencia 2004).

Oaks also host a great diversity of herbivorous insects (Stone and Schönrogge 2003). Particularly notorious are the highly specialized cynipid gall wasps (Hymenoptera:

Cynipidae) (Ronquist and Liljeblad 2001). More than 80 % of the approximately 1000 species of cynipids is associated with oak species (Stone et al. 2002). This interaction is highly specific in terms of the oak species used and the particular organ of induction. Galls are more frequent on leaves and twigs, but also form on flowers, fruits branches, stems and roots (Abrahamson et al. 2003; Stone and Schönrogge 2003; Maldonado-López et al. 2015a). In addition, each wasp species induces a particular gall with a distinct morphology and structure, which is mainly controlled by the insect (Crespi et al. 1997; Nyman et al. 2000; Stone and Schönrogge 2003). Related to their high specificity, cynipids are very sensitive to variation in their host-plants and it has been reported that they can discriminate among closely related host species (Boecklen and Spellenberg 1990; Aguilar and Boecklen 1992; Fritz et al. 1994; Floate and Whitham 1995; Evans et al. 2012). In general, galls induced by cynipid wasps on oak species are considerably more complex and diverse than galls induced on other host-plant groups (Dreger-Jauffret and Shorthouse 1992).

In Mexico, the frequent formation of hybrid zones among *Quercus* species with different degrees of relatedness (González-Rodríguez et al. 2004; Tovar-Sánchez and Oyama 2004; Albarrán-Lara et al. 2010; Peñaloza-Ramírez et al. 2010; Valencia-Cuevas et al. 2014) offers an excellent opportunity to analyze the effects of host-plant genetic variation on the composition and structure of highly diverse and complex communities of gall wasps. This information is relevant to understand the ecology and evolution of ecological interactions, as well as the processes and mechanisms that shape and maintain biological diversity. Therefore, the goal of this study was to examine the effect of hybridization in a complex of two Mexican white oaks, *Q. magnoliifolia* and *Q. resinosa*, on the composition and diversity of the cynipid gall wasp community. Hybridization between these two species has been previously analyzed at the Tequila volcano using morphometry and genetic markers (Albarrán-Lara et al. 2010). According to this previous study, *Q. magnoliifolia* individuals predominate at altitudes between 1400 and 1800 m, while *Q. resinosa* individuals mostly occur at 1700–2100 m. A proportion of individuals with mixed phenotypes are found between 1600 and 1800 m. Even though the two species are clearly distinguishable on the basis of morphological traits and also differ in ecological traits such as leaf phenology (Hernández-Calderon et al. 2013), genetic differentiation between them is low and a considerable proportion of individuals show evidence of introgression at all altitudes, independently of their phenotype (Albarrán-Lara et al. 2010).

In this study, we genotyped 150 individuals of the *Q. magnoliifolia*-*Q. resinosa* complex sampled at three different altitudes at the Tequila volcano and conducted monthly surveys over the course of 2 years to determine the richness and abundance of gall morphospecies associated with each tree. Our specific questions were the following: (1) What is the richness and structure of the community of gall-inducing insects associated to *Q. magnoliifolia* and *Q. resinosa* at the Tequila volcano? (2) How do parental species and hybrid plants compare in terms of richness and composition of their gall wasp communities?

Materials and methods

Study system

This study was carried out at the Tequila volcano, Jalisco state, Mexico (20°50'N, 103°5'W). At this site, *Quercus magnoliifolia* Née and *Q. resinosa* Liebm. are distributed

along an altitudinal gradient from about 1400 to 2100 m. *Q. magnoliifolia* occurs mostly from 1400 to 1800 m. It is a tree 5–25 m in height, characterized by large leaves 7.5–23 cm long and 3.5–13 cm wide, obovate in shape, lustrous and almost glabrous on the adaxial surface, tomentose on the abaxial surface and with glabrescent petioles (Arizaga et al. 2009). *Quercus resinosa* is distributed from 1700 to 2100 m. It is a tree 7–10 m in height with very large leaves 15–36 cm long and 5–26 cm wide, obovate in shape, rugous on the adaxial surface and pale-green or yellowish, tomentose on the abaxial surface and with densely tomentose petioles (Arizaga et al. 2009). Staminate flowers of both species are produced in March and April (González Villarreal 1986).

Sampling and classification of galls

Based on previous studies in this site (Albarrán-Lara et al. 2010; Hernández-Calderon et al. 2013), we sampled trees of the *Q. magnoliifolia*-*Q. resinosa* complex at three different altitudes: 1400–1500, 1600–1800 and 1900–2100 m. At each altitude, 50 trees were randomly chosen and marked with aluminum tags. Leaf and branch galls were sampled for each tree using a systematic-stratified design, collecting three branches of similar length (e.g. 70–80 cm) from the lower, medium and upper parts of the crown with a pruning pole. Sampling was performed monthly from July to February during 2 years (2011–2012 and 2012–2013). Inflorescences were not collected since these are produced in spring during a short period. All collected galls were classified as morphospecies according to their morphology and counted (Cuevas-Reyes et al. 2004a, b). The use of morphospecies assumes that each gall wasp species induces a particular gall with a unique morphology, and this seems to be the case in most cases (Cuevas-Reyes et al. 2004a, b; Araújo et al. 2013).

Genetic analysis

Five young intact leaves were collected from each tree for genetic analysis. Leaves were placed in plastic bags on ice in the field and transferred to a -80°C ultrafreezer in the laboratory. DNA extraction was performed using the DNeasy Plant Mini Kit (QIAGEN) following the manufacturer's instructions. Purified DNA was stored in deionized water at -20°C . DNA concentration was determined for each sample with a Qubit 2.0 (Life Technologies) fluorometer.

Genetic analysis was carried out using eight nuclear microsatellite loci previously employed to characterize this hybrid zone (Albarrán-Lara et al. 2010): QpZAG36, QpZAG110 (Steinkellner et al. 1997), QrZAG39 (Kampfer et al. 1998), GA-0C19, quru-GA-0C11, quru-GA-0M07, quru-GA-0I01 and quru-Ga-01C08 (Aldrich et al. 2003). Multiplex reactions were prepared with primers organized into two groups according to allele size range and fluorescent label. The first group was constituted with primers QpZAG36, QpZAG110, QrZAG39 and quru-GA-0C19, and the second group with primers quru-GA-0C11, quru-GA-0M07, quru-GA-0I01 and quru-Ga-01C08 (Albarrán-Lara et al. 2010). Reactions were prepared using the Multiplex PCR Kit (QIAGEN) in a final volume of 5 μl containing 2.5 μl Multiplex PCR Master Mix, 0.5 μl of primer mix, 1.5 μl deionized water and 0.5 μl of template DNA. The thermal cycling was conducted using an applied biosystems thermal cycler. The program consisted of one cycle at 95°C for 15 min and then 35 cycles, each with a denaturation step at 94°C for 30 s, alignment at 50°C for 1.5 min and extension at 72°C for 1 min. A final extension at 60°C for 30 min was included. One micro litre of PCR product was mixed with HI-DI formamide and 0.3 μl

GeneScan-500 LIZ as size standard and analyzed in an ABI-PRISM 3100-Avant capillary sequencer. Results were analyzed with the Peak Scanner Software v1.0 (Applied Biosystems) for final sizing of the amplified fragments.

To assign individuals to a genotypic class (i.e. pure parental or hybrid), data were subjected to a Bayesian assignment analysis in STRUCTURE ver. 2.1 (Pritchard et al. 2000). We used the admixture model with correlated allele frequencies without prior population information. The number of potential genetic groups (k) was set to vary from one to five with ten replicate runs for each value of k . Each run consisted of a burn-in period of 10^5 steps followed by 10^6 iterations. To select the most probable value of k for these data we followed the method of Evanno et al. (2005) based on the calculation of Δk , which represents the second-order rate of change of the likelihood function with respect to k . The Structure Harvester Web v. 0.6.93 software (Earl and von Holdt 2011) was used to obtain Δk . After this analysis, individuals were assigned to a genotypic class depending on their inferred admixture coefficient (q value). Trees with q values equal or higher than 0.8 were considered to belong to a single genetic group (i.e. the two parental species), and trees with q values between 0.19 and 0.79 were considered hybrids. Additionally, we estimated individual observed heterozygosity (i.e. the proportion of heterozygous loci out of the total number of loci analyzed) as an estimator of genetic variation for each tree. The program CERNICALIN was used for this purpose (Aparicio et al. 2006).

Statistical analysis

Individual observed heterozygosity values were compared among the three groups of plants (i.e. *Q. magnoliifolia*, *Q. resinosa* and hybrid) with an analysis of variance (ANOVA) after all individuals had been assigned to one group as explained above. The richness of the gall morphospecies community present in each of the three groups of plants was obtained using the program EstimateSWin820 (Colwell et al. 2012). Since the number of plants in the three categories differed, the richness value was standardized and compared using a rarefaction approach (Gotelli and Entsminger 2001).

For each individual tree, we also calculated the Shannon–Wiener diversity index on the basis of the gall morphospecies present and their abundance. Comparisons among the three groups of plants were performed for diversity values as well as total abundance of galls (independently of morphospecies) using non-parametric Wilcoxon tests (Sokal and Rohlf 1995). These tests were also used to compare the abundance of each gall morphospecies among plant categories. To determine if the proportions in the number of leaf/branch gall morphospecies differed among the plant groups, a Chi square test was used (Sokal and Rohlf 1995).

Associations between heterozygosity and the richness and total abundance of galls at the level of individual trees were evaluated with non-parametric Spearman correlation tests.

Finally, we used a logistic regression analysis with the CATMOD procedure (SAS 2000) (a general procedure for modelling categorical data), to determine the differences in the incidence of gall morphospecies according to morphological categories (i.e. discoidal, irregular, ellipsoidal, cylindrical, ornamented, bulbous, cottony, globular and pubescent) on *Q. magnoliifolia*, *Q. resinosa* and hybrids. The model used had two conditions as categorical independent variables (plant species and morphological categories) and the frequency of gall morphospecies as the dependent variable (Stokes et al. 2000).

Results

The results obtained with STRUCTURE followed by calculation of Δk with STRUCTURE HARVESTER clearly indicated that $k = 2$ is the most probable number of genetic groups (Fig. 1a). Considering these two main genetic groups, 30 individuals (24.6 %) were assigned as *Q. resinosa*, 35 (28.7 %) as *Q. magnoliifolia* and 57 (46.7 %) as genetically intermediate (Fig. 1b). The remaining 28 individuals could not be assigned due to failure with the amplification of some microsatellite loci. At the lower altitude (1400–1500 m), 29 of 43 analyzed individuals (67.4 %) were assigned as *Q. magnoliifolia*, 13 (30.2 %) as hybrids and one (2.3 %) as *Q. resinosa*. At the intermediate altitude (1600–1800 m) out of 42 individuals, 6 (14.3 %) were *Q. magnoliifolia*, 24 (57.1 %) hybrids and 12 (28.6 %) as

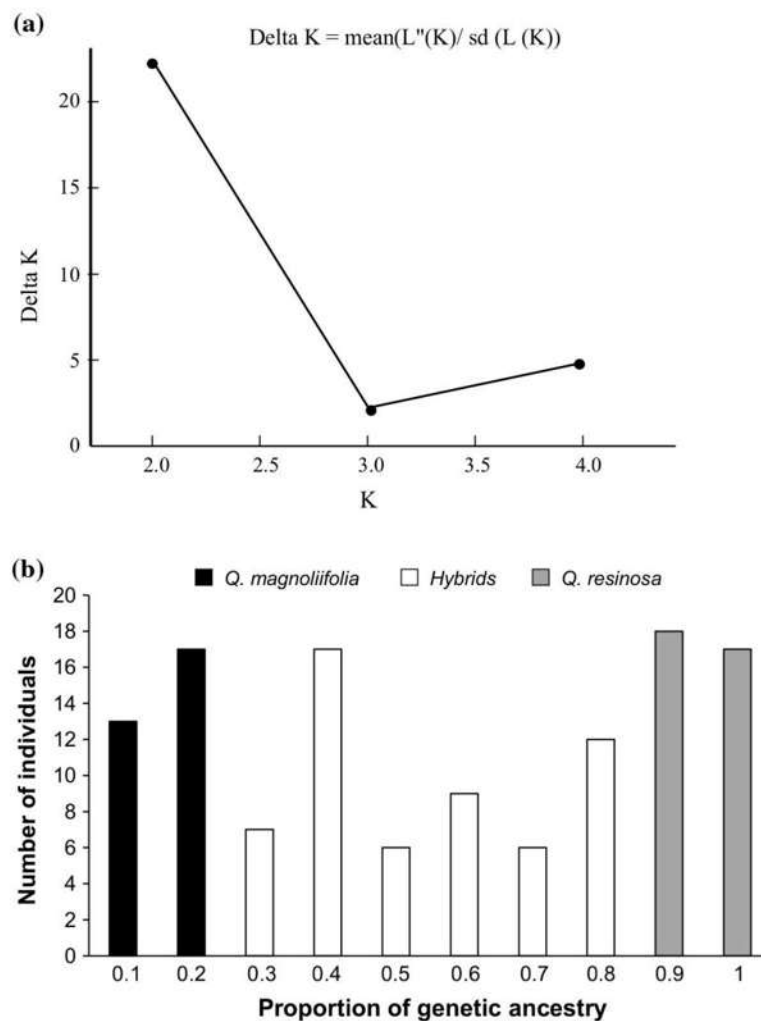


Fig. 1 Individual genetic ancestry in a Mexican hybrid oak complex. Number of genetic groups **a** genetic assignment of individuals sampled **b** black bars *Q. magnoliifolia*, white bars hybrids, gray bars *Q. resinosa*

were *Q. resinosa*. Finally, at the higher altitude (1900–2100) out of 37 individuals 20 (54 %) were hybrids and 17 (46 %) were *Q. resinosa*. Individuals assigned to *Q. magnoliifolia* were not observed at this altitude.

In total, we found 33 gall morphospecies on the *Q. magnoliifolia* group, 28 morphospecies on the *Q. resinosa* group and 42 morphospecies on the hybrids. The rarefaction analysis indicated that with a standard sample size of 30 for each of the three groups, gall morphospecies richness is significantly higher in the hybrids, intermediate in *Q. magnoliifolia* and lower in *Q. resinosa* (Fig. 2). In contrast, mean gall abundance per tree did not differ among the three groups of individuals ($\chi^2 = 0.42$; $P = 0.8$). However, there was a significant correlation between the number of gall morphospecies and the total gall abundance per individual (Spearman's $r = 0.79$; $P < 0.0001$) (Fig. 3).

There was a significant difference in genetic diversity levels ($F = 5.13$; $P = 0.007$), measured as individual heterozygosity, between the three groups of plants, with *Q. magnoliifolia* individuals having, on average, a higher individual heterozygosity (0.82 ± 0.023) than *Q. resinosa* (0.72 ± 0.025) and the hybrid group (0.74 ± 0.018), which did not differ among themselves. The number of gall morphospecies per individual was weakly correlated negatively with individual heterozygosity (Spearman's $r = -0.18$; $P = 0.04$) (Fig. 4), but not gall abundance per individual (Spearman's $r = 0.04$; $P = 0.6$).

Most of the gall morphospecies were foliar galls (75 % in *Q. magnoliifolia*, 79 % in hybrids and 93 % in *Q. resinosa*), while the rest of the morphospecies were branch galls (25 % in *Q. magnoliifolia*, 21 % in the hybrids and 7 % in *Q. resinosa*). These differences among plant groups in the proportion of morphospecies induced on each organ were significant according to a Chi square test ($\chi^2 = 6.28$; $P < 0.04$).

Of the total gall morphospecies registered, twenty-one (44 %) gall morphospecies were found to be shared among the three groups of plants, while six (12 %) were shared between *Q. resinosa* and the hybrids and seven (15 %) between *Q. magnoliifolia* and the hybrids (Table 1). No morphospecies were shared only between *Q. magnoliifolia* and *Q. resinosa*. Finally, five morphospecies (10 %) were exclusively found on *Q. magnoliifolia* (M₁₈, M₃₂, M₃₃, M₇₂, M₈₀), one (2 %) on *Q. resinosa* (M₇₆) and eight morphospecies (17 %) were unique to the group of hybrid individuals (M₂₁, M₂₃, M₇₀, M₇₅, M₈₁, M₈₂, M₈₄, M₈₅) (see Fig. 6 in Appendix).

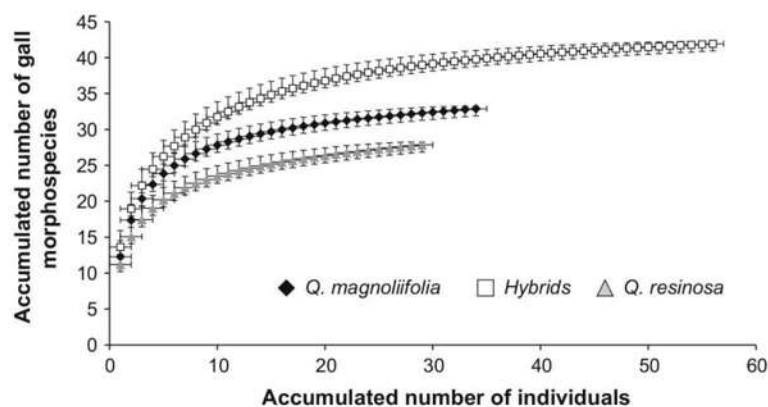


Fig. 2 Rarefaction curves plotting the number of accumulated oak individuals versus the number of accumulated sampled gall morphospecies. Triangles *Q. resinosa*; diamonds *Q. magnoliifolia*; boxes hybrids

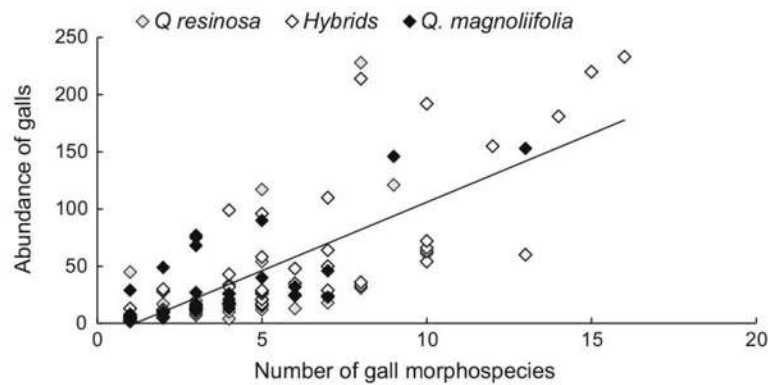


Fig. 3 Relationship between the number of gall morphospecies and total gall abundance per individual. *Black rhombuses* *Q. magnoliifolia*; *white rhombuses* hybrids; *gray rhombuses* *Q. resinosa*

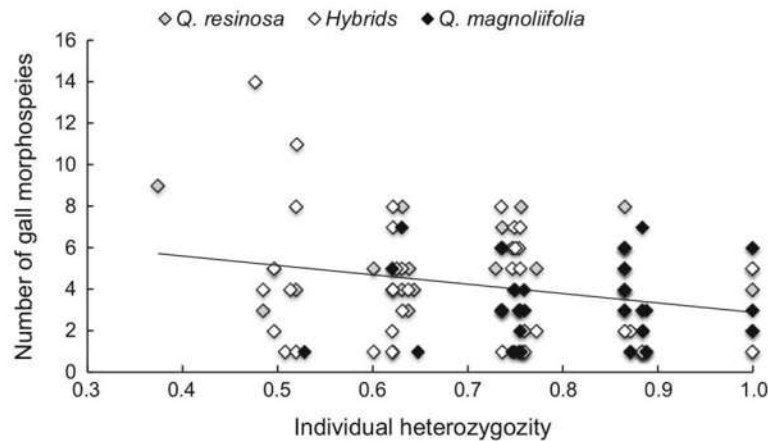


Fig. 4 Correlation analysis between the number of gall morphospecies per individual and individual heterozygosity. *Black rhombuses* *Q. magnoliifolia*; *white rhombuses* hybrids; *gray rhombuses* *Q. resinosa*

Some of the gall morphospecies that were shared among the three groups of plants or between two groups differed in their abundance in each group. Out of the 21 morphospecies shared among the three plant groups, four morphospecies (M_2 , M_{16} , M_{24} and M_{27}) showed significant differences in their mean abundance per individual (Table 1). M_2 and M_{27} were more abundant on *Q. magnoliifolia* trees, had intermediate abundance on hybrids and had a lower abundance on *Q. resinosa* individuals, while M_{16} had higher, intermediate and lower abundance on *Q. resinosa*, hybrid and *Q. magnoliifolia* individuals, respectively. Interestingly, M_{16} and M_{27} were the two morphospecies with the highest overall abundance. Finally, M_{24} had a higher abundance on the hybrid trees (Table 1). One of the gall morphospecies shared between *Q. magnoliifolia* and the hybrids (M_{31}) was significantly more abundant on *Q. magnoliifolia*, while morphospecies M_{26} , shared between *Q. resinosa* and the hybrids, was significantly more abundant on *Q. resinosa* (Table 1).

