



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO

FACULTAD DE BIOLOGÍA

“Diversidad de artrópodos del dosel en especies del género *Quercus* a lo largo de un gradiente altitudinal: importancia del vigor de la planta”

TESIS

Que presenta:

Biól. Paloma Cambrón Villalobos

Como requisito para obtener el título profesional de

Maestra en Ciencias Biológicas

Director de tesis: Dr. Pablo Cuevas Reyes

Codirectora de tesis: Yurixhi Maldonado López



Morelia, Michoacán, Mayo 2022

ÍNDICE

1. RESUMEN.....	2
2.ABSTRAC.....	4
3. INTRODUCCIÓN.....	5
4. HIPÓTESIS	12
5. OBJETIVOS.....	13
5.1 OBJETIVO GENERAL	13
5.2 OBJETIVOS PARTICULARES	13
6. Diversidad de artrópodos del dosel en especies de Quercus a lo largo de un gradiente altitudinal en el Volcán de Tequila: Importancia de la calidad y cantidad de recursos de la planta hospedera	14
7.DISCUSIÓN GENERAL.....	55
8.CONCLUSIONES.....	59
9.LITERATURA CITADA	60

A mi familia:

**Pedro y Olga
Jahir y Homero
Sebastián**

AGRADECIMIENTOS

A mis padres Olga Villalobos y Pedro Cambrón, por apoyarme en cada etapa de mi vida, por inculcarme y desarrollar los valores y aptitudes que me caracterizan, que me han permitido desarrollarme con éxito en esta etapa, por todo lo que han enseñado, por su amor y apoyo incondicional, gracias, los amo. A mis hermanos Jahir y Homero por ser mi ejemplo a seguir, por su apoyo y motivación en cada paso que he dado, me han enseñado mucho, gracias por todo.

Al Dr. Pablo Cuevas Reyes, por todo su apoyo a lo largo de mi vida académica dentro de la facultad de biología, por permitirme ser parte de su equipo de trabajo y enseñarme a ser y trabajar en equipo, por todo el conocimiento adquirido y motivarnos a dar lo mejor de nosotros como estudiantes, además, por brindarme su amistad y apoyo cuando lo necesité.

A mi Co-directora de tesis la Dra. Yurixhi Maldonado López, por su apoyo y comentarios para el proyecto, así como por su disposición para atender mis inquietudes. A mis sinodales el Dr. Luis Felipe (Luchito), Dr. Muricio y el Dr. Marcílio por sus aportaciones para enriquecer el proyecto y por su disposición en todo momento.

Al Dr. Edmundo López Barbosa por su asesoramiento en la identificación de artrópodos, por enseñarme tanto, por el tiempo, paciencia y amistad brindada, sin usted no hubiera sido posible.

A mis amigos que forman parte del laboratorio de interacciones bióticas, Joan, Sofi, Ica, Isa, Katy y Abel por su apoyo en campo para la colecta de mis muestras, así como por su ayuda en el laboratorio, he aprendido de cada uno de ustedes y sus habilidades, pero sobre todo por ser un equipo que me brindo su amistad, con anécdotas que siempre recordaré, los quiero chicos.

A Sebastián, por apoyarme en el día a día y recordarme lo capaz que soy, por estar conmigo en momentos en los que no era tan fácil llevar el proyecto, por compartir sus conocimientos y ayudarme cuando algo no me salía del todo bien, gracias por ser mi compañero.

Agradezco a CONCYT y a la Cordinación de la Investigación científica por el recurso propocionado para que este proyecto fuera posible.

¡GRACIAS!