Table 1 Comparison of mean gall abundance of shared morphospecies per individual between the three groups of plants, using non-parametric Wilcoxon tests

Morphospecies	<i>Q. magnoliifolia</i>	Hybrids	<i>Q. resinosa</i>	χ^2	<i>P</i> <
M ₂	1.9 ± 0.4	1.0 ± 0.3	0.6 ± 0.5	7.1	0.02
M ₅	1.3 ± 1.0	1.6 ± 0.8	3.6 ± 1.1	2.2	n.s.
M ₇	0.2 ± 0.3	0.4 ± 0.2	1.0 ± 0.3	4.3	n.s.
M ₈	1.1 ± 0.4	1.0 ± 0.3	1.4 ± 0.4	3.5	n.s.
M ₁₅	0.1 ± 0.4	0.6 ± 0.3	2.3 ± 0.5	1.8	n.s.
M ₁₆	1.4 ± 12.8	9.6 ± 10.1	35.6 ± 13.9	7.7	0.02
M ₁₉	0.3 ± 0.2	0.2 ± 0.1	0.03 ± 0.2	0.3	n.s.
M ₂₀	1.5 ± 0.5	0.3 ± 0.4	0.03 ± 0.6	3.9	n.s.
M ₂₄	0.4 ± 0.6	1.8 ± 0.4	1.4 ± 0.6	8.3	0.02
M ₂₅	0.4 ± 0.4	0.7 ± 0.3	0.5 ± 0.4	0.9	n.s.
M ₂₇	17.3 ± 4.5	4.7 ± 3.6	0.3 ± 4.9	7.5	0.02
M ₃₄	0.4 ± 0.6	1.0 ± 0.4	0.9 ± 0.6	3.1	n.s.
M ₃₅	1.2 ± 0.4	0.8 ± 0.3	0.8 ± 0.4	0.02	n.s.
M ₄₁	0.02 ± 0.04	0.05 ± 0.03	0.03 ± 0.04	0.03	n.s.
M ₄₂	0.6 ± 0.4	0.7 ± 0.3	0.4 ± 0.4	0.9	n.s.
M ₄₉	0.1 ± 1.0	0.1 ± 0.08	0.1 ± 0.1	0.1	n.s.
M ₅₅	0.4 ± 0.3	1.1 ± 0.2	0.7 ± 0.3	1.8	n.s.
M ₅₇	0.1 ± 0.4	0.8 ± 0.3	0.4 ± 0.4	0.2	n.s.
M ₆₁	0.02 ± 0.04	0.01 ± 0.03	0.1 ± 0.04	1.6	n.s.
M ₆₆	0.02 ± 0.04	0.05 ± 0.03	0.06 ± 0.05	0.7	n.s.
M ₇₄	0.1 ± 1.2	0.2 ± 1.0	4.6 ± 1.3	3.4	n.s.
M ₂₈	0.4 ± 0.2	0.07 ± 0.1	–	1.1	n.s.
M ₃₀	0.3 ± 0.3	0.2 ± 0.2	–	0.1	n.s.
M ₃₁	1.5 ± 0.6	0.1 ± 0.4	–	4.0	0.04
M ₆₃	0.08 ± 0.07	0.08 ± 0.06	–	0.3	n.s.
M ₆₈	0.3 ± 2.8	3.8 ± 2.2	–	0.04	n.s.
M ₇₁	0.1 ± 1.0	0.07 ± 1.0	–	0.1	n.s.
M ₇₃	1.5 ± 1.3	1.1 ± 1.0	–	0.2	n.s.
M ₃	–	0.1 ± 0.06	0.03 ± 0.08	0.5	n.s.
M ₂₆	–	0.01 ± 0.05	0.2 ± 0.07	6.8	0.009
M ₂₉	–	0.1 ± 1.0	0.2 ± 0.1	0.5	n.s.
M ₄₃	–	0.03 ± 0.08	0.2 ± 0.1	0.2	n.s.
M ₄₆	–	0.08 ± 0.04	0.06 ± 0.05	0.1	n.s.
M ₆₄	–	0.4 ± 0.3	0.4 ± 0.5	0.2	n.s.

Regarding the morphological classification of gall morphospecies, in total nine categories were identified: discoidal, irregular, ellipsoidal, cylindrical, ornamented, bulbous, cottony, globular and pubescent (Fig. 6 in Appendix). We found differences among *Q. magnoliifolia*, *Q. resinosa* and hybrids in the incidence of these gall morphospecies (Plant species: $\chi^2 = 49.8.4$; d.f. = 2; $P < 0.0001$) and between morphological categories ($\chi^2 = 77.1$; d.f. = 8; $P < 0.0001$) (Fig. 5). Seven of the morphological categories were

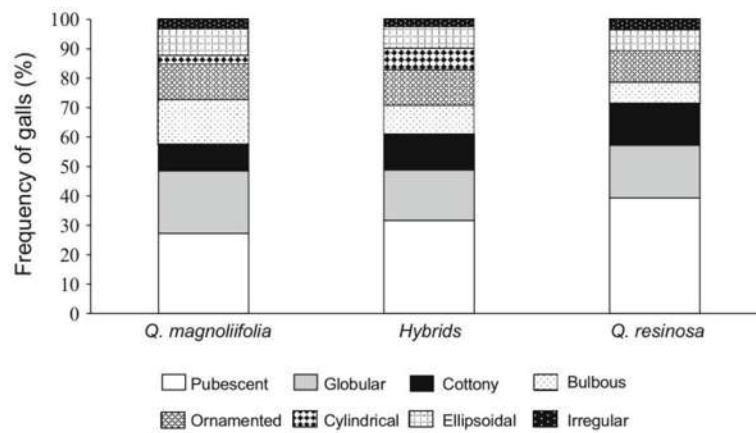


Fig. 5 Differences in the incidence of gall morphospecies according to morphological classification registered in the three groups of plants

found on the three groups of plants (irregular, pubescent, globular, cottony, bulbous, ornamented, and ellipsoidal). Cylindrical galls were found on *Q. magnoliifolia* and hybrids but not on *Q. resinosa*. Discoidal galls were only found on the group of hybrid individuals, which presented the nine morphological categories of galls (Fig. 5; Fig. 6 in Appendix).

Discussion

As previously reported by Albarrán-Lara et al. (2010), there is clear evidence for genetic admixture between *Q. magnoliifolia* and *Q. resinosa* at the Tequila Volcano. The hybrid zone has a clear structure with each parental species predominating at opposite ends of the altitudinal gradient. However, since hybrid individuals are present with high frequency across the whole gradient, the classification of the hybrid zone into a specific category (i.e. tension zone, mosaic hybrid zone, bounded hybrid superiority zone) is difficult (Abbott and Brennan 2014).

In terms of genetic diversity, the group formed by *Q. magnoliifolia* individuals had a higher average heterozygosity than *Q. resinosa* and the hybrid individuals. Inter-specific gene flow is usually regarded as a mechanism that can result in an increased genetic variation of hybrid populations (Rieseberg et al. 2003; Hedge et al. 2006). However, this may depend on many other factors, such as the formation or not of different genealogical classes (e.g. advanced generation hybrids, backcrosses) within the hybrid population, the relative fitness of parental and hybrid individuals, etc. (Arnold 1997). Other studies of hybrid tree populations have reported either higher genetic variation on the hybrid group or equivalent levels of diversity in the hybrids and one or both of the parental populations (Robertson et al. 2004; Zalapa et al. 2009; Brunet et al. 2013).

Ecological studies have shown controversial results of herbivore richness in plant hybrid zones. For example, Boecklen and Spellenberg (1990) found that oak hybrids support lower abundance and species richness of gall-inducing insects and leaf miners in comparison with their parental species, indicating that hybrid plants are more resistant than either parent is. Other studies, such as Aguilar and Boecklen (1992) showed intermediate

densities of gall-inducing insects and leaf miners on hybrid individuals in the *Q. grisea* × *Q. gambellii* complex. Similarly, Pearse and Baty (2012) found intermediate herbivory levels by chewing and leaf miner insects on hybrid oaks, and Tovar-Sanchez and Oyama (2006a) reported intermediate density and diversity of both endophagous and free-feeding insects in a Mexican oak hybrid complex. Finally, higher herbivore densities or higher herbivore performance on hybrid plants compared to parental taxa have been reported (Whitham 1989; Floate et al. 1993). Differences in geographic host ranges, plant architecture and phenology have been suggested as possible causes for these differences. Another important factor could be the structure of the hybrid zone and the abundance of the different genealogical classes. For example, in *Populus* hybrid zones the direction of introgression is unidirectional (i.e. F1's backcross with only one of the parental species), while in most of the studied *Quercus* hybrid zones (including this one), introgression is bidirectional (Whitham 1989; González-Rodríguez et al. 2004; Wimp et al. 2005; Peña-loza-Ramírez et al. 2010).

In our study, we found that the richness of gall morphospecies was higher in the group of hybrid individuals, intermediate in *Q. magnoliifolia* and lower in *Q. resinosa*. This pattern results from the fact that some gall morphospecies are shared between one of the parental species and the hybrids but not between the two parental species (six morphs in the case of *Q. resinosa* and seven in the case of *Q. magnoliifolia*). Our results are consistent with other studies in hybrid complexes showing that hybrid plants have a higher incidence of herbivore insects in comparison with parental species (Fritz et al. 1994; Whitham et al. 1994). Since plant hybridization may affect directly plant traits such as phenology, physiology, morphology and chemical defense, in turn, these traits can influence the preference and performance of insect herbivores (Dungey et al. 2000; Rehill et al. 2005; Carmona et al. 2011; Evans et al. 2012). Considering the high degree of host plant specificity of gall wasps, small changes in plant traits of hybrid hosts can affect the incidence and performance of this insect guild (Valencia-Cuevas and Tovar-Sánchez 2015). Overall, our results are congruent with the hybrid sink hypothesis (Whitham 1989), that proposes that hybrid plants have a higher load of herbivores in comparison with their parental plant species because co-adapted gene complexes for resistance in the parental species can be disrupted in the hybrids. In consequence, hybrid plants may represent potential niches to be colonized by insect herbivores (Tovar-Sanchez and Oyama 2006a, b). Our results imply that gall-inducing insects, indeed, are able to discriminate between closely related plant species, hybrid and parental plants (Aguilar and Boecklen 1992; Floate and Whitham 1995; Fritz et al. 1996; Donaldson and Lindroth 2007).

Additionally, eight gall morphs were exclusively found in the hybrid group, in comparison with five morphs exclusively found in *Q. magnoliifolia* and one in *Q. resinosa*. These results suggest that the presence of hybrids in our study system can potentially influence race formation and promote host shifts among plant species in the community of gall-inducing insects (Floate and Whitham 1993). In addition, some studies suggest that herbivore adaptation to alternative hosts may lead to reproductive isolation and genetic differentiation (Moran and Whitham 1988; Evans et al. 2012).

Several studies have indicated that genetic diversity of host plants is related with the incidence of arthropod species suggesting two general not mutually exclusive patterns. The first pattern indicates that genetic diversity is positively related with arthropod diversity (Wimp et al. 2004; Tovar-Sanchez and Oyama 2006a, b; Tovar-Sánchez et al. 2013). Because an increment of genetic diversity in host plants results in morphological, phenological and chemical variation (Hunter et al. 1997; González-Rodríguez et al. 2004; Cheng et al. 2011), hybrid plants could represent to arthropods potential sites to be

colonized. The second pattern shows that genetically more similar hosts harbor similar arthropod communities (Bangert and Whitham 2007; Kiers et al. 2010; Maldonado-López et al. 2015b). In this case, similar plant attributes such as phenology and chemical defense in genetically related individuals may promote the presence of similar arthropod communities (Valencia-Cuevas and Tovar-Sánchez 2015). Surprisingly, in our study, the number of gall morphospecies per individual was negatively (but weakly) correlated with individual heterozygosity. Considering the high specificity of gall-inducing insects (Nieves-Aldrey 2001; Stone et al. 2009), a possible explanation of our results is that more heterozygous individuals are more resistant to gall induction than plants with lower levels of genetic variation. Several studies conducted on different plant and animal species have shown that more heterozygous individuals are generally more resistant to parasites and infectious diseases (Stevens et al. 1997; Luikart et al. 2008; Leimu et al. 2008).

Most studies that have evaluated gall-plant interactions have assumed that gall morphology is unique to each gall-inducing species and that each gall species is specific to a single plant species (Nieves-Aldrey 2001; Cuevas-Reyes et al. 2004a; Stone et al. 2009). Particularly, each gall wasp is specific to a single oak species or species group, inducing particularly morphologically complex galls on their host plants (Stone and Schönrogge 2003; Oyama et al. 2003). Our data show that the oak complex formed by *Q. magnoliifolia*, *Q. resinosa* and hybrids supports a highly diverse and complex community of gall wasp species. Therefore, these plants can be considered as “super hosts” for gall wasps (Araújo et al. 2013; Maldonado-López et al. 2015a). Also, as we have shown, a large proportion of the gall morphospecies have been able to colonize the three plant groups, while a smaller proportion are restricted to two or a single plant group. However, differences among the three plant groups in traits relevant to the gall wasps should exist, since the overlap among the three communities was high but not complete. Particularly interesting was the differential incidence of morphological categories among the plant groups. For example, cylindrical galls were found on *Q. magnoliifolia* and hybrids but not on *Q. resinosa* and discoidal galls were only found on the group of hybrid individuals. This result suggests that there could be differences in genes controlling gall morphogenesis among the three plant groups, or at least that there is a differential genetic response to the insect chemical signals that elicit gall development (Bangert and Whitham 2007; Kiers et al. 2010).

In conclusion, we have shown that the genetic structure of the hybrid zone between the Mexican white oaks, *Q. magnoliifolia* and *Q. resinosa*, has important consequences for the richness and structure of a highly diverse associated community of gall wasps. This hybrid complex represents an example of “super host” situation and emphasizes the role of hybrid individuals as potential sinks or bridges for the colonization of plant hosts by highly specialized insects. Hybrid zones represent ideal study models incorporating habitat conservation, genetic diversity, diversity hotspots and zones of transition. Therefore, our study provides important information to establish a feasible conservation strategy by preserving the genetic diversity of plants as a way of conserving dependent animal species.

Acknowledgments This project was supported by CONACYT project CB105755 and DGAPA-PAPIIT-UNAM project RV201015. Cuevas-Reyes P thanks Coordinación de la Investigación Científica UMSNH for their generous support. We also thank V. Rocha for technical assistance with microsatellite amplification. Finally, we acknowledge two anonymous reviewers for their constructive comments.

Appendix

See Fig. 6.

 Springer



Fig. 6 Gall morphospecies registered in the three groups of plants according to morphological classification. **a** Pubescent; **b** ornamented; **c** bulbous; **d** cottony; **e** cylindrical; **f** ellipsoidal; **g** irregular; **h** discoidal; **i** globular

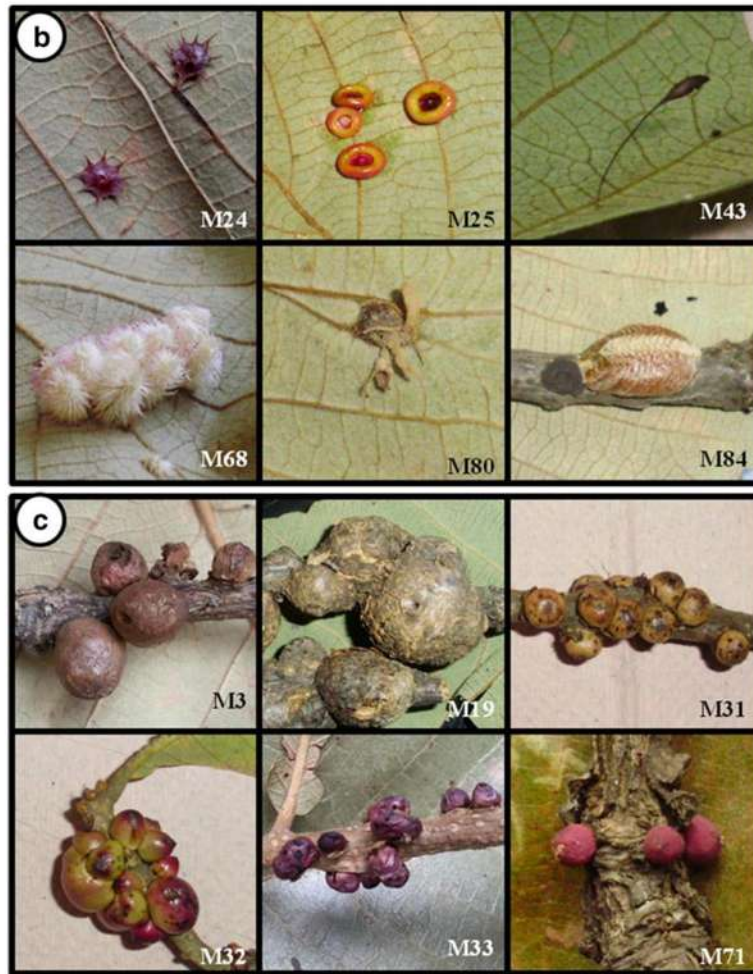


Fig. 6 continued

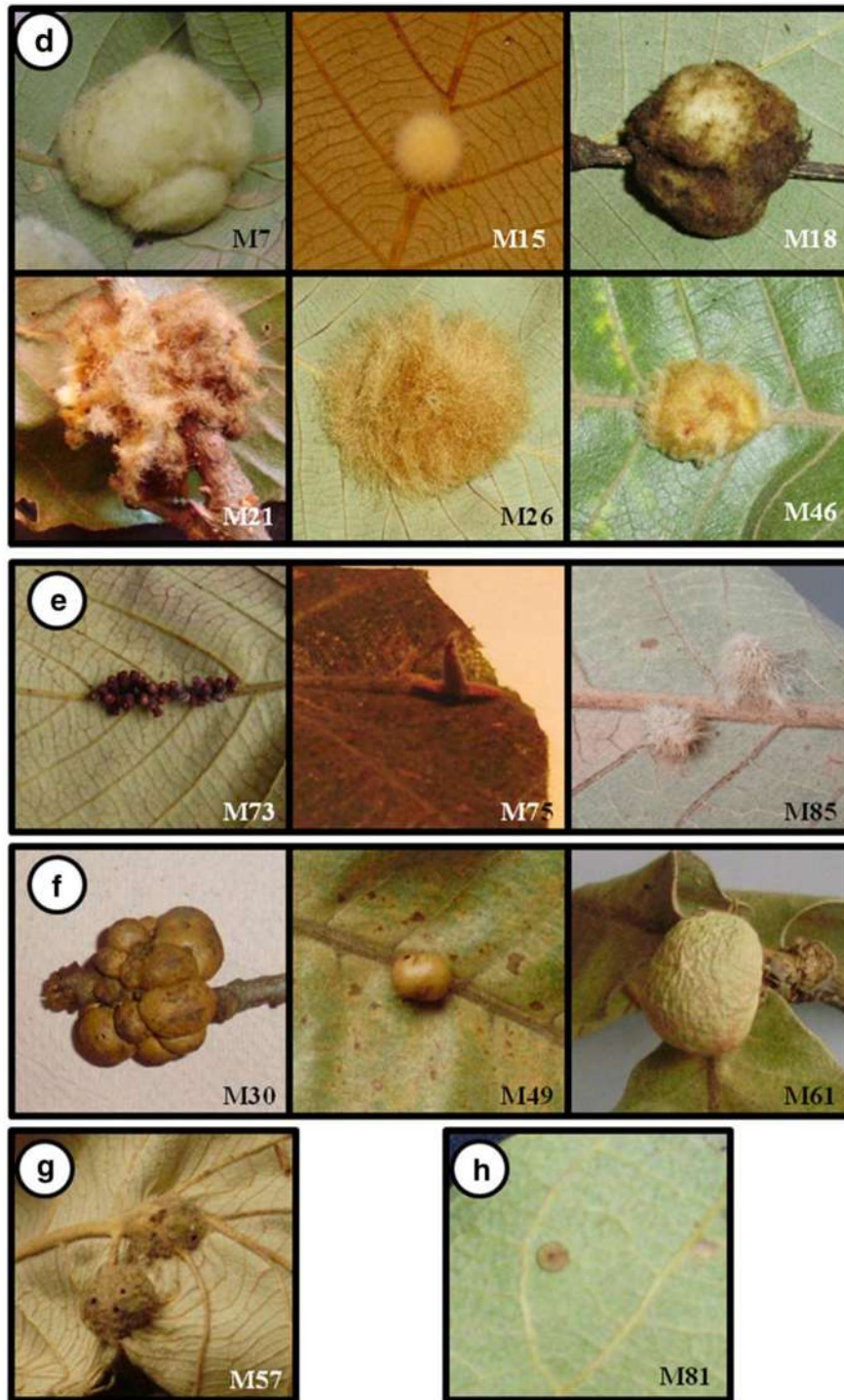


Fig. 6 continued



Fig. 6 continued

References

- Abbott RJ, Brennan AC (2014) Altitudinal gradients, plant hybrid zones and evolutionary novelty. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 369:20130346. doi:10.1098/rstb.2013.0346
- Abrahamson WG, Hunter MD, Melika G, Price PW (2003) Cynipid gall-wasp communities correlate with oak chemistry. *J Chem Ecol* 29:209–223. doi:10.1023/A:1021993017237
- Aguilar JM, Boecklen WJ (1992) Patterns of herbivory in the *Quercus grisea* × *Quercus gambelii* species complex. *Oikos* 64:498–504. doi:10.2307/3545167
- Albarrán-Lara AL, Mendoza-Cuenca L, Valencia-Avalos S, González-Rodríguez A, Oyama K (2010) Leaf fluctuating asymmetry increases with hybridization and introgression between *Quercus magnoliifolia* and *Quercus resinosa* (Fagaceae) through an altitudinal gradient in Mexico. *Int J Plant Sci* 171:310–322. doi:10.1086/650317
- Aldrich PR, Jagtap M, Michler CH, Romero-Severson J (2003) Amplification of north american red oak microsatellite markers in european white oaks and chinese chestnut. *Silvae Genet* 52:176–179
- Aparicio JM, Ortego J, Cordero PJ (2006) What should we weigh to estimate heterozygosity, alleles or loci? *Mol Ecol* 15:4659–4665. doi:10.1111/j.1365-294X.2006.03111.x
- Araújo SW, Scareli-Santos C, Guimaraes FAG, Cuevas-Reyes P (2013) Comparing galling insect richness among neotropical savannas: effects of plant richness, vegetation structure and super-host presence. *Biodivers Conserv* 22:1083–1094. doi:10.1007/s10531-013-0474-8
- Arizaga S, Martínez-Cruz J, Salcedo-Cabral M, Bello-González MA (2009) Aspectos generales de los encinos. In: Arizaga S, Cruz JM, Cabrales MS, González MAB (eds) *Manual de la biodiversidad de encinos michoacanos*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (Semarnat), Instituto Nacional de Ecología (INESemarnat), México, pp 12–141
- Arnold ML (1997) *Natural hybridization and evolution*. Oxford University Press, New York
- Bangert RK, Whitham TG (2007) Genetic assembly rules and community phenotypes. *Evol Ecol* 21:549–560. doi:10.1007/s10682-006-9135-7
- Boecklen WJ, Spellenberg R (1990) Structure of herbivore communities in two oak. *Oecologia* 85:92–100. doi:10.1007/BF00317348
- Booth RE, Grime JP (2003) Effects of genetic impoverishment on plant community diversity. *J Ecol* 91:721–730. doi:10.1046/j.1365-2745.2003.00804.x
- Brunet J, Zalapa JE, Pecori F, Santini A (2013) Hybridization and introgression between the exotic Siberian elm, *Ulmus pumila*, and the native field elm, *U. minor*, in Italy. *Biol Invasion* 15:2717–2730. doi:10.1007/s10530-013-0486-z
- Carmona D, Lajeunesse MJ, Johnson MTJ (2011) Plant traits that predict resistance to herbivores. *Funct Ecol* 25:358–367. doi:10.1111/j.1365-2435.2010.01794.x

- Cheng D, Vrieling K, Klinkhamer PGL (2011) The effect of hybridization on secondary metabolites and herbivore resistance: implications for the evolution of chemical diversity in plants. *Phytochem Rev* 10:107–117. doi:10.1007/s11101-010-9194-9
- Colwell RK, Chao A, Gotelli NJ, Lin SY, Mao CX, Chazdon RL, Longino JT (2012) Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation, and comparison of assemblages. *J Plant Ecol* 5:3–21. doi:10.1093/jpe/rtr044
- Cooper WR, Riese LK (2010) Gall structure affects ecological associations of *Dryocosmus kuriphilus Yasumatsu* (Hymenoptera: Cynipidae). *Environ Entomol* 39:787–797. doi:10.1603/EN09382
- Crespi BJ, Carmean DA, Chapman TW (1997) Ecology and evolution of galling thrips and their allies. *Ann Rev Entomol* 42:51–71. doi:10.1146/annurev.ento.42.1.51
- Cuevas-Reyes P, Quesada M, Hanson P, Dirzo R, Oyama K (2004a) Diversity of gall-forming insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life forms, host plant age and plant density. *J Ecol* 92:707–716. doi:10.1111/j.0022-0477.2004.00896.x
- Cuevas-Reyes P, Quesada M, Siebe C, Oyama K (2004b) Spatial patterns of herbivory by gall-forming insects: a test to the soil fertility hypothesis in a Mexican tropical dry forest. *Oikos* 107:181–189. doi:10.1111/j.0030-1299.2004.13263.x
- Donaldson JR, Lindroth RL (2007) Genetics, environment, and their interaction determine efficacy of chemical defense in trembling aspen. *Ecology* 88:729–739. doi:10.1890/06-0064
- Dreger-Jauffret F, Shorthouse JD (1992) Diversity of gall-inducing insects and their galls. In: Shorthouse JD, Rohfritsch O (eds) *Biology of insect-induced galls*. Oxford University Press, New York, pp 8–33
- Dungey H, Potts BM, Whitham TG, Li H (2000) Plant genetics affects arthropod community richness and composition: evidence from a synthetic eucalypt hybrid population. *Evolution* 54:1938–1946. doi:10.1554/0014-3820(2000)054[1938:PGAACR]2.0.CO;2
- Earl DA, von Holdt BM (2011) Structure harvester: a website and program for visualizing structure output and implementing the Evanno method. *Conserv Genet Resour* 4:359–361. doi:10.1007/s12686-011-9548-7
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Mol Ecol* 14:2611–2620. doi:10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x
- Evans LM, Allan GJ, Whitham TG (2012) *Populus* hybrid hosts drive divergence in the herbivorous mite, *Aceria parapopuli*: implications for conservation of plant hybrid zones as essential habitat. *Conserv Genet* 13:1601–1609. doi:10.1007/s10592-012-0409-z
- Floate KD, Whitham TG (1993) The “hybrid bridge” hypothesis: host shifting via plant hybrid swarms. *Am Nat* 141:651–662. doi:10.1086/285497
- Floate KD, Whitham TG (1995) Insects as traits in plant systematics: their use in discriminating between hybrid cottonwoods. *Can J Bot* 73:1–13. doi:10.1139/b95-001
- Floate K, Kearsley MJC, Whitham TG (1993) Elevated herbivory in plant hybrid zones: *Chrysomela* confluens, *Populus* and phenological sinks. *Ecology* 74:2056–2065
- Fritz RS, Nichols-Orians CM, Brunsfeld SJ (1994) Interspecific hybridization of plants and resistance to herbivores: hypotheses, genetics, and variable responses in a diverse herbivore community. *Oecologia* 97:106–117. doi:10.1007/BF00317914
- Fritz RS, Roche BM, Brunsfeld SJ, Orians CM (1996) Interspecific and temporal variation in herbivore responses. *Oikos* 108:121–129. doi:10.1007/BF00333223
- González Villarreal LM (1986) Contribuciones al conocimiento del género *Quercus* en el estado de Jalisco. Colección Flora de Jalisco. Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara, Zapopan
- González-Rodríguez A, Arias DM, Valencia S, Oyama K (2004) Morphological and RAPD analysis of hybridization between *Quercus affinis* and *Q. laurina* (Fagaceae), two Mexican red oaks. *Am J Bot* 91:401–409. doi:10.3732/ajb.91.3.401
- Gotelli NJ, Entsminger GL (2001). Ecosim: null models software for ecology, version 6.0. Acquired Intelligence Inc, & Keesey-Bear. <http://homepages.together.net/gentsmin/ecosim.htm>
- Hedge SG, Nason JD, Clegg JM, Ellstrand NC (2006) The evolution of California’s wild radish has resulted in the extinction of its progenitors. *Evolution* 60:1187–1197. doi:10.1554/05-634.1
- Hernández-Calderon E, González-Rodríguez A, Méndez-Alonzo R, Vega-Peña E, Oyama K (2013) Contrasting leaf phenology in two white oaks, *Quercus magnoliifolia* and *Quercus resinosa*, along an altitudinal gradient in Mexico. *Can J For Res* 43:208–2013. doi:10.1139/cjfr-2012-0406
- Hochwender CG, Fritz RS (2004) Plant genetic differences influence herbivore community structure: evidence from a hybrid willow system. *Oecologia* 138:547–557. doi:10.1007/s00442-003-1472-4
- Hunter MD, Varley GC, Gradwell GR (1997) Estimating the relative roles of top-down and bottom-up forces on insect herbivore populations: a classic study revisited. *Proc Natl Acad Sci* 94:9176–9181. doi:10.1007/s00442-010-1802-2

- Johnson MTJ, Agrawal AA (2005) Plant genotype and environment interact to shape a diverse arthropod community on evening primrose (*Oenothera biennis*). *Ecology* 86:874–885. doi:10.1890/04-1068
- Johnson MTJ, Lajeunesse MJ, Agrawal AA (2006) Additive and interactive effects of plant genotypic diversity on arthropod communities and plant fitness. *Ecol Lett* 9:24–34. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00833.x
- Jones JH (1986) Evolution of the Fagaceae: implications of defoliation. *Bot Gard* 73:228–275
- Kampfer S, Lexer C, GloÈssl J, Steinkellner H (1998) Characterization of (GA)_n microsatellite loci from *Quercus robur*. *Hereditas* 129:183–186. doi:10.1111/j.1601-5223.1998.00183.x
- Kiers ET, Palmer TM, Ives AR, Bruno JF, Bronstein JL (2010) Mutualism in a changing world: an evolutionary perspective. *Ecol Lett* 13:1459–1474. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01538.x
- Larson KC, Whitham TG (1997) Competition between gall aphids and natural plant sinks: plant architecture affects resistance to galling. *Oecologia* 109:575–582. doi:10.1007/s004420050119
- Leimu R, Kloss L, Fischer M (2008) Effects of experimental inbreeding on herbivore resistance and plant fitness: the role of history of inbreeding, herbivory and abiotic factors. *Ecol Lett* 11:1001–1110. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01222.x
- Luikart G, Pilgrim K, Visty J, Ezenwa VO, Schwartz MK (2008) Candidate gene microsatellite variation is associated with parasitism in wild bighorn sheep. *Biol Lett* 4:228–231. doi:10.1098/rsbl.2007.0633
- Maldonado-López Y, Cuevas-Reyes P, Stone GN, Nieves-Aldrey JL, Oyama K (2015a) Gall wasp community response to fragmentation of oak tree species: importance of fragment size and isolated trees. *Ecosphere* 6:1–15. doi:10.1890/ES14-00355.1
- Maldonado-López S, Cuevas-Reyes P, González-Rodríguez A, Pérez-López G, Acosta-Gómez C, Oyama K (2015b) Relationships among plant genetics, phytochemistry and herbivory patterns in *Quercus castanea* across a fragmented landscape. *Ecol Res* 30:133–143. doi:10.1007/s11284-014-1218-2
- Moran NA, Whitham TG (1988) Evolutionary reduction of complex life cycles: loss of host alternation in *Pemphigus* (Homoptera: Aphididae). *Evolution* 42:717–728. doi:10.2307/2408863
- Morin PJ (2003) Community ecology and the genetics of interacting species. *Ecology* 84:577–580. doi:10.1890/0012-9658(2003)084[0577:CEATGO]2.0.CO;2
- Nakamura M, Asanuma M, Hiura T (2010) Differential effects of host plant hybridization on herbivore community structure and grazing pressure on forest canopies. *Oikos* 119:1445–1452. doi:10.1111/j.1600-0706.2010.18255.x
- Nieves-Aldrey JL (2001) Hymenoptera, Cynipidae. In: Ramos MA, Nieves-Aldrey JL (eds) Fauna Ibérica, vol 16. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC, Madrid
- Nixon KC (1993) The genus *Quercus* in Mexico. In: Nixon KC (ed) Biological diversity of Mexico: origins and distributions. Oxford University Press, New York, pp 447–458
- Nyman T, Widmer A, Roininen H (2000) Evolution of gall morphology and host-plant relationships in willow-feeding sawflies (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Evolution* 54:526–533. doi:10.1111/j.0014-3820.2000.tb00055.x
- Oyama K, Pérez-Pérez M, Cuevas-Reyes P, Luna R (2003) Regional and local species richness of gall-forming insects in two tropical rain forest in Mexico. *J Trop Ecol* 19:595–598
- Pearse IS, Baty JH (2012) The predictability of traits and ecological interactions on 17 different crosses of hybrid oaks. *Oecologia* 169:489–497. doi:10.1007/s00442-011-2216-5
- Peñaloza-Ramírez JM, González-Rodríguez A, Mendoza-Cuenca L, Caron H, Kremer A, Oyama K (2010) Interspecific gene flow in a multispecies oak hybrid zone in the sierra Tarahumara of Mexico. *Ann Bot* 105:389–399. doi:10.1093/aob/mcp301
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945–959
- Rehill B, Clauss A, Wieczorek L, Whitham T, Lindroth R (2005) Foliar phenolic glycosides from *Populus fremontii*, *Populus angustifolia*, and their hybrids. *Biochem Syst Ecol* 33:125–131. doi:10.1016/j.bse.2004.06.004
- Rieseberg LH, Ellstrand NC (1993) What can morphological and molecular markers tell us about plant hybridization. *Crit Rev Plant Sci* 12:213–241. doi:10.1080/07352689309701902
- Rieseberg LH, Raymond O, Rosenthal DM, Lai Z, Livingstone K, Nakazato T, Durphy JL, Schwarzbach AE, Donovan LA, Lexer C (2003) Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization. *Science* 301:1211–1216. doi:10.1126/science.1086949
- Robertson A, Newton AC, Liljebblad J (2004) Multiple hybrid origins, genetic diversity and population genetic structure of two endemic *Sorbus* taxa on the Isle of Arran, Scotland. *Mol Ecol* 13:123–134. doi:10.1046/j.1365-294X.2003.02025.x
- Ronquist FJ, Liljebblad J (2001) Evolution of the gall wasp-host plant association. *Evolution* 55:2503–2522. doi:10.1126/science.1086949
- Rzedowski J (1978) Vegetación de México. Limusa, México