1. RESUMEN

Los artrópodos son el grupo más diverso en los ecosistemas terrestres, para México, su riqueza alcanza más de 59 000 especies, las cuales desempeñan funciones importantes dentro de los ecosistemas como polinizadores, depredadores, descomponedores y recicladores de nutrientes. Particularmente, los artrópodos del dosel constituyen el 90% de la biomasa terrestre, albergando entre el 20 y 25% del total de los artrópodos que habitan en un bosque. El dosel de los encinos (*Quercus*) mantiene una alta diversidad de artrópodos, la cual está regulada por factores bióticos como la competencia, la depredación y la cantidad y calidad de recursos de las plantas, así como por factores abióticos como la temperatura, humedad, precipitación, los cuales en conjunto varían espacial a lo largo de gradientes altitudinales. Particularmente, la calidad (contenido de clorofila, área foliar específica, densidad foliar, contenido de agua y grosor foliar) y cantidad (DAP, cobertura del dosel, altura e intensidad de flujo lumínico) de recursos de las plantas puede variar con el ambiente, así como la expresión fenotípica en atributos morfológicos, fisiológicos y bioquímicos, lo cual puede afectar los patrones de diversidad de artrópodos del dosel a lo largo de gradientes altitudinales. Analizamos la variación de la diversidad de artrópodos del dosel de especies del género *Quercus* asociada con la cantidad y calidad de las plantas a lo largo de un gradiente altitudinal en el Volcán de Tequila, Jalisco. Todos los estimadores de cantidad y calidad de los individuos de encino mostraron diferencias a lo largo del gradiente altitudinal, la densidad y el área foliar específica fueron mayores en las especies de encino presentes en altitudes menores, mientras que el DAP, cobertura del dosel, contenido de clorofila, contenido de agua y grosor foliar fueron mayores en las especies de *Quercus* presentes en altitudes mayores. Encontramos que la composición de artrópodos del dosel fue diferencial entre las especies de encino, siendo mayores en las especies de encino de altitudes mayores. Observamos que la cantidad y calidad de la planta y la abundancia de artrópodos se relacionan positivamente a lo largo del gradiente. Confirmando que la cantidad y calidad de recursos de la planta responde positivamente al gradiente altitudinal, lo cual afecta la abundancia de artrópodos asociados al dosel vía efectos ascendentes “Bottom-up”, teniendo una respuesta diferencial por parte de los diferentes taxos de artrópodos de acuerdo a sus restricciones fisiológicas frente a variables ambientales.

PALABRAS CLAVE: altitud, composición, abundancia, efectos ascendentes.

2.ABSTRAC

Arthropods are the most diverse group in terrestrial ecosystems, for Mexico, their richness reaches more than 59,000 species, which perform important functions within ecosystems as pollinators, predators, decomposers and nutrient recyclers. Particularly, the canopy arthropods constitute 90% of the terrestrial biomass, housing between 20 and 25% of the total arthropods that inhabit a forest. The canopy of oaks (*Quercus*) maintains a high diversity of arthropods, which is regulated by biotic factors such as competition, predation and the quantity and quality of plant resources, as well as by abiotic factors such as temperature, humidity, precipitation, which together vary spatially along elevational gradients. In particular, the quality (chlorophyll content, specific leaf area, leaf density, water content and leaf thickness) and quantity (DBH, canopy cover, height and intensity light flux) of plant resources may vary with environment, as well as phenotypic expression in morphological, physiological, and biochemical attributes, which may affect canopy arthropod diversity patterns along elevational gradients. We analyzed the variation in canopy arthropod diversity of species of the genus *Quercus* associated with plant quantity and quality along an altitudinal gradient in the Tequila Volcano, Jalisco. All estimators of quantity and quality of oak individuals showed differences along the altitude gradient, density and specific leaf area were higher in oak species present at lower altitudes, while DBH, canopy cover, Chlorophyll content, water content, and leaf thickness were higher in *Quercus* species present at higher altitudes. We found that canopy arthropod composition was differential between oak species, being higher in oak species at higher altitudes. We observe that the quantity and quality of the plant and the abundance of arthropods are positively related along the gradient. Confirming that the quantity and quality of plant resources respond positively to the altitudinal gradient, which affects the abundance of arthropods associated with the canopy via bottom-up effects, having a differential response by the different arthropod taxa according to to their physiological restrictions against environmental variables.

KEY WORDS: altitude, composition, abundance, ascending effects.

3. INTRODUCCIÓN

Los artrópodos constituyen el grupo más diverso y dominante en los ecosistemas terrestres, exhibiendo una amplia diversidad anatómica y funcional (Stewart et al., 2007; Zang, 2011). La riqueza de especies de artrópodos está estimada entre 2 y 50 millones de especies (Rana et al., 2019), que desempeñan papeles funcionales importantes en los servicios ecosistémicos, como polinizadores, depredadores, descomponedores y recicladores de nutrientes (Lu et al., 2021). Por su rápida respuesta a los cambios ambientales son buenos bioindicadores ambientales (Maleque et al., 2009). Los artrópodos contribuyen a la transferencia de energía en las comunidades vegetales, aportando el 85% de la abundancia total de la fauna mundial (Llorente y Ocegueda 2008; Thomas 2013; Vellend 2017). Para México, la riqueza de artrópodos alcanza más de 59,000 especies conocidas y 8, 800 especies endémicas al país. Los arácnidos y los insectos están representados con aproximadamente 53,000 especies, representando el 10% de las especies del mundo (Zang 2011; Barringer et al., 2019, CONABIO 2020). Aproximadamente una cuarta parte de todas las especies de insectos son fitófagos y desempeñan un papel crucial como consumidores de plantas y alimento para los depredadores (Rana et al., 2019).