- SAS (2000) Categorical data analysis using the SAS system. SAS Institute, Cary
- Sokal RR, Rohlf FJ (1995) Biometry: the principles of statistics in biological research, 3rd edn. W.H. Freeman, New York
- Steinkellner H, Lexer C, Turetschek E, Glössl J (1997) Conservation of $(GA)_n$ loci between *Quercus* species. *Mol Ecol* 6:1189–1194. doi:10.1046/j.1365-294X.1997.00288.x
- Stevens L, Guiyun Y, Pray LA (1997) Consequences of inbreeding on invertebrate host susceptibility to parasitic infection. *Evolution* 51:2032–2039. doi:10.2307/2411025
- Stokes ME, Davis CS, Koch GG (2000) Categorical data analysis using the SAS system, 2nd edn. SAS, Cary
- Stone GN, Schönrogge K (2003) The adaptive significance of insect gall morphology. *Tree* 18:512–522. doi:10.1016/S0169-5347(03)00247-7
- Stone GN, Schönrogge K, Atkinson R, Bellido D, Pujade-Villar J (2002) The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Ann Rev Entomol* 47:633–668. doi:10.1146/annurev.ento.47.091201.145247
- Stone GN, Hernández-López A, Nicholls JA, di Pierro E, Pujade-Villar J, Melika G, Cook JM (2009) Extreme host plant conservatism during at least 20 million years of host plant pursuit by oak gallwasps. *Evolution* 63:854–869. doi:10.1111/j.1558-5646.2008.00604.x
- Tovar-Sánchez E, Oyama K (2006a) Effect of hybridization of the *Quercus crassifolia* × *Quercus crassipes* complex on the community structure of endophagous insects. *Oecologia* 147:702–713. doi:10.1007/s00442-005-0328-5
- Tovar-Sánchez E, Oyama K (2006b) Community structure of canopy arthropods associated to *Quercus crassifolia* × *Quercus crassipes* complex. *Oikos* 112:370–381
- Tovar-Sánchez E, Oyama K (2004) Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Q. crassipes* in Mexico. Morphological and molecular evidence. *Am J Bot* 91:1352–1363. doi:10.3732/ajb.91.9.1352
- Tovar-Sánchez E, Valencia-Cuevas L, Castillo-Mendoza E, Mussali-Galante P, Pérez-Ruiz RV, Mendoza A (2013) Association between individual genetic diversity of two oak host species and canopy arthropod community structure. *Eur J For Res* 132:165–179. doi:10.1007/s10342-012-0665-y
- Tscharntke T, Stefan-Dewenter I, Kruess A, Thies C (2002) Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland cropland landscapes. *Ecol Appl* 12:354–363. doi:10.2307/3060947
- Valencia S (2004) Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. Sociedad Botánica de México, México
- Valencia-Cuevas L, Tovar-Sánchez E (2015) Oak canopy arthropod communities: which factors shape its structure? *Rev Chil Hist Nat* 88:1–22. doi:10.1186/s40693-015-0045-3
- Valencia-Cuevas L, Piñero D, Mussali-Galante P, Valencia-Ávalos S, Tovar-Sánchez E (2014) Effect of a red oak species gradient on genetic structure and diversity of *Quercus castanea* (Fagaceae) in Mexico. *Tree Genet Genomes* 10:641–652. doi:10.1007/s11295-014-0710-8
- Wade MJ (2003) Community genetics and species interactions. *Ecology* 84:583–585. doi:10.1890/0012-9658(2003)084[0583:CGASI]2.0.CO;2
- Whitham TG (1989) Plant hybrid zones as sinks for pests. *Science* 244:1490–1493. doi:10.1126/science.244.4911.1490
- Whitham TG, Morrow PA, Potts BM (1994) Plant hybrid zones as centers of biodiversity: the herbivore community of two endemic Tasmanian eucalypts. *Oecologia* 97:481–490. doi:10.1007/BF00325886
- Whitham TG, Martinsen GD, Keim P, Floate KD, Dungey HS, Potts BM (1999) Plant hybrid zones affect biodiversity: tools for a genetic-based understanding of community structure. *Ecology* 80:416–428. doi:10.2307/176622
- Whitham TG, Bailey JK, Schweitzer JA, Shuster SM, Bangert RK, LeRoy CJ, Lonsdorf EV, Gery Allan J, DiFazio SP, Potts BM, Fischer DG, Gehring CA, Lindroth RL, Marks JC, Hart SC, Wimp GM, Wooley SC (2006) A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nat Rev Genet* 7:510–523. doi:10.1038/nrg1877
- Wimp GM, Young WP, Woolbright SA, Martinsen PK, Whitham TG (2004) Conserving plant genetic diversity for dependent animal communities. *Ecol Lett* 7:776–780. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00635.x
- Wimp GM, Martinsen GD, Floate KD, Bangert RK, Whitham TG (2005) Plant genetic determinants of arthropod community structure and diversity. *Evolution* 59:61–69. doi:10.1111/j.0014-3820.2005.tb00894.x
- Zalapa JE, Brunet J, Guries RP (2009) Patterns of hybridization and introgression between invasive *Ulmus pumila* (Ulmaceae) and native *U. rubra*. *Am J Bot* 96:1116–1128. doi:10.3732/ajb.0800334

CAPITULO II.

Redes tróficas de insectos inductores de agallas y sus parasitoides en el complejo híbrido *Quercus magnoliifolia* x *Quercus resinosa*.

Griselda Pérez-López¹, Cecilia Diaz-Castelazo², Antonio González-Rodríguez³, Pablo Cuevas-Reyes¹

- ¹ Laboratorio de Ecología de Interacciones Bióticas, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Ciudad Universitaria, 58030 Morelia, Michoacán, México
- ² Departamento de Ecología Aplicada, Instituto de Ecología, A. C. Apdo. 63, Xalapa, Veracruz 91070 México.
- ³ Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta, 58190 Morelia, Michoacán, México

Resumen

Las interacciones ecológicas tienen un papel importante en la estructura y estabilidad de poblaciones y comunidades en el tiempo y el espacio. Recientemente, los estudios sobre redes ecológicas han proporcionado importantes conocimientos sobre los mecanismos que contribuyen a la organización y la estabilidad estructural de las interacciones entre especies a nivel de la comunidad. La mayoría de estudios de redes tróficas se han realizado sobre interacciones mutualistas. Muy pocos estudios se han enfocado en interacciones antagónicas y menos aún considerando los efectos de la hibridación sobre la estructura de las redes tróficas. La hibridación en plantas puede tener consecuencias importantes a nivel de la comunidad de organismos asociados, debido al incrementando de la variabilidad genética de las plantas, teniendo efectos sobre la estructura y diversidad de interacciones en los niveles tróficos superiores, tales como insectos inductores de agallas y sus parasitoides. Este estudio se realizó en el volcán de Tequila, Jalisco, México (20°50'N, 103°51'W), donde se encuentra la zona de hibridación entre *Quercus magnoliifolia* y *Quercus resinosa*. Para cada especie de encino e híbridos, construimos redes que incluyen tres niveles tróficos: plantas, insectos inductores de agallas y parasitoides. En cada una de éstas redes se calcularon diferentes métricas que describen la topología de la red. Se encontró un total de 48 morfoespecies de agallas y 45 morfoespecies de parasitoides. Los

parasitoides se agruparon en 19 géneros que pertenecen a 7 familias. Los híbridos son los que presentaron una mayor diversidad de interacciones, una mayor generalidad, vulnerabilidad y enlaces por especie. La topología de las subredes en general fue anidada (NODF valores que van de 16.5 a 22.3 ($P < 0.05$)). El nivel de especialización de las subredes fue mayor en *Q. magnoliifolia*.

INTRODUCCIÓN

El entendimiento de los mecanismos que estructuran las comunidades ecológicas ha sido el objetivo central de diversos estudios ecológicos (Turner 1990, Levin 1992, Van Jaarsveld *et al.* 1998, Loreau *et al.* 2001). Por lo tanto, conocer las interacciones interespecíficas, así como su persistencia en el tiempo y el espacio es fundamental para entender la estructura y estabilidad de las poblaciones y comunidades (Del-Claro y Torezan-Silingardi 2009, Ings *et al.* 2009, Dyer *et al.* 2010, Dormann 2011, Nedorezov 2011, Elsadany 2012). Por ejemplo, en un ambiente natural, diferentes especies pueden interactuar formando una compleja red ecológica de interacciones, donde cada especie se interrelaciona con una o más especies (Waser y Ollerton 2006). En estas redes teóricas, las especies son representadas por nodos y las interacciones por enlaces (Jordano 2009). Debido a que los estudios de redes tróficas ahora incorporan información sobre la frecuencia y la abundancia de las interacciones tróficas (Memmott y Godfray 1994), éstas redes tróficas cuantitativas proporcionan una clara descripción funcional de la estructura de la comunidad (Memmott *et al.* 1994, Schönrogge y Crawley 2000).

La gran mayoría de estudios de redes tróficas se han realizado en interacciones mutualistas, principalmente con polinizadores (Jordano *et al.* 2003, Memmott *et al.* 2004), dispersores de semillas (Donatti *et al.* 2011, Sebastian-Gonzalez *et al.* 2015), y con mutualismos de protección que involucran hormigas y plantas (Rico-Gray *et al.* 2012, Dáttilo *et al.* 2014). Pocos estudios de redes tróficas se han enfocado en interacciones antagonistas (Valladares *et al.* 2001, Lewis *et al.* 2002, Kaartinen y Roslin 2012), y menos aún en sistemas híbridos de plantas.

La hibridación es un fenómeno natural que se define como el cruce entre individuos pertenecientes a poblaciones que difieren en al menos un carácter heredable, produciendo descendencia fértil (Harrison 1990). Entre el 50 y 70% de las angiospermas que hoy existen surgieron mediante este proceso de hibridación (Wendel *et al.* 1991), formando nuevas especies e influyendo sobre la variabilidad genética de dichos grupos (Riesberg y Ellstrand 1993). Por otro lado, la hibridación en plantas no sólo afecta la comunidad de insectos herbívoros asociados, sino también los niveles tróficos superiores como parasitoides o depredadores (Pimentel 1961, Greenstone 1984, Preszler y Boecklen 1994, Fritz 1995, Eisenbach 1996, Wimp y Whitham 2001). Por lo tanto, este fenómeno de hibridación puede tener efectos en cascada (bottom-up) sobre la estructura y diversidad de

interacciones de las redes tróficas de insectos herbívoros como los inductores de agallas y sus parasitoides.

Existen pocos estudios de redes tróficas con encinos (Schönenrogge *et al.* 2000, Hirao y Murakami 2008, Kaartinen y Roslin 2012), a pesar de ser un género de amplia distribución en todo el mundo y de estar presente en casi todos los bosques templados del Hemisferio Norte, así como en algunas regiones tropicales y subtropicales del mismo (Valencia 2004). Además, el género *Quercus* se caracteriza por presentar un alto grado de hibridación entre sus especies en condiciones naturales (González-Rodríguez *et al.* 2004, Peñaloza-Ramírez *et al.* 2010).

Las avispas inductoras de agallas de la familia Cynipidae (Hymenoptera), son altamente especialistas sobre encinos (Floate y Whitham 1995). Cerca del 80 % de todos los cinípidos se desarrollan sobre especies de los géneros *Quercus* y *Rose* (Harper *et al.* 2004, Allison y Shultz 2005). Los cinípidos presentes en zonas híbridas de encinos son sensibles a los niveles de introgresión entre las especies de plantas hospederas (Boecklen y Spellenberg 1990), respondiendo diferencialmente entre especies de plantas híbridas y plantas progenitoras (Morrow *et al.* 1994, Whitham *et al.* 1999). En algunos casos, las plantas híbridas soportan densidades bajas, intermedias o altas de herbívoros en relación a sus plantas progenitoras (Fritz *et al.* 1994). La composición genética de los híbridos puede ser una de las causas de estas diferencias (Boecklen y Spellenberg 1990, Strauss 1994), debido al flujo génico entre poblaciones derivado del fenómeno de hibridación, que aumenta la variabilidad genética (Riesberg y Ellstrand 1993). Por lo tanto, las zonas híbridas son sistemas ideales para el estudio de redes tróficas antagónicas presentes en complejos híbridos de plantas, para analizar los efectos de la variación genética de las plantas sobre los diferentes niveles tróficos que integran una comunidad ecológica.

Las agallas se componen de tejidos nutricionales de la planta hospedera que representan sitios de refugio y alimentación (Prince *et al.* 1987). Aún cuando las agallas se desarrollan de los tejidos de la planta, éstas representan el fenotipo extendido de los insectos, por lo tanto su estructura y desarrollo están determinados por el genotipo del inductor de la agalla (Stone y Cook 1998). Las agallas pueden ser identificadas a través de una combinación de su morfología externa y la identidad de la planta hospedera. La larva dentro de la agallas es vulnerable al ataque de especies de insectos parasitoides del orden Hymenoptera (Askew 1980, Gagné 1994) especialmente de la superfamilia Chalcidoidea. Por lo tanto, las agallas representan microhábitats discretos que soportan comunidades relativamente cerradas y especializadas (Stone y Schönrogge 2003). La pregunta que nos

planteamos fue la siguiente: ¿Debido a la variabilidad genética resultado del proceso de hibridación entre las especies de encinos, los individuos híbridos presentarán una red trófica antagónica con una mayor diversidad de interacciones que las redes tróficas de los encinos progenitores, así como una mayor riqueza y abundancia de especies asociadas?

MATERIALES Y MÉTODOS

Sistema de estudio

Se evaluó la estructura de la red trófica de insectos inductores de agallas y sus parasitoides en un complejo híbrido de encinos, enfocándonos en comparar la estructura (riqueza, abundancia y diversidad de interacciones entre especies) de la red de los individuos híbridos en relación a la de sus progenitores. El estudio se realizó en el volcán de Tequila, Jalisco, México (20°50'N, 103°51'W), donde se localiza la zona de hibridación entre *Quercus magnoliifolia* y *Quercus resinosa*. Ambas especies se distribuyen a lo largo de un gradiente altitudinal que va desde los 1400 a los 2100 msnm.

Muestreo de insectos inductores de agallas y parasitoides

Para construir las redes tróficas, colectamos agallas de 50 árboles del complejo híbrido en cada una de las tres altitudes: 1400 a 1500 msnm, 1600 a 1800 msnm y 1900 a 2100 msnm. Se utilizaron 8 marcadores de microsatélites nucleares para determinar el genotipo de los 150 individuos muestreados en las tres altitudes diferentes y asignarlos a cada una de tres categorías, *Q. magnoliifolia*, *Q. resinosa* e híbridos (ver Pérez-López *et al.* 2016).

En cada individuo se realizó un muestreo sistemático-estratificado colectando agallas foliares y de rama del estrato superior, medio e inferior del dosel arbóreo (Cuevas-Reyes *et al.* 2004a, b). Las colectas se realizaron cada mes de julio a febrero durante dos años (2011-2013).

Las agallas colectadas fueron almacenadas en vasos de plástico cubiertos con una malla para esperar la emergencia de los insectos inductores de agallas y parasitoides adultos. Las agallas fueron clasificadas y contabilizadas a nivel de morfoespecie a través de la combinación de la morfología externa de la agalla (Gagné 1994), y cuando fue posible, la clasificación de las morfoespecies fue confirmada mediante la morfología de los inductores de agallas adultos. El uso de morfoespecies es un parámetro confiable y comúnmente usado en estudios sobre comunidades de agallas, donde se asume que cada morfotipo es único a cada especie de insecto inductor (Carneiro *et al.* 2009, Cuevas-Reyes *et al.* 2004b, Araújo *et al.* 2013; Maldonado-López *et al.* 2015a, b).

Los parasitoides emergidos fueron almacenados en etanol para su posterior identificación a nivel de familia usando las claves de Borror *et al.* (1976) y a nivel de género usando las claves de Gibson *et al.* (1997).

Redes tróficas

Para cada grupo de plantas, se construyeron redes tróficas cuantitativas que incluyeron (i) *Q. magnoliifolia*, *Q. resinosa* e híbridos (primer nivel trófico); insectos inductores de agallas (segundo nivel trófico) y parasitoides (tercer nivel trófico). Las métricas que describen la topología de la red se calcularon para cada grupo de plantas en dos subredes considerando dos niveles tróficos, la primera subred analiza las interacciones entre los individuos de cada grupo de plantas con los inductores de agallas y la segunda subred analiza las interacciones entre los inductores de agallas y sus parasitoides. Finalmente, se construyó una sola red trófica que incluyó a los tres grupos de plantas y las abundancias de toda la comunidad de insectos inductores de agallas y sus parasitoides muestreados en el sitio.

Métricas y análisis

Se estimó el índice de ancestría genética para determinar el número de grupos genéticos los datos se sometieron a un análisis de asignación Bayesiano en STRUCTURE ver. 2.1. (Pritchard *et al.* 2000). En base a los datos sobre asignación genética se estimó la diversidad genética individual usando el índice de heterocigosidad por loci (HL) usando el programa CERNICALIN (Aparacio *et al.* 2006).

Para caracterizar la estructura de las redes tróficas, se estimó el índice de diversidad de interacciones, basado en el índice de Shannon, el cual ha sido utilizado en diversos estudios para análisis de redes ecológicas (Bersier *et al.* 2002, Tylianakis *et al.* 2007, Dáttilo Dyer 2014).

Para determinar la distribución de las interacciones entre las especies dentro de cada subred, calculamos el índice de anidamiento usando la métrica NODF en el software ANINHADO (Guimaraes y Guimaraes 2006), identifica las especies con mayor número de interacciones en cada nivel trófico interactúan entre sí, formando un centro denso de interacciones (especies hiperconectadas, interacciones generalistas-generalistas), al que el resto de las especies con menor número de interacciones se integran a la red (interacciones generalistas-especialistas), así mismo las interacciones entre especies con pocas interacciones ocurren raramente (interacciones especialistas-especialistas) (Jordano *et al.*

2003; Bascompte *et al.* 2003). Y el índice de modularidad usando el software MODULAR (Marquitti *et al.* 2014), este indica que dentro de una red trófica, existen grupos o módulos de especies de un nivel trófico que interactúan más frecuentemente con un grupo de especies del otro nivel trófico, y pocas son las interacciones entre subgrupos de la red (Lewinsohn *et al.* 2006; Olesen *et al.* 2007), en resumen un subconjunto de especies interactúan más fuertemente entre ellos que con otros subconjuntos de especies (Jordano 1987).

Para describir el número promedio de especies de plantas hospederas atacadas por cada especie de insecto inductor de agallas y el número promedio de morfoagallas atacadas por cada especie de parasitoide, usamos la métrica de generalidad. Para evaluar el número promedio de insectos inductores de agallas que atacan cada uno de los individuos de encinos y el número promedio de parasitoides que atacan cada una de las agallas, usamos la medida de vulnerabilidad.

Se estimó la conectancia que es una medida que representa la proporción de posibles interacciones que realmente se llevan a cabo (Jordano 1987). Además, se estimó el nivel de especialización de la red trófica usando el índice de especialización cuantitativa H_2 , con un intervalo que va de 0 (red generalista) a 1 (red especializada). Para calcular estas métricas usamos el paquete bipartite (ver 1.02; Dormann *et al.* 2008, 2009) de R (ver. 2.8.1). Mientras que para construir representaciones visuales de la estructura de la red usamos el paquete Pajek (Win32) 3.10 (Mrvar and Batagelj).

En cada red, categorizamos a las especies como: (i) especies núcleo generalistas (especies generalistas con muchas interacciones) y (ii) especies periféricas (especies selectivas con pocas interacciones). Esta categorización es capaz de evaluar el recambio en la posición de las agallas y de parasitoides dentro de cada subred en cada uno de los grupos de plantas (Dattilo *et al.* 2013). Además estimamos el índice de Bray Curtis, usando el programa EstimateSWin820 (Colwell 2006), para comparar la similitud de la composición de especies, tanto de insectos inductores de agallas como de parasitoides entre los tres grupos de plantas.

RESULTADOS

De acuerdo a los resultados obtenidos con STRUCTURE, 30 individuos fueron asignados a *Q. resinosa* ($q = 0.854 - 0.930$), 35 a *Q. magnoliifolia* ($q = 0.073 - 0.142$), y 57 fueron genéticamente intermedios ($q = 0.250 - 0.751$).

Encontramos diferencias significativas en los niveles de diversidad genética ($F = 5.13$; $P = 0.007$), estimada como heterocigosidad por loci, los individuos de *Q. magnoliifolia* presentan en promedio una mayor heterocigosidad por loci (0.82 ± 0.023), seguido de *Q. resinosa* (0.72 ± 0.025), y los individuos de encinos híbridos (0.74 ± 0.018), estos dos últimos no difieren en sus valores de diversidad genética.

Dentro del complejo híbrido *Quercus magnoliifolia* x *Quercus resinosa*, se encontró un total de 48 morfoespecies de agallas y 45 morfoespecies de parasitoides. Los parasitoides se agruparon en 19 géneros que pertenecen a 7 familias: (i) Eurytomidae, (ii) Eulophidae, (iii) Ormyridae, (iv) Torymidae, (v) Pteromalidae, (vii) Eupelmidae y (viii) Encyrtidae. (ver Tabla 1). En general los parasitoides más abundantes pertenecen a tres familias Eulophidae, Eurytomidae y Torymidae (Figura 1).

Q. magnoliifolia

Q. magnoliifolia albergó 33 morfoespecies de insectos inductores de agallas, de las cuales 5 especies (15.2%) fueron exclusivas (Figura 2) (Tabla 2). Las 33 morfoespecies de insectos inductores de agallas fueron parasitadas por 21 morfoespecies de parasitoides, la abundancia total de parasitoides en *Q. magnoliifolia* fue de 190 individuos, los cuales se agrupan en 11 géneros y 5 familias (Figura 1 y 2). En este caso, 4 géneros de parasitoides fueron exclusivos a esta especie de encino (*Aprostocetus* sp4, *Minotetrastichus* sp, *Zaglytonotus* sp, *Amphidocius* sp), La diversidad de interacciones para la subred encino-insectos inductores de agallas fue de 3.7, mientras que para la subred insectos inductores de agallas-parasitoides fue 3.2 (Tabla 2). La conectancia para la subred encino-insectos inductores de agallas fue de 11%, mientras que para la subred insectos inductores de agallas-parasitoides fue de 10.2%. La topología de las subredes en *Q. magnoliifolia* fue significativamente anidada solamente para la subred encino-insectos inductores de agallas (NODF = 16.53; $P < 0.05$), mientras que la subred insectos inductores de agallas-parasitoides el anidamiento no fue significativo (NODF = 13.6; $P > 0.05$). La generalidad en la subred encino-insectos inductores de agallas fue de 5.22 y en la subred insectos inductores de agallas-parasitoides fue de 2.70. La vulnerabilidad en la subred encino-insectos inductores de agallas fue de 2.83 y en la subred insectos inductores de agallas-parasitoides fue de 2.71. El índice de especialización cuantitativa (H_2) en ambas subredes fue mayor (subred encino-insectos inductores de agallas, $H_2 = 0.66$; subred insectos inductores de agallas-parasitoides, $H_2 = 0.68$) respecto a los otros dos grupos de plantas. Los enlaces por especie en ambas subredes fue inferior al que presentaron los otros dos

grupos de plantas (subred encino-insectos inductores de agallas, 1.9; subred insectos inductores de agallas-parasitoides, 1.1) (ver Tabla 2).

Se registraron 14 morfoespecies de agallas núcleo generalistas para la interacción con *Q. magnoliifolia* (Figura 2. Apéndice 1) y 11 morfoespecies núcleo generalistas de insectos inductores de agallas para la interacción con parasitoides (Figura 2. Apéndice 1). De éstas morfoespecies de inductores de agallas núcleo generalistas, 4 (28.6%) se encuentran presentes en las tres redes (Figura 2, 3, 4. Apéndice 1). Se encontraron 9 morfoespecies núcleo generalistas de parasitoides (Figura 2. Apéndice 1), 4 (44.4%) de éstas morfoespecies se presentaron en los tres grupos de plantas (Figura 2, 3, 4. Apéndice 1).

Q. resinosa

Q. resinosa albergó 28 morfoespecies de insectos inductores de agallas, de las cuales solo 1 especie (3.6%) fue exclusiva (Figura 3) (Tabla 2). Las 28 morfoespecies de insectos inductores de agallas fueron parasitadas por 30 morfoespecies de parasitoides, la abundancia total de parasitoides en *Q. resinosa* fue de 356 individuos, los cuales se agrupan en 11 géneros y 6 familias (Figura 1 y 3). En este caso, 10 géneros de parasitoides fueron exclusivos a esta especie de encino (*Eurytoma* sp5, sp6, sp7, sp9, sp10, sp11, *Sycophila* sp4, sp5, *Aprostocetus* sp7, *Baryscapus* sp). La diversidad de interacciones para la subred encino-insectos inductores de agallas fue de 2.65, mientras que para la subred insectos inductores de agallas-parasitoides fue 3.36 (Tabla 2). La conectancia para la subred encino-insectos inductores de agallas fue de 16%, mientras que para la subred insectos inductores de agallas-parasitoides es de 13%. La topología de las subredes en *Q. resinosa* fue significativamente anidada en ambas subredes: subred encino-insectos inductores de agallas (NODF = 22.31; $P < 0.05$), subred insectos inductores de agallas-parasitoides (NODF = 19.61; $P < 0.05$). La generalidad en la subred encino-insectos inductores de agallas fue de 3 y en la subred insectos inductores de agallas-parasitoides fue de 2.55. La vulnerabilidad en la subred encino-insectos inductores de agallas fue de 2.3 y en la subred insectos inductores de agallas-parasitoides fue de 5.22. El índice de especialización cuantitativa (H2) en la subred encino-insectos inductores de agallas fue $H2 = 0.58$, y en la subred insectos inductores de agallas-parasitoides fue $H2 = 0.45$). Los enlaces por especie para cada subred fueron: subred encino-insectos inductores de agallas 2.31, subred insectos inductores de agallas-parasitoides, 1.33. (ver Tabla 2).

Se registraron 15 morfoespecies de agallas núcleo generalistas para la interacción con *Q. resinosa* (Figura 3. Apéndice1) y 4 morfoespecies núcleo generalistas de insectos inductores de agallas para la interacción con parasitoides (Figura 3. Apéndice 1). De éstas morfoespecies de inductores de agallas núcleo generalistas, 4 (26.7%) se encuentran presentes en las tres redes (Figura 2, 3, 4. Apéndice 1). Se encontraron 13 morfoespecies núcleo generalistas de parasitoides (Figura 3. Apéndice 1), 4 (30.8%) de éstas morfoespecies se presentaron en los tres grupos de plantas (Figura 2, 3, 4. Apéndice 1).

Híbridos

Los encinos híbridos albergaron 42 morfoespecies de insectos inductores de agallas, de las cuales 8 especies (19%) fueron exclusivas (Figura 4) (Tabla 2). Las 42 morfoespecies de insectos inductores de agallas fueron parasitadas por 23 morfoespecies de parasitoides, la abundancia total de parasitoides en estos encinos híbridos fue de 583 individuos, los cuales se agrupan en 12 géneros y 7 familias (Figura 1 y 4). En este caso seis géneros de parasitoides fueron exclusivos a estos encinos híbridos (*Eurytoma* sp4, *Aprostocetus* sp5, *Euderus* sp, *Tamarixia* sp, *Peckianus* sp, *Cheiloneris* sp). La diversidad de interacciones en ambas subredes es mayor respecto al de los otros dos grupos de plantas: subred encino-insectos inductores de agallas fue de 4.55, subred insectos inductores de agallas-parasitoides fue 3.41 (Tabla 2). La conectancia para la subred encino-insectos inductores de agallas es de 11%, mientras que para la subred insectos inductores de agallas-parasitoides es de 13.7%. La topología de las subredes fue significativamente anidada en la subred encino-insectos inductores de agallas (NODF = 17.51; $P < 0.05$), mientras que en la subred insectos inductores de agallas-parasitoides el anidamiento no fue significativo (NODF = 18.69; $P > 0.05$). La generalidad en la subred encino-insectos inductores de agallas fue de 8.89 y en la subred insectos inductores de agallas-parasitoides fue de 5.10. La vulnerabilidad en la subred encino-insectos inductores de agallas fue de 3.65 y en la subred insectos inductores de agallas-parasitoides fue de 3. El índice de especialización cuantitativa (H2) en la subred encino-insectos inductores de agallas fue $H2 = 0.55$, y en la subred insectos inductores de agallas-parasitoides fue $H2 = 0.47$. Los enlaces por especie en ambas subredes fueron mayores a los que presentaron los otros dos grupos de plantas (subred encino-insectos inductores de agallas, 2.6; subred insectos inductores de agallas-parasitoides, 1.63). (ver Tabla 2).

Se registraron 13 morfoespecies de agallas núcleo generalistas para la interacción con encinos híbridos (Figura 4. Apéndice1) y 5 morfoespecies núcleo generalistas de

insectos inductores de agallas para la interacción con parasitoides (Figura 4. Apéndice 1). De estas morfoespecies de inductores de agallas núcleo generalistas, 4 (30.8%) se encuentran presentes en las tres redes (Figura 2, 3, 4. Apéndice 1). Se encontraron 5 morfoespecies núcleo generalistas de parasitoides (Figura 4. Apéndice 1), 4 (80%) de éstas morfoespecies se presentaron en los tres grupos de plantas (Figura 2, 3, 4. Apéndice 1).

Q. magnoliifolia-híbridos-*Q. resinosa*

La evaluación de patrones de interacción no aleatorios dentro de cada subred, nos muestran que las subredes para la interacción encinos-insectos inductores de agallas exhiben una topología de anidamiento (NODF valores que van de 16.5 a 22.3 ($P < 0.05$) (Tabla 2), mientras que las subredes insectos inductores de agallas-parasitoides únicamente la subred de los individuos de *Q. resinosa* presentó una topología anidada (NODF = 19.6, $P < 0.05$) (Tabla 2).

El índice de similitud de Bray-Curtis mostró que los individuos de *Q. resinosa* e híbridos son los que presentaron una mayor similitud en la composición de especies de insectos inductores de agallas (51%), y de insectos parasitoides (56%). Mientras que entre *Q. magnoliifolia* y los híbridos la similitud de especies de insectos inductores de agallas fue de 46% y de parasitoides de 36%. Finalmente, la similitud en la composición de especies de agallas y parasitoides entre encinos progenitores, *Q. magnoliifolia* y *Q. resinosa* fue de 19% y 50% respectivamente.

DISCUSIÓN

Al comparar la estructura de las redes tróficas antagónicas presentes en individuos de *Q. magnoliifolia*, *Q. resinosa*, e híbridos y su interacción con avispas inductoras de agallas e insectos parasitoides, encontramos que la estructura de cada subred, presentó patrones muy particulares y diferenciales entre los tres grupos de plantas. En general encontramos que las subredes de los individuos híbridos presentaron una mayor diversidad de interacciones y enlaces por especie, en comparación con las subredes que presentaron los individuos de encinos progenitores. Este resultado puede estar asociado evidentemente al fenómeno de hibridación interespecífica de plantas, cuyos efectos se han reportado en la literatura como contrastantes, donde plantas híbridas pueden sostener una diversidad menor, igual o mayor al que presentan las plantas progenitoras (Boecklen y Spellenberg 1990; Aguila y Boecklen

1992; floate et al. 1993). Se han sugerido que el rango geográfico de los hospederos, la arquitectura y fenología de las plantas igualmente se ven afectados por la hibridación en plantas, por lo tanto, son factores importantes que pueden estar generando estos patrones contrastantes de diversidad de insectos herbívoros, debido a que influyen directamente sobre la preferencia y desarrollo de los insectos herbívoros (Dungey *et al.* 2000; Rehill *et al.* 2005; Carmona *et al.* 2011; Evans *et al.* 2012), así como, sobre la diversidad y estructura de la comunidad de herbívoros a través de los diferentes niveles tróficos (Harvey *et al.* 2003, Hochwender y Fritz 2004, Schädler *et al.* 2010).

Igualmente los individuos híbridos son los que presentaron una mayor abundancia de insectos inductores de agallas así como de parasitoides, resultado que coincide con lo reportado por Fritz (1999), quien identificó que los individuos híbridos de plantas representan una amplia gama de recursos y condiciones que pueden ser explotados por su fauna asociada, debido al incremento de los recursos. Igualmente, la alta actividad ecológica y evolutiva que caracteriza a las zonas de hibridación, puede derivar en la creación de nuevos hábitats para los organismos asociados (Tovar-Sánchez y Oyama 2006b), como resultado de nuevos caracteres de la planta hospedera, como pueden ser cambios en su morfología foliar (González-Rodríguez *et al.* 2004, Tovar-Sánchez y Oyama 2004), fenología (Hunter *et al.* 1997) y arquitectura (Bangert *et al.* 2005), así como su química secundaria (Wimp *et al.* 2004; Cheng et al. 2011). Dichos caracteres pueden asociarse con las preferencias de los herbívoros, su desarrollo y distribución (Whitham *et al.* 1994, 1999, Fritz *et al.* 1999, Hochwender y Fritz 2004, Bailey *et al.* 2009).

El número de especies en cada nivel trófico, fue contrastante, en la subred encinos-insectos inductores de agallas, el número de especies en cada nivel trófico fue mayor en relación a las especies progenitoras, mientras que en la subred insectos inductores de agallas – parasitoides, los híbridos presentaron un mayor número de especies de insectos inductores de agallas, y el número de parasitoides fue intermedio en relación a las especies progenitoras. Resultado que nos indica que la diversidad de interacciones puede o no estar determinada por la diversidad beta entre especies de plantas (Dyer *et al.* 2010).

Los valores de conectancia de cada subred se encuentran dentro de los valores reportados en otros estudios previos sobre redes antagonicas, los cuales van de 10 al 16% de interacciones promedio presentes en cada subred (Rott y Godfray 2000; Hirao y Murakami 2008, Kaartinen y Roslin 2012). Paniagua *et al.* (2009) encontraron en su trabajo con inductores de agallas que una mayor conectancia es explicada por el número de especies de insectos parasitoides que se encuentran asociados a cada especie de insecto

inductor de agallas, lo cual refleja el nivel de vulnerabilidad que presentan los insectos herbívoros ante el ataque de parasitoides y no por la amplitud del uso de hospederos (generalidad) que presenta cada especie de parasitoide. Nuestro estudio difiere de estos resultados, ya que encontramos una mayor conectancia en subredes que presenta una mayor generalidad y una menor vulnerabilidad, como es el caso de la subred encino – insectos inductores de agallas (16%) en *Q. resinosa*, y para el caso de la subred insectos inductores de agallas - parasitoides (13.7%) en híbridos. Resultado que puede asociarse al hecho de que los híbridos presentan una mayor diversidad de interacciones y de especies en cada nivel trófico, debido a que complejos genes co-adaptados a presentes en las plantas progenitoras pueden no estar presentes en los híbridos (Whitam 1989), lo cual permite la apertura de nuevos nichos para ser colonizados por una mayor diversidad de insectos inductores de agallas (Tovar-Sanchez y Oyama 2006). Sin embargo la incidencia de parasitismo en inductores de agallas presenten en los híbridos es menor, resultado que coincide con el estudio de Stiling y Rossi (1996), donde el efecto “bottom-up” determina indirectamente el control del “top-down” de parasitoides, regulado por el tamaño de la agalla, por factores ambientales y por factores genéticos respectivamente.

Este estudio revela que existen variaciones en diferentes aspectos de la organización de las redes tróficas dentro del complejo híbrido. En general se observa que las interacciones que presentan los individuos híbridos con las agallas y parasitoides es más diversa, presentando una mayor generabilidad en ambas subredes, encino-agallas y agallas-parasitoides, mientras que la vulnerabilidad es mayor en los híbridos solo en la subred encino-agallas, y en la subred agallas-parasitoides la vulnerabilidad es mayor en *Q. resinosa*. Estos resultados nos indican que los encinos híbridos son más vulnerables a la incidencia de inductores de agallas, ya que son los que presentan en promedio un mayor número de individuos con agallas, así como un promedio mayor de agallas por individuo respecto a los valores encontrados en los individuos de encinos progenitores. A su vez, las agallas presentes en los híbridos presentan una menor presión de enemigos naturales (parasitoides), lo cual permite que la incidencia de agallas sea mayor en los híbridos. Ha quedado bien documentado que los insectos parasitoides juegan un papel muy importante en la redes tróficas, debido a que influyen en la densidad y dinámica poblacional de sus hospederos (Hassell 2000). Así mismo, se ha documentado que los insectos inductores de agallas pueden distinguir entre plantas hospederas híbridas de hospederos con respecto a individuos de las especies progenitoras en zonas de hibridación de *Quercus* (Aguilar y Boecklen 1992), *Salix* (Fritz *et al.* 1994), y *Populus* (Floate y Whitham 1995; Evans *et al.*

2012). Esta capacidad de reconocimiento se ha demostrado que se debe a ciertos metabolitos secundarios los cuales están implicados en el reconocimiento del hospedero así como a la estimulación de la oviposición en algunas especies de herbívoros (Fritz *et al.* 2003). Otros efectos de estos metabolitos secundarios es actuar como disuasivos de la alimentación tanto de herbívoros (Lill y Marquis 2001) y enemigos naturales (Chaplin-Kramer *et al.* 2011). Algunos herbívoros especialistas han desarrollado la capacidad de superar estas barreras químicas secuestrando estos metabolitos de sus plantas hospederas, los cuales utilizan como defensa contra una gran variedad de depredadores (Trigo 2011), afectando la diversidad y estructura de la comunidad de herbívoros a través de los diferentes niveles tróficos (Harvey *et al.* 2003, Hochwender y Fritz 2004, Schädler *et al.* 2010). Bailey *et al.* (2006) mostró una correlación genética entre la fitoquímica de *Populus* con la densidad de herbívoros y la intensidad de depredación por aves de estos herbívoros. Igualmente Harvey *et al.* (2003), encuentran que la calidad de dos especies de *Brassica* afecta el desarrollo de organismos de varios niveles tróficos, parasitoides e hiperparasitoides, mediados a través de los herbívoros de las plantas.