La diversidad de artrópodos del dosel constituye una porción del 90% de la biomasa terrestre (Erwin 2001; Nakamura *et al.* 2017) y se estima que del total de artrópodos que habitan en un bosque, entre el 20 y 25% lo hacen de manera exclusiva en el dosel (Ozanne et al., 2003), albergando más de 6.1 millones de especies (Hamilton et al., 2013; Valencia-Cuevas y Tovar Sánchez 2015). Específicamente, el dosel arbóreo posee una amplia variedad de microhábitats, como follaje, corteza, epífitas, acumulaciones de líquenes y hojarasca (Yanoviak et al., 2004), que los artrópodos explotan como sitios de alimentación y refugio (Erwin 2001; Ashton et al., 2017). Particularmente, el dosel de los encinos (*Quercus* spp.) mantiene comunidades de artrópodos muy diversas debido a que son un componente principal de los bosques templados (Valencia 2004, Uribe-Salas et al., 2020; Vaca-Sánchez et al., 2021).

Las comunidades de artrópodos del dosel están reguladas por factores bióticos y abióticos que afectan tanto la estructura de las comunidades (Medianero et al., 2010). Dentro de los

factores bióticos se encuentran la competencia, la depredación, así como la cantidad y calidad de recursos disponibles de las plantas hospederas (Corcos et al., 2018; Dahlhoff et al., 2019). La cantidad y calidad de recursos está determinada por las características de las plantas hospederas (Forbes et al., 2017), como el tamaño (i.e. altura, DAP), la complejidad estructural (i.e número de ramas, cobertura del dosel), la calidad nutricional (i.e. contenido de agua, nitrógeno y clorofila) (Joern et al., 2012 ; Muiruri et al., 2019) y los atributos foliares (i.e. área foliar específica, densidad foliar) (Peeters et al., 2007), que influyen en la supervivencia, reproducción y adecuación de los artrópodos (Denno y McClure 2012; Harrison et al., 2018). Por ejemplo, el alto contenido de agua y clorofila en las hojas de *Quercus* aumentan el consumo del tejido vegetal por parte de los herbívoros, así como su supervivencia y éxito reproductivo (Galmán 2020), ya que en estadios larvales requieren un alto contenido de nutrientes (Awmack y Leather 2002 en Lu et al., 2020). También se ha demostrado que el grosor de las hojas influye en la abundancia de insectos fitófagos, ya que representa una barrera para la digestión del tejido vegetal por parte de los artrópodos (Méndez-Solórzano 2018; Mediavilla et al., 2018; Galmán 2020). De igual manera, el aumento en la complejidad estructural, expresados en el porcentaje de cobertura del dosel, proporcionan un mayor número de refugio de depredadores como arácnidos, coleópteros, psocópteros, y dípteros (Barnes et al., 2020). Dentro de los factores abióticos se encuentran, la temperatura, humedad, precipitación, radiación UV, etc. Por ejemplo, la temperatura está relacionada con la tasa de crecimiento y desarrollo de las diferentes cohortes de edad de los artrópodos (e.g. huevo, larva, pupa, adulto) (Njovu et al., 2021). La humedad y la precipitación, están involucrados en el éxito de eclosión ya que los artrópodos necesitan hábitats cálidos con poca variación en estos factores abióticos (Capinera 2010). Adicionalmente, las bajas temperaturas y alta humedad generan zonas de alta condensación que limitan el vuelo y/o movimiento de los artrópodos (Werenkraut 2010).