Referente a las morfoespecies de agallas núcleo generalistas, se aprecian patrones diferenciales entre subredes. En el caso de las subredes encinos – insectos inductores de agallas, encontramos de 13 a 15 agallas núcleo generalistas, de las cuales nueve están presentes en las subredes de los tres grupos de plantas. Este patrón de interacción donde las especies de inductores de agallas categorizadas como núcleo generalistas co-ocurren con insectos inductores de agallas que presentan menor número de interacciones con los individuos de encinos, resultando en una topología anidada, indica que las interacciones registradas para los encinos con baja incidencia de insectos inductores de agallas son un subconjunto cohesivo de las interacciones encontradas en los encinos con mayor incidencia de insectos inductores de agallas. Por lo tanto, estos insectos inductores de agallas núcleo generalistas, no es un grupo de especies que interactúa con un grupo específico de individuos de encinos. Así mismo, esta topología anidada probablemente facilita la persistencia de las especies de inductores minimizando el efecto de la competencia interespecífica (Bastolla *et al.* 2009). Mientras que en las subredes agallas-parasitoides, la topología anidada la presenta únicamente la subred de los individuos de *Q. resinosa*.

El índice de similitud de Bray-Curtis muestra que los individuos de *Q. resinosa* e híbridos son los que presentan una mayor similitud en la composición de inductores de agallas en un 51% y de parasitoides en un 56%. Esto se puede asociar a los cambios en la estructura genética por efecto del fenómeno de hibridación (Rieseberg y Ellstrand 1993,

Whitham *et al.* 1999), que puede estar generando la ruptura o dominancia de caracteres heredables, asociados a defensa y/o establecimiento de los herbívoros sobre la planta hospedera. Definitivamente la hibridación genera una gran diversidad genética en plantas lo cual conlleva a que la fauna asociada a tales especies vegetales responda a caracteres heredable de plantas (Crutsinger *et al.* 2006, 2009) generando diferencias en el ensamblaje de artrópodos (Whitham *et al.* 2006, Underwood 2009, Schädler *et al.* 2010, Smith *et al.* 2011), lo cual confiere un grado de resistencia o susceptibilidad para los herbívoros (e.g., Witter y Waisanen 1978, Fritz y Price 1988, Dungey *et al.* 2000).

Particularmente los patrones encontrados en este trabajo se puede atribuir a los múltiples efectos de la hibridación, por ejemplo, el incremento de la diversidad genética y diferenciación genética entre poblaciones (González-Rodríguez *et al.* 2005, Tovar-Sánchez *et al.* 2008), lo cual tiene efectos sobre la estructura y composición de insectos inductores y parasitoides, así como sobre la diversidad de interacciones.

CONCLUSIONES

Claramente la hibridación que se presenta en esta zona de Tequila, Jalisco, genera patrones diferenciales sobre la diversidad de interacciones entre individuos de encinos, inductores de agallas y parasitoides, donde los individuos de encinos híbridos soportan una mayor diversidad de interacciones. Además de la posible ruptura o dominancia de caracteres heredables, asociados a defensa y/o establecimiento de los herbívoros sobre la planta hospedera, lo cual confiere a los inductores de agallas la capacidad de discriminar entre plantas hospederas híbridas y progenitoras, así como diferentes grados de resistencia o susceptibilidad contra herbívoros, afectando los niveles tróficos superiores (bottom-up), tales como parasitoides, lo cual en este caso queda confirmado, debido a que la red trófica de los individuos híbridos presentan una mayor generalidad de inductores de agallas y una menor vulnerabilidad de parasitoides.

Finalmente observamos que nuestros resultados siguen la regla de similitud genética propuesta por Whitham *et al.* (2006) donde señala que existe una fuerte relación entre la genética de las planta y la comunidad de artrópodos asociados, donde plantas genéticamente similares soportan comunidades de artrópodos similares, y en este caso individuos híbridos y de *Q. resinosa*, son quizá más similares genéticamente al igual que en la comunidad de insectos inductores de agallas y parasitoides que soportan.

LITERATURA CITADA

- Aguilar J. M., y W. J. Boecklen. 1992. **Patterns of herbivory in the *Quercus grisea* X *Quercus gambelii* species complex.** *Oikos*. 64:498–504.
- Bailey J. K., S. C. Wooley, R. L. Lindroth y T. G. Whitham. 2006. **Importance of species interactions to community heritability: a genetic basis to trophic-level interactions.** *Ecology and Letters*. 9:78-85
- Bailey J. K., J. A. Schweitzer, F. Ubeda, J. Koricheva, C. J. LeRoy, M. D. Madritch, B. J. Rehill, R. K. Bangert, D. G. Fischer, G. J. Allan y T. G. Whitham. 2009. **From genes to ecosystems: a synthesis of the effects of plant genetic factors across levels of organization.** *Philos Trans R Soc B*. 364:1607-1616
- Bangert R. K., R. J. Turek, G. D. Martinsen, G. M. Wimp, J. K. Bailey y T. G. Whitham. 2005. **Benefits of conservation of plant genetic diversity on arthropod diversity.** *Conserv Biol*. 19:379-390
- Blüthgen N., J. Fründ, D. P. Vázquez y F. Menzel. 2008. **What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits?** *Ecology* 89:3387–3399.
- Chamberlain S. A., J. R. Kilpatrick y J. N. Holland. 2010. **Do extrafloral nectar resources, species abundances, and body sizes contribute to the structure of ant–plant mutualistic networks?** *Oecologia* 164:741–750.
- Chaplin-Kramer R, D. J. Kliebenstein, A. Chiem, E. Morrill, N. J. Mills, y C. Kremen. 2011. **Chemically mediated tritrophic interactions: opposing effects of glucosinolates on a specialist herbivore and its predators.** *J. Appl. Ecol.* 48:880-887
- Cheng D., K. Vrieling y P. G. L. Klinkhamer. 2011. **The effect of hybridization on secondary metabolites and herbivore resistance: implications for the evolution of chemical diversity in plants.** *Phytochem Rev.* 10:107-117
- Dáttilo W., C. Díaz-Castelazo y V. Rico-Gray. (2014). **Ant dominance hierarchy determines the nested pattern in ant-plant networks.** *Biological Journal of the Linnean Society* 113: 405-414.
- Díaz-Castelazo C, V. Rico-Gray, P.S. Oliveira y M. Cuautle. 2004. **Extrafloral nectary-mediated ant-plant interactions in the coastal vegetation of Veracruz, México: richness, occurrence, seasonality and ant foraging patterns.** *Ecoscience* 11:472–481

- Díaz-Castelazo C, P. R. Guimaraes, P. Jordano, J. N. Thompson, R. J. Marquis y V. Rico-Gray. 2010. **Changes of a mutualistic network over time: reanalysis over a 10-year period.** *Ecology* 91:793–801
- Del-Claro K., y H. M. Torezan-Silingardi. 2009. **Insect-plant interactions: new pathways to a better comprehension of ecological communities in Neotropical savannas.** *Neotropical Entomology* 38(2): 159-164
- Donatti, C.I., P. R. Guimaraes, M. Galetti, M. A. Pizo, F. M. D. Marquitti y R. Dirzo. 2011. **Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: modularity and underlying mechanisms.** *Ecology Letters* 14:773-781
- Dormann C. F. 2011. **How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks.** *Network Biology* 1(1): 1-20
- Dyer L. A., T. R. Walla, and H. F. Greeney, J. O Stireman y R. F. Hazen. 2010. **Diversity of Interactions: a metric for studies of biodiversity.** *Biotropica* 42: 281-289
- Elsadany A. E. A. 2012. **Dynamical complexities in a discrete-time food chain.** *Computational Ecology and Software*, 2(2): 124-139
- Evans L. M., G. J. Allan y T. G. Whitham. 2012. **Populus hybrid hosts drive divergence in the herbivorous mite, Aceria parapopuli: implications for conservation of plant hybrid zones as essential habitat.** *Conserv Genet.* 13:1601-1609
- Floate K. D., y T. G. Whitham. 1995. **Insects as traits in plant systematics: their use in discriminating between hybrid cottonwoods.** *Can. J. Bot.* 73:1-13
- Fritz R. S., C. M. Nichols-Orians y S. J. Brunsfeld. 1994. **Interspecific hybridization of plants and resistance to herbivores: hypotheses, genetics, and variable responses in a diverse herbivore community.** *Oecologia* 97:106-117
- Fritz R. S., C. Moulia y G. Newcombe. 1999. **Resistance of hybrid plants and animals to herbivores, pathogens, and parasites.** *Annu Rev Ecol Syst.* 30:565-591
- Fritz R. S., C. G. Hochwender, S. J. Brunsfeld, y B. M. Roche. 2003. **Genetic architecture of susceptibility to herbivores in hybrid willows.** *J. Evol. Biol.* 16:1115-1126
- González-Rodríguez A., D. M. Arias, S. Valencia y K. Oyama. 2004. **Morphological and RAPD analysis of hybridization between *Quercus affinis* and *Q. laurina* (Fagaceae), two mexican red oaks.** *American Journal of Botany.* 91: 401–409
- González-Rodríguez A., D. M. Arías y K. Oyama. 2005. **Genetic variation of populations within the *Quercus affinis*–*Quercus laurina* (Fagaceae) complex analyzed with RAPD markers.** *Can J Bot* 83:155–162

- Hagen M, W. D. Kissiling, C Rasmussen C, M. A. M. De Aguiar, L. E. Brown, D. W. Carstensen, I. Alves-Dos-Santos, Y. L. Dupont, F. K. Edwards, J. Genini, P. R. Guimaraes, G. B. Jenkins, P. Jordano, C. N. Kaiser-Bunbury, M. E. Ledger, K. P. Maia, F. M. D. Marquitti, O. McLaughlin, L. P. C. Morellato, E. J. O’Gorman, K. Trojelsgaard, J. M. Tylianakis, M. M. Vidal, G. Woodward y J. Olesen. 2012. **Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world.** *Advances in Ecological Research* 46: 89–210.
- Harrison R. G. 1990. **Hybrid zones: windows on evolutionary process.** *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 7: 69-128.
- Harvey J. A, N. M. Van Dam, y R. Gols R. 2003. **Interactions over four trophic levels: foodplant quality affects development of a hyperparasitoid as mediated through a herbivore and its primary parasitoid.** *Journal of Animal Ecology*. 72:520-531
- Hassell M. P. 2000. **Host parasitoid population dynamics.** *Journal of Animal Ecology* 69:543-566.
- Hochwender C. G., y R. S. Fritz. 2004. **Plant genetic differences influence herbivore community structure: evidence from a hybrid willow system.** *Oecologia* 138:547-557
- Hunter M.D., G. C. Varley y G. R. Gradwell. 1997. **Estimating the relative roles of top-down and bottom-up forces on insect herbivore populations: a classic study revisited.** *Proc Natl Acad Sci.* 94:9176-9181
- Hochwender C. G., y R. S. Fritz. 2004. **Plant genetic differences influence herbivore community structure: evidence from a hybrid willow system.** *Oecologia* 138:547-557
- Ings T. C., J. M. Montoya, J. Bascompte, N. Blüthgen, L. Brown, C. F. Dormann, F. Edwards, D. Figueroa, U. Jacob, J. I. Jones, R. B. Lauridsen, M. E. Ledger, H. M. Lewis, J. M. Olesen, F. J. Van Veen, P.H. Warren y G. Woodward. 2009. **Ecological networks – beyond food webs.** *Journal of Animal Ecology* 78: 253–269.
- Jordano P., D. Vázquez y J. Bascompte. 2009. **Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. In Ecología y evolución de interacciones planta-animal,** eds. R Medel, MA Aizen, R Zamora. Universitaria, S.A. Santiago de Chile. pp. 17–41

- Krishna, A., P. R. Guimaraes, P. Jordano y J. Bascompte. 2008. **A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks.** *Oikos* 117:1609–1618.
- Levin, S. A. 1992. **The problem of pattern and scale in ecology.** *Ecology* 73:1943–1967.
- Lewis O. T. M. Jane, J. Lasalle, C. H. C. Lyal, C. Whitefoord y H. C. J. Godfray. 2002. **Structure of a diverse tropical forest insect parasitoid community.** *Journal of Animal Ecology* 71: 855 – 873.
- Lewinsohn T. M, P. I. Prado, P. Jordano, J. Bascompte, y J. M. Olesen. 2006. **Structure in plant–animal interaction assemblages.** *Oikos* 113:174–184
- Lill J. T., y R. J. Marquis. 2001. **The effects of leaf quality on herbivore performance and attack from natural enemies.** *Oecologia* 126:418-428
- Loreau M, S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, A. Hector, D. U. Hooper, M. A. Huston, D. Raffaelli, B. Schmid, D. Tilman, y D. A. Wardle. 2001. **Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges.** *Science* 294: 804-808
- Medan D, R. P.J. Perazzo, M. Devoto, E. Burgos, M. G. Zimmermann, H. Ceva y A. M Delbue. 2007. **Analysis and assembling of network structure in mutualistic systems.** *Journal of Theoretical Biology* 246: 510-517
- Memmott J., y H. C. J. Godfray. 1994. **The use and construction of parasitoid webs.** – In: Hawkins, B. A. and Sheehan, W. (eds), Parasitoid community ecology. Oxford Univ. Press, pp. 300 – 318.
- Morales J. M., y D. P. Vázquez. 2008. **The effect of space in plant-animal mutualistic networks: insights from a simulation study.** *Oikos* 117: 1362-1370
- Müller C. B. I. C. T. Adriaanse, R. Belshaw y T. S. J. Godfray. 1999. **The structure of aphid-parasitoid community.** *Journal of Animal Ecology* 68: 346 – 370.
- Nedorezov L. V. 2011. **About a dynamic model of interaction of insect population with food plant.** *Computational Ecology and Software*, 1(4): 208-217
- Nielsen A., y J. Bascompte. 2007. **Ecological networks, nestedness and sampling effort.** *Journal of Ecology* 95:1134-1141.
- Olesen J. M., J. Bascompte, Y. L. Dupont y P. Jordano. 2007. **The modularity of pollination networks.** *Proc Natl Acad Sci USA* 104:19891–19896
- Peñaloza-Ramírez J. M., A. González-Rodríguez, A. Mendoza-Cuenca, H. Caron, A. Kremer y K. Oyama. 2010. **Interspecific gene flow in a multispecies oak hybrid zone in the Sierra Tarahumara of Mexico.** *Ann Bot* 105:389–399.

- Rezende E. L., P. Jordano y J. Bascompte. 2007. **Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks.** *Oikos* 116: 1919-1929
- Riesberg L., y N. C. Ellstrand. 1993. **What can molecular and morphological markers tell us about plant hybridization?** *Curr Rev Plant Sci* 12:213–241
- Rott A. S., y H. C. J. Godfray. 2000. **The structure of a leafminer–parasitoid community.** *Journal of Animal Ecology* 69:274–289.
- Santamaría L., y M. A. Rodríguez-Gironés. 2007. **Linkage rules for plant–pollinator networks: trait complementarity or exploitation barriers?** *PLoS Biology* 5: 354–359.
- Schädler M., R. Brandl, y A. Kempel. 2010. **Host plant genotype determines bottom-up effects in an aphid-parasitoid-predator system.** *Entomol. Exp. Appl.* 135:162-169
- Sebastian-Gonzalez, E., B. Dalsgaard, B. Sandel y P. R. Guimaraes. 2015. **Macroecological trends in nestedness and modularity of seed-dispersal networks: human impact matters.** *Global Ecology and Biogeography* 24: 293–303.
- Thompson J. N. 2005. **The geographic mosaic of coevolution.** University of Chicago Press, Chicago.
- Tovar-Sánchez E., y K. Oyama. 2004. **Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Q. crassipes* in Mexico. Morphological and molecular evidence.** *Am. J. Bot.* 91: 1352-1363
- Tovar-Sánchez E., y K. Oyama. 2006b. **Effect of hybridization of the *Quercus crassifolia* x *Quercus crassipes* complex on the community structure of endophagous insects.** *Oecologia* 147:702-713
- Trigo J. R. 2011. **Effects of pyrrolizidine alkaloids through different trophic levels.** *Phytochem Rev.* 10:83-98
- Turner M. G. 1990. **Spatial and temporal analysis of landscape patterns.** *Landscape Ecology* 4:21–30.
- Van Jaarsveld A. S., S. Freitag, S. L. Chown, C. Muller, S. Koch. H. Casco, C. Bullamy. M. Krüger, S. Endrödy-Younga, M. W. Mansell y C. H. Scholtz. 1998. **Biodiversity assessments and conservation strategies.** *Science* 279: 2106-2108

- Vázquez D. P., C. J. Melián, N. M. Williams, N. Blüthgen, B. R. Krasnov y R. Poulin. 2007. **Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks.** *Oikos* 116: 112-120
- Vázquez D. P., N. Blüthgen, L. Cagnolo y N. P. Chacoff. 2009. **Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review.** *Annals of Botany* 103: 1445-1457
- Vázquez, D. P., R. Poulin, B. R. Krasnov y G. I. Shenbrot. 2005. **Species abundance patterns and the distribution of specialization in host–parasite interaction networks.** *Journal of Animal Ecology* 74:946–955.
- Verdú, M., y A. Valiente-Banuet. 2011. **The relative contribution of abundance and phylogeny to the structure of plant facilitation networks.** *Oikos* 120:1351–1356.
- Waser N. M., y J. Ollerton. 2006. **Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization.** Chicago, IL: The University of Chicago Press.
- Wimp G. M., P. W. Young, S. A. Woolbright, G. D. Martinsen, P. Keim, y T. G. Whitham. 2004. **Conserving plant genetic diversity for dependent animal communities.** *Ecol Lett.* 7:776-780
- Whitham T. G., P. A. Morrow y B. M. Potts. 1994. **Plant hybrid zones as centers of biodiversity: the herbivore community of two endemic Tasmanian eucalypts.** *Oecologia* 97:481-490
- Whitham T. G., G. D. Martinsen, K. D. Floate, H. S. Dungey, B. M. Potts y P. Keim. 1999. **Plant hybrid zones affect biodiversity: tools for a genetic-based understanding of community structure.** *Ecology* 80:416-428

LEYENDAS DE FIGURAS

Figura 1. Patrones de incidencia de insectos parasitoides en el complejo híbrido *Q. magnoliifolia* X *Q. resinosa* en el Volcán de Tequila, Jalisco. Parasitoides asociados a *Q. magnoliifolia* (a); Parasitoides asociados a *Q. resinosa* (b); Parasitoides asociados a plantas híbridas (c)

Figura 2. Red trófica de *Q. magnoliifolia*. **Círculos:** Individuos de *Q. magnoliifolia*. **Triángulos:** Agallas núcleo generalistas para la interacción con individuos de *Q. magnoliifolia* y parasitoides núcleo generalistas. **Triángulos gris claro:** agallas núcleo generalistas para la interacción con parasitoides. **Rombos blancos:** agallas exclusivas de *Q. magnoliifolia*. **Cuadros blancos:** parasitoides exclusivos en *Q. magnoliifolia*.

Figura 3. Red trófica de *Q. resinosa*. **Círculos:** Individuos de *Q. resinosa*. **Triángulos:** Agallas núcleo generalistas para la interacción con individuos de *Q. resinosa* y parasitoides núcleo generalistas. **Triángulos gris claro:** agallas núcleo generalistas para la interacción con parasitoides. **Rombos blancos:** agallas exclusivas de *Q. resinosa*. **Cuadros blancos:** parasitoides exclusivos en *Q. resinosa*.

Figura 4. Red trófica de híbridos. **Círculos:** individuos híbridos. **Triángulos:** agallas núcleo generalistas para la interacción con individuos de híbridos y parasitoides núcleo generalistas. **Triángulos gris claro:** agallas núcleo generalistas para la interacción con parasitoides. **Rombos blancos:** agallas exclusivas de híbridos. **Cuadros blancos:** parasitoides exclusivos en híbridos.

Figura 1.

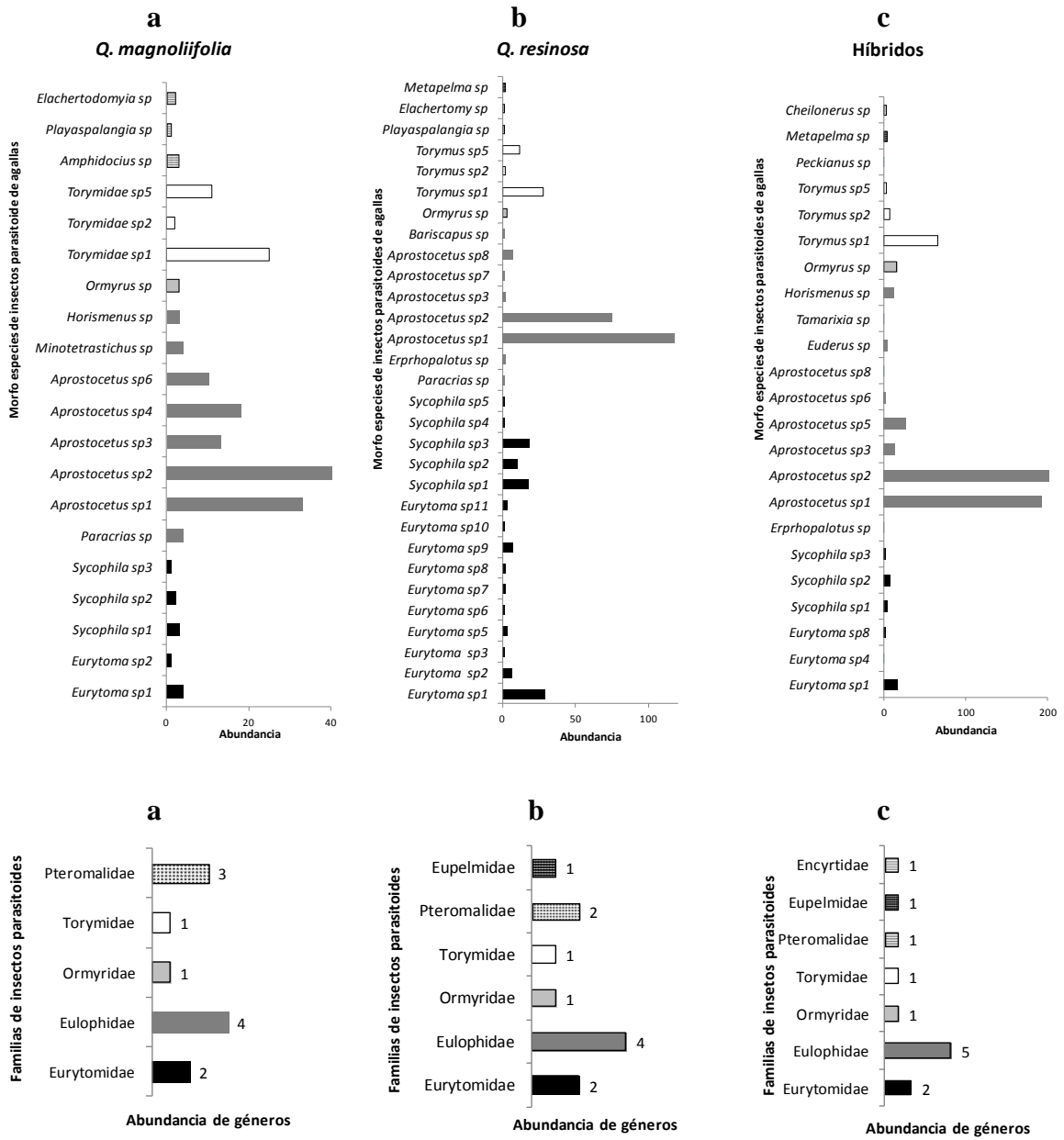


Figura 2.

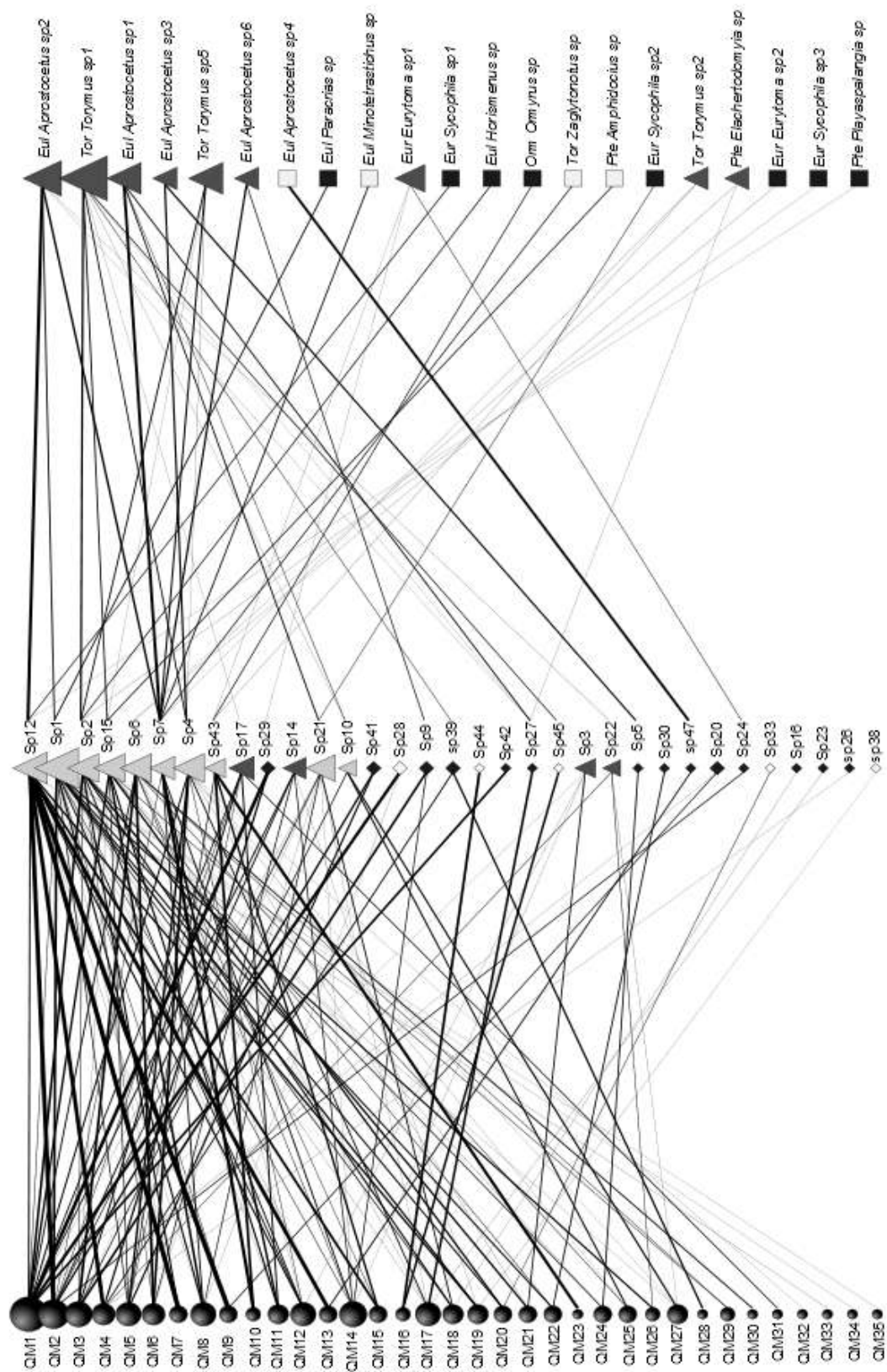


Figura 3.

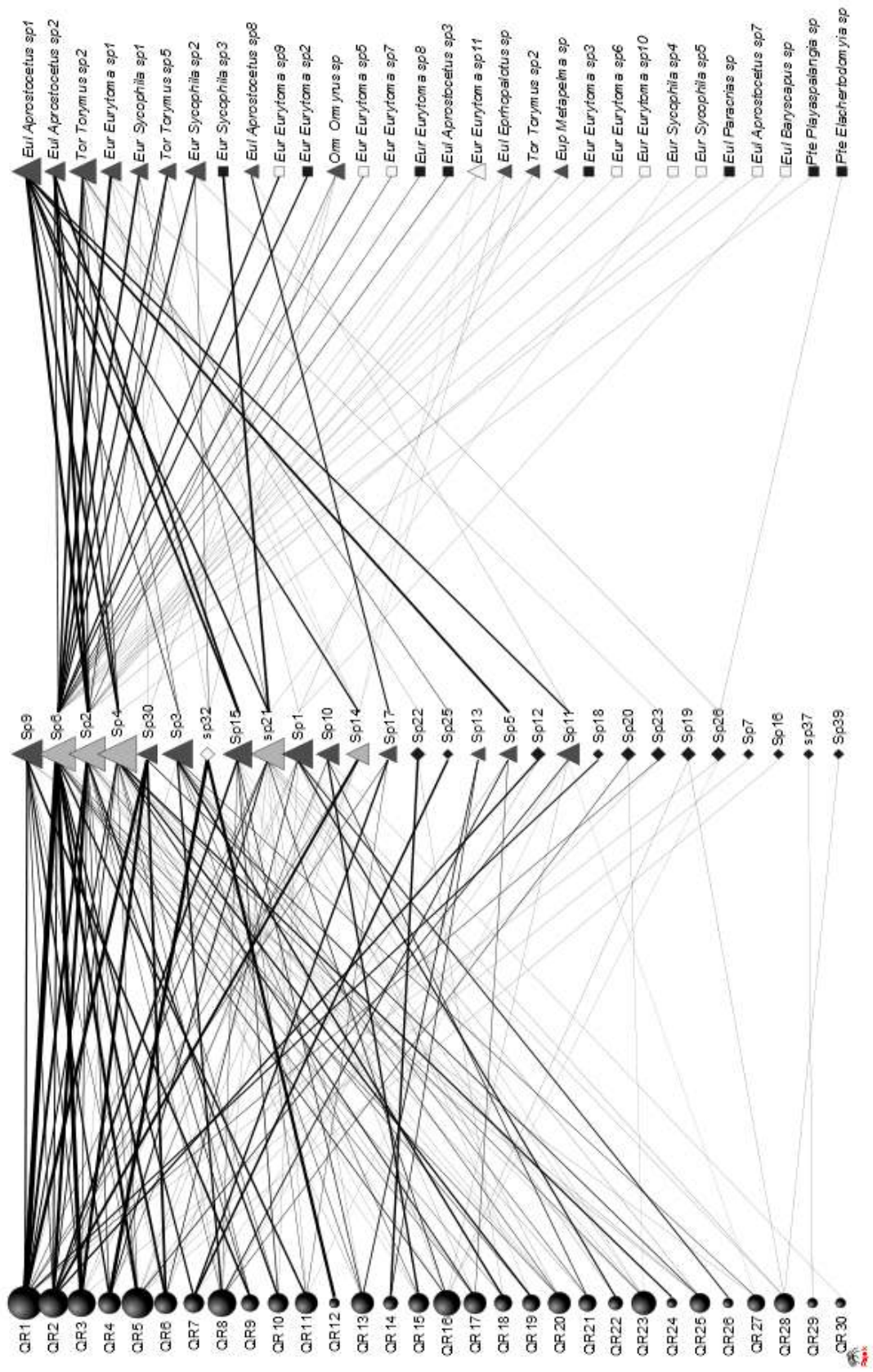


Figura 4.

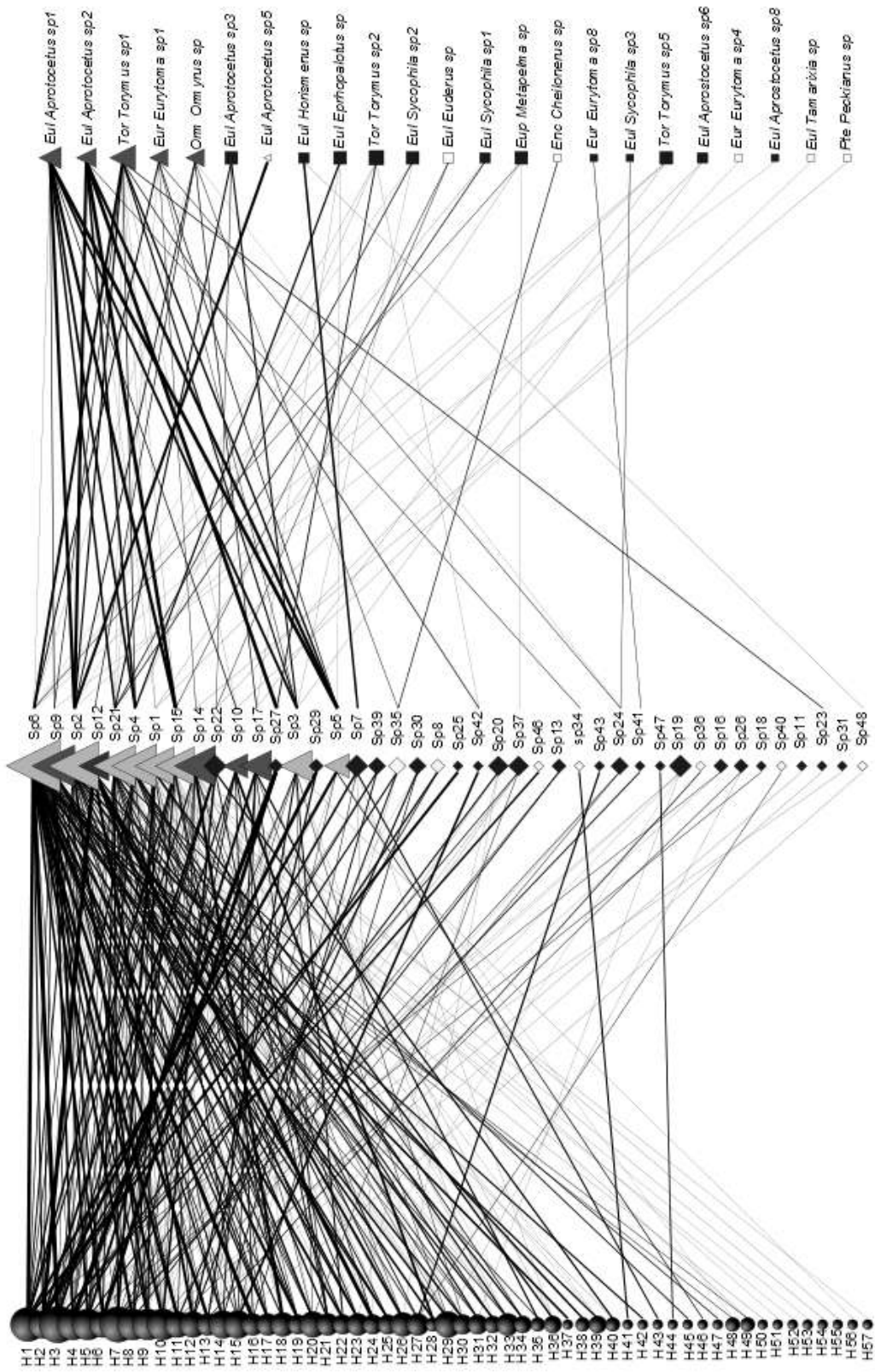


Tabla 1. Familias y géneros de insectos parasitoides presentes dentro del complejo híbrido.

Familias	Géneros
Eurytomidae	<i>Eurytoma 11spp</i> <i>Sycophila 5spp</i>
Eulophidae (8)	<i>Paracrias sp</i> <i>Ephropalotus sp</i> <i>Aprostocetus 8spp</i> <i>Minotetrastichus sp</i> <i>Euderus sp</i> <i>Baryscapus sp</i> <i>Tamarixia sp</i> <i>Horismenus sp</i>
Ormyridae	<i>Ormyrus sp</i>
Torymidae	<i>Torymus 6spp</i> <i>Zaglytonotus sp</i>
Pteromalidae (4)	<i>Amphidocius sp</i> <i>Peckianus sp</i> <i>Playaspalangia sp</i> <i>Elachertodomyia sp</i>
Eupelmidae	<i>Metapelma sp</i>
Encyrtidae	<i>Cheilonerus sp</i>

Tabla 2. Comparación de métricas de cada subred entre especies de encinos. NSp-NTS (número de especies en el nivel trófico superior, NSp-NTI (número de especies en el nivel trófico inferior). Anidamiento * P < 0.05

Métricas	Encinos & Agallas			Agallas & Parasitoides		
	<i>Q. magnoliifolia</i>	Híbrido	<i>Q. resinosa</i>	<i>Q. magnoliifolia</i>	Híbrido	<i>Q. resinosa</i>
NSp-NTS	33	42	28	21	23	30
NSp-NTI	35	57	30	21	25	16
Diversidad de interacción	3.7	4.55	2.65	3.24	3.41	3.36
Conectancia	11%	11%	16%	10.2%	13.7%	13%
Anidamiento	16.53*	17.51*	22.31*	13.6	18.69	19.61*
Modularidad	0.42	0.35	0.36	0.61	0.44	0.50
Generalidad	5.22	8.89	3	2.70	5.10	3.55
Vulnerabilidad	2.83	3.65	2.3	2.71	3	5.22
H2	0.66	0.55	0.58	0.68	0.47	0.45
Enlaces por especie	1.9	2.6	2.31	1.1	1.63	1.33

APÉNDICE 1.

Morfoespecies de agallas núcleo generalistas para la interacción con encinos.

Q. magnoliifolia: 1, 2, 3, 4, 6, 7, 10, 12, 14, 15, 17, 21, 22, 43. (Figura 4)

Q. resinosa: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 9, 10, 11, 13, 14, 15, 17, 21, 30. (Figura 5)

Híbridos: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 9, 10, 12, 14, 15, 17, 21. (Figura 6)

Presentes en las tres redes: 1, 2, 4, 6, 10, 14, 15, 17, 21. (Figuras 4, 5, 6)

Morfoespecies de agallas núcleo para la interacción con parasitoides

Q. magnoliifolia (1, 2, 4, 6, 7, 10, 12, 15, 21, 27, 42)

Q. resinosa (2, 4, 6, 21)

Híbridos (2, 4, 5, 6, 21)

Morfoespecies de agallas núcleo generalistas presentes en las tres redes

(2, 4, 6, 21) (Figura 4, 5, 6)

Morfoespecies de parasitoides núcleo generalistas

Q. resinosa (*Aprostocetus* sp1, sp2, sp8, *Torymus* sp1, sp2, sp5, *Eurytoma* sp1, sp11, *Sycophila* sp1, sp2, *Ormyrus* sp, *Eprhopalotus* sp, *Metapelma* sp. (Figura 5).

Q. magnoliifolia (*Aprostocetus* sp1, sp2, sp3, sp6, *Torymus* sp1, sp2 sp5, *Eurytoma* sp1, *Elachertodomyia* sp. (Figura 4)

Híbridos (*Torymus* sp1, *Aprostocetus* sp1, sp2, *Eurytoma* sp1, *Ormyrus* sp. (Figura 6)

Morfoespecies de parasitoides núcleo generalistas presentes en las tres especies de encinos

(*Torymus* sp1, *Aprostocetus* sp1, *Aprostocetus* sp2 y *Eurytoma* sp1) (Figura 4,5,6).

vii. DISCUSIÓN GENERAL

Este estudio claramente demuestra que la hibridación interespecífica en plantas provoca cambios en la estructura de la comunidad de insectos inductores de agallas, generando redes más complejas. El análisis de asignación genética mediante el método de agrupamiento Bayesiano en STRUCTURE para los individuos presentes en el complejo claramente detectó hibridación entre *Q. magnoliifolia* y *Q. resinosa*. Con base en estos resultados, el procedimiento de asignación genética fue adecuado, debido a que individuos híbridos e individuos de *Q. magnoliifolia* y *Q. resinosa* fueron identificados por STRUCTURE con precisión.

Encontramos una menor diversidad genética en los individuos híbridos e individuos de *Q. resinosa* respecto a los individuos de *Q. magnoliifolia*, lo cual, puede deberse al hecho de que las zonas de hibridación pueden contener retrocruzas complejas, lo cual puede reducir la probabilidad de los efectos genéticos (Messina *et al.* 1996), como favorecer la variación genética (Rieseberg y Wendel 1993). Estos individuos con menor diversidad genética son los que sostienen una mayor riqueza de inductores de agallas, resultado que se puede asociar a los cambios en la estructura genética por efecto del fenómeno de hibridación (Rieseberg y Ellstrand 1993, Whitham *et al.* 1999), el cual puede generar la ruptura o dominancia de caracteres heredables de los encinos progenitores hacia los encinos híbridos, así como un menor contenido de compuestos de defensa, donde los híbridos heredaron el estimulante o atrayente de herbívoros presente en la especie progenitora susceptible a la herbivoría, en lugar de heredar el elemento disuasivo contra herbívoros presente en la especie progenitora resistente a la herbivoría (Hanhimäki *et al.* 1994, Siemens *et al.* 1994, Christensen *et al.* 1995, Gange 1995).

Otro factor que puede explicar este resultado es la selección de plantas hospederas. Tal comportamiento se ha demostrado que tiene una base genética, donde el genotipo de la planta es un factor importante que determina la preferencia del insecto para ovipositar (Cronin y Abrahamson 2001). Otro factor determinante es la presión ejercida por los insectos parasitoides sobre los inductores de agallas (Stone *et al.* 2002, Stone y Schönrogge 2003). Por lo tanto quizá la presión de depredación es mayor en los híbridos al igual que *Q. resinosa*. Sin embargo a pesar de que la respuesta de muchos herbívoros a la hibridación de plantas es positiva al incrementar su abundancia, es también de esperar que no se presente cambio alguno (Whitham *et al.* 1994, 1999).

La presencia de agallas exclusivas en los individuos híbridos en mayor proporción que las detectadas en los individuos progenitores, sin duda se debe igualmente al proceso de hibridación, que genera cambios en la estructura genética de las plantas (Rieseberg y Ellstrand 1993, Whitham *et al.* 1999), creando una mayor diversidad de nuevos nichos para ser colonizados por una gran diversidad de insectos inductores de agallas (Tovar y Oyama 2006a), los cuales se ha demostrado que tienen el potencial de discriminar entre especies de plantas estrechamente relacionadas, presentes en zonas híbridas (Aguilar y Boecklen 1992, Fritz *et al.* 1994, Floate y Whitham 1995, Evans *et al.* 2012).

Respecto a la morfología de agallas, encontramos que los híbridos albergan las nueve categorías descritas para el complejo, destacando que la categoría de agallas discoidales solamente se presenta en estos individuos, así como las agallas determinadas como complejas están presentes en mayor proporción en las especies progenitoras. Aunque la mayoría de los IIA despliegan un fuerte nivel de fidelidad a una especie de planta hospedera (Raman *et al.* 2005), algunas especies no están restringidas y pueden inducir agallas sobre especies de plantas que no son sus hospederos comunes (Abrahamson *et al.* 1989, Frenzel *et al.* 2000, Wool 2005). Cada especie de insecto induce una agalla muy característica con diferente grado de complejidad en su estructura, habiendo una gran variación en la forma, tamaño y estructura (Stone y Cook 1998). Por lo tanto, es de esperar una gran diversidad de formas de agallas en grupos tan diversos como los encinos mexicanos.

Comprobamos que la hibridación tiene efectos sobre el ensamblaje y patrones de interacción tritróficas. Encontramos que la estructura de cada subred, presenta patrones muy particulares y diferenciales. En general, encontramos que las subredes de individuos híbridos presentan una mayor diversidad de interacciones y enlaces por especie, así como una mayor abundancia de inductores de agallas así como de parasitoides, en relación a las subredes que presentan los individuos de encinos progenitores. Claramente estos resultados se pueden asociar a los cambios en la estructura genética por efecto del fenómeno de hibridación (Rieseberg y Ellstrand 1993, Whitham *et al.* 1999). Comprobando la teoría del nivel trófico de interacción la cual predice que el genotipo de la planta puede afectar la susceptibilidad de herbívoros así como enemigos naturales (Fritz 1992, 1995), debido a que la recombinación por efecto de la hibridación puede estar generando la ruptura o dominancia de caracteres heredables, asociados a defensa y/o establecimiento de los herbívoros sobre la planta hospedera, a través de los diferentes niveles tróficos.

El hecho de que los individuos híbridos representan una amplia gama de recursos y condiciones que pueden ser explotados por su fauna asociada, debido al incremento de los recursos (Fritz 1999), así como la alta actividad ecológica y evolutiva que caracteriza a las zonas híbridas, factores que pueden estar generando nuevos hábitats para los organismos asociados (Tovar-Sánchez y Oyama 2006b), así como nuevos caracteres de la planta hospedera, como cambios en su morfología foliar (González-Rodríguez *et al.* 2004, Tovar-Sánchez y Oyama 2004), fenología (Hunter *et al.* 1997), arquitectura (Bangert *et al.* 2005) y química secundaria (Wimp *et al.* 2004, Cheng *et al.* 2011). Estos caracteres pueden asociarse con las preferencias de los herbívoros, su desarrollo y distribución (Whitham *et al.* 1994, 1999, Fritz *et al.* 1999, Hochwender y Fritz 2004, Bailey *et al.* 2009).

Los encinos híbridos son más vulnerables a la incidencia de inductores de agallas, ya que son los que presentan en promedio un mayor número de individuos con agallas, así como un promedio mayor de agallas por individuo respecto a los valores encontrados en los individuos de encinos progenitores. A su vez las agallas presentes en los híbridos presentan una menor presión de enemigos naturales (parasitoides), lo cual permite que la incidencia de agallas sea mayor en los híbridos. Ha quedado bien documentado que los insectos parasitoides juegan un papel muy importante en la redes tróficas, debido a que influyen en la densidad y dinámica poblacional de sus hospederos (Hassell 2000).

Encontramos que la topología de las subredes en general es anidada. Este patrón de interacción donde las especies de inductores de agallas categorizadas como núcleo generalistas coocuran con inductores de agallas que presentan menor número de interacciones con los individuos de encinos, resultando en una topología anidada, lo cual indica que las interacciones registradas para los encinos con baja incidencia de inductores de agallas son un subconjunto cohesivo de las interacciones encontradas en los encinos con mayor incidencia de inductores de agallas, por lo tanto estos inductores de agallas no es un grupo de especies que interactúa con un grupo específico de individuos de encinos. Así mismo esta topología anidada es lo que permite la persistencia de las especies de inductores de agallas minimizando el efecto de la competencia interespecífica (Bastolla *et al.* 2009).

El índice de similitud de Bray-Curtis muestra que los individuos de *Q. resinosa* e híbridos son los que presentan una mayor similitud en la composición de inductores de agallas en un 51% y de parasitoides en un 56%. Este patrón también se puede atribuir a que estos individuos híbridos son genéticamente más similares a su progenitor *Q. resinosa*,

ya que se ha reportado que plantas con genotipos similares presentan una composición de artrópodos similares (Bangert 2006, Whitham *et al.* 2006).

Claramente este fenómeno natural de hibridación genera una gran diversidad genética en plantas lo cual conlleva a que la fauna asociada a tales especies vegetales respondan a caracteres heredables de plantas (Crutsinger *et al.* 2006, 2009), confiriéndoles un grado de resistencia o susceptibilidad hacia los herbívoros (e.g., Witter y Waisanen, 1978, Fritz y Price 1988, Dungey *et al.* 2000), lo cual genera diferencias en el ensamblaje de artrópodos (Johnson *et al.* 2006, Whitham *et al.* 2006, Crawford *et al.* 2007, Underwood 2009, Schädler *et al.* 2010, Smith *et al.* 2011).

viii. CONCLUSIONES GENERALES

El complejo híbrido formado por *Q. magnoliifolia* x *Q. resinosa*, claramente tiene impacto sobre la riqueza y estructura de la comunidad de insectos inductores de agallas (IIA).

- Incrementando la riqueza de (IIA) en hospederos híbridos, en comparación con sus progenitores, debido a la ruptura de complejos de genes de resistencia contra herbívoros. Por lo tanto estos híbridos se pueden considerar como “super hospederos”, permitiendo una mayor diversidad de nuevos nichos para ser colonizados por una gran diversidad de insectos inductores de agallas.
- Genera patrones diferenciales sobre la diversidad de interacciones entre individuos de encinos, inductores de agallas y parasitoides, donde individuos de encinos híbridos soportan una mayor diversidad de interacciones.
- Estos resultados son evidencia de que los inductores de agallas tiene la capacidad de discriminar entre plantas hospederas híbridas y progenitoras, debido a que la red trófica de los individuos híbridos presentan una mayor generalidad de inductores de agallas y una menor vulnerabilidad de parasitoides.
- Finalmente observamos que nuestros resultados siguen la regla de similitud genética propuesta por Whitham *et al.* (2006) donde señala que existe una fuerte relación entre la genética de las planta y la comunidad de artrópodos asociados, donde plantas genéticamente similares soportan comunidades de artrópodos similares, y en este caso individuos híbridos y de *Q. resinosa*, son quizá más similares genéticamente al igual que en la comunidad de insectos inductores de agallas y parasitoides que soportan.

ix. LITERATURA COMPLEMENTARIA

- Abrahamson W. G., K. D. McCrea y S. S. Anderson. 1989. **Host preference and recognition by the goldenrod ball gallmaker *Eurosta solidaginis* (Diptera: Tephritidae).** *American Midland Naturalist* 12:322–330
- Allison S. A., y J. C. Schultz. 2005. **Biochemical responses of chestnut oak to chestnut oak to a galling cynipid.** *Journal of Chemical Ecology* 31:151–166
- Bangert R. K. R. J. Turek, B. Rehill, G. M. Wimp, J. A. Schweitzer, G. J. Allan, J. K. Bailey, G. D. Martinsen, P. Keim, R. L. Lindroth y T. G. Whitham. 2006. **A genetic similarity rule determines arthropod community structure.** *Mol. Ecol.* 15:1379-1391
- Christensen K., T. G. Whitham y P. Keim. 1995. **Herbivory and tree mortality across a pinyon pine hybrid zone.** *Oecologia* 101: 29-36
- Cook-Patton SC, Mcart SH, Parachnowitsch AL, Thaler JS, Agrawal AA. 2011. **A direct comparison of the consequences of plant genotypic and species diversity on communities and ecosystem function.** *Ecology* 92:915-923
- Crawford K. M., G. M. Crutsinger y N. J. Sanders. 2007. **Host-plant genotypic diversity mediates the distribution of an ecosystem engineer.** *Ecology* 88:2114-2120
- Cronin J. T., y W. G. Abrahamson. 2001. **Goldenrod stem galler preference and performance: effects of multiple herbivores and plant genotypes.** *Oecologia* 127:87–96 DOI:10.1007/s004420000561
- Crutsinger G.M., M. D Collins, J. A. Fordyce, Z. Gompert, C. C. Nice y N. J. Sanders. 2006. **Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process.** *Science* 313, 966–968
- Crutsinger G. M., M. W. Cadotte., y N. J. Sanders. 2009. **Plant genetics shapes inquiline community structure across spatial scales.** *Ecology Letters* 12: 285–292
- Davis A. L. V. y C. H. Schultz. 2001. **Historical vs. ecological factors influencing global patterns of scarabeine dung beetle diversity.** *Diversity and Distributions* 7:161-174
- Dodson G., y S. B. George. 1986. **Examination of two morphs of gall-forming *Aciurina* (Diptera: Tephritidae): Ecological and genetic evidence for species.** *Biological Journal of the Linnean Society* 29:63-79

- Eckenwalder J. E. 1984. **Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (Salicaceae) in sections Aigeiros and Tacamahaca II. Taxonomy.** *Canadian Journal of Botany*. 62: 325–335
- Egan S. P., y J. R. Ott. 2007. **Host plant quality and local adaptation determine the distribution of a gall-forming herbivore.** *Ecology* 88:2868-2879
- Eisenbach J. 1996. **Three-trophic-level interactions in cattail hybrid zones.** *Oecologia* 105:258-265
- Espírito-Santo M. M. y G. W. Fernandes. 2007. **How many species of gall-inducing insects are there on earth, and where are there?** *Ann. Entomol. Soc. Am.* 100:95-99
- Foss L. K., y L. K. Rieske. 2004. *Stem galls affect oak foliage with potential consequences for herbivory.* *Ecological Entomology* 29: 273–280
- Frenzel M. S., S. Eber, S. Klotz y R. Brandl. 2000. **Ecological comparison across geographical distributions: The thistle gall fly *Urophora cardui* (Diptera: Tephritidae) on two different *Cirsium* hosts.** *European Journal of Entomology* 97:183–189
- Fritz R. S. 1995. **Direct and indirect effects of plant genetic variation on enemy impact.** *Ecol. Entomol.* 20:18-26
- Fritz R. S., y P. W. Price. 1988. **Genetic variation among plants and insect community structure: willows and sawflies.** *Ecology* 69:845-856
- Gange A. C. 1995. **Aphid performance in an alder (*Alnus*) hybrid zone.** *Ecology* 76:2074-2083
- Genimar-Reboucas J., V. Eduardo-Martins y F. Wilson. 2003. **Richness and abundance of gall-forming insects in the Mamiraua Varzea, a flooded Amazonian forest.** *Uakari* 1:39-42
- Hanhimäiki S., J. Senn y E. Haukioja. 1994. **Performance of insect herbivores on hybridizing trees: the case of the subarctic birches.** *J Anim Ecol* 63:163-175
- Harper L. J., K. Shornogge, K. Y. Lim, P. Francis y C. P. Lichtenstein. 2004. **Cynipid galls: Insect-induced modifications of plant development create novel plant organs.** *Plant Cell Environment* 27: 327–335
- Hartley S. E., y J. H. Lawton. 1992. **Host manipulation by gall- insects: A test of the nutrition hypothesis.** *Journal of Animal Ecology* 61:113–119
- Hernández-Soto. P., M. Lara-Flores, L. Agredano-Moreno, L. Jiménez-García, P. Cuevas-Reyes, K. Oyama. 2015. **Developmental morphology of bud galls induce don the**

- vegetative meristems of *Quercus castanea* by *Amphibolips michoacaensis* (Hymenoptera: Cynipidae).** *Botanical Sciences* 93:685-693
- Messina F. J., J. H. Richards y E. D. McArthur. 1996. **Variable responses of insects to hybrid versus parental sagebrush in common gardens.** *Oecologia* 107:513-521
- Mooney K. A. 2011. **Genetically based population variation in aphid association with ants and predators.** *Arthropod-Plant. Inte* 5:1-7
- Moya-Laran J. 2011. **Genetic variation, predator–prey interactions and food web structure.** *Phil. Trans. R. Soc. B.* 366:1425-1437
- Muller C., y R. MacVaugh. 1972. **The oaks (*Quercus*) with comments on related species.** Contributions from the University of Michigan Herbarium. 9:507-522
- Pimentel D. 1961. **Species diversity and insect population outbreaks.** *Ann. Entomol. Soc. Am.* 54:76-86
- Preszler R. W., y W. J. Boecklen. 1994. **A three-trophic-level analysis of the effects of plant hybridization on a leaf-mining moth.** *Oecologia* 100:66-73
- Prior K. M., y J. J. Hellmann. 2010. **Impact of an invasive oak gall wasp on a native butterfly: a test of plant-mediated competition.** *Ecology* 91:3284-3293
- Rieseberg L. H. y S. J. Brunfeldt. 1992. **Molecular evidence and plant introgression.** In: Soltis P. S., D. E. Soltis, y J. D. Doyle (eds), Molecular systematics of plants. Chapman and Hall, pp. 151-176
- Santos de Araújo W., C. Scareli-Santos, F. A. G. Guilherme y P. Cuevas-Reyes. 2013. **Comparing galling insect richness among Neotropical savannas: effects of plant richness, vegetation structure and super-host presence.** *Biodivers Conserv.* 22:1083-1094
- Smith D.S., J. K. Bailey, S M. Shuster y T. G. Whitham. 2011. **A geographic mosaic of trophic interactions and selection: trees, aphids and birds.** *J. Evol. Biol.* 24:422-429
- Shorthouse J. D., y O. Rohfritsch. 1992. **Biology of insect-induced galls.** *Oxford University Press, Oxford.*
- Starzomski B. M., R. L. Parker y D. S. Srivastava. 2008. **On the relationship between regional and local species richness: a test of saturation theory.** *Journal of Ecology* 89:1921-1930
- Stone GN, Cook JM. 1998. **The structure of cynipid oak galls: Patterns in the evolution of an extended phenotype.** *Proceedings of the Royal Society, London B*, 265, 979–988.

Underwood N. 2009. **Effect of genetic variance in plant quality on the population dynamics of a herbivorous insect.** *J. Anim. Ecol.* 78:839-847

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.** *Aust. Ecol.* 28:1-13

Wimp G. M., y T. G. Whitham. 2001. **Biodiversity consequences of predation and host plant hybridization on an aphid-ant mutualism.** *Ecology* 82:440-452