Por lo anterior, los gradientes altitudinales han sido considerados como experimentos naturales para evaluar las respuestas de la flora y la fauna a cambios ambientales globales, ya que la variación ambiental presente en estos gradientes, afecta el crecimiento, reproducción, sobrevivencia y, por lo tanto, la distribución de los organismos (Ramos 2018). Los gradientes altitudinales involucran condiciones ambientales de la localidad y reflejan gradientes de gran escala, pero a una escala espacial pequeña (McCain 2009), puesto que en

distancias geográficas pequeñas ocurren fuertes cambios en los factores ambientales (Ramos 2018). Variables ambientales como la temperatura, la humedad y la precipitación varían a lo largo del gradiente de altitud (Abdala-Roberts et al., 2016). En cuanto a la temperatura, en zonas templadas esta disminuye de manera lineal con la altitud (McCain 2010), con un decremento de 0.6 °C por cada 100 m de altitud (Hernández-Calderón et al., 2013). La presión del aire disminuye con la elevación (Orjuela 2018), la radiación solar y precipitación aumentan con la elevación (Molina-Montenegro 2010; Shelomi 2012; MacCain 2010). Finalmente, la interacción de estos factores determina la productividad general del ecosistema en diferentes elevaciones (Harrison et al., 2018), influyendo en los patrones de riqueza y abundancia de especies de artrópodos del dosel a través de la disponibilidad de alimento y refugio (Abdala-Roberts et al., 2016; Dahlhoff et al., 2019).

Los patrones altitudinales de riqueza de especies para diferentes taxones, como plantas e insectos (Grytnes y Vetas 2002; Sang 2009; Cambrón-Villalobos et al., 2019) se pueden agrupar en cuatro tipos principales: (i) Reducción: donde hay una disminución monótona de la diversidad con la elevación ascendente; (ii) Meseta: en la base y luego decreciente, existiendo una diversidad mayor y constante en altitudes menores seguido de una disminución de la riqueza al incrementar la altitud; (iii) Pico en altitudes bajas, donde hay un aumento de diversidad en altitudes menores y esta decrece de manera monótona en altitudes mayores (“J” invertida) y (iv) Pico en las altitudes medias (“U” invertida), presentando los valores máximos de diversidad de especies en elevaciones intermedias (McCain y Grytnes 2010; Xu et al., 2017). Se ha propuesto que los principales factores ambientales que explican estos patrones son la temperatura, la disponibilidad de agua y/o nutrientes del suelo y la heterogeneidad ambiental (Kissiling et al., 2008; Sang 2009). A gran escala, la diversidad de diferentes taxones se encuentra relacionada, observándose como consecuencia congruencia entre los patrones de diversidad (Özkan et al. 2014).

Con el incremento de la altitud se pueden presentar cambios en los picos de actividad de las especies, debido a que las condiciones climáticas favorables pueden encontrarse desplazadas temporalmente a lo largo del gradiente (Pepin 2001; Hodkinson 2005). Por ejemplo, los factores abióticos como las temperaturas elevadas, la alta calidad de la planta y la humedad reducida se relacionan positivamente con factores top-down como la depredación

por parte de avispas especializadas, que pueden limitar la persistencia de poblaciones de artrópodos fitófagos en altitudes menores (Dahlhoff et al., 2019). En contraste, en altitudes mayores las temperaturas más frías, la reducción de la presión del vapor de agua y la limitación de oxígeno pueden interactuar de manera positiva con factores bottom-up como la variación en la baja calidad del recurso para limitar las poblaciones de artrópodos en elevaciones altas (Chen et al., 2011; Hill et al., 2011; Laws 2017). En algunos casos, el cambio en las condiciones ambientales dentro del gradiente sugiere restricciones fisiológicas para los artrópodos, donde las especies presentan diferencias en su nivel de tolerancia y adaptaciones (Corcos et al., 2018). Por ejemplo, para algunos insectos la variación de la temperatura afecta su rendimiento y los rasgos relacionados con la aptitud física (Buckley 2015; MacLean et al., 2016), temperaturas bajas limitan su movimiento y vuelo, afectando su capacidad para realizar actividades relacionadas con alimentación y disminuyendo su tasa de desarrollo (Capinera 2010). Además, artrópodos de pequeño tamaño corporal enfrentan limitaciones de oxígeno al ascender en altitud (Andrew et al., 2013; Buckley et al., 2015; Zhang et al., 2017). Estas variaciones podrían generar un recambio altitudinal en la composición de artrópodos del dosel al ascender dentro del gradiente de altitud (Cowell 2005).

En cuanto a la cantidad y calidad de recursos de las plantas disponibles para los artrópodos del dosel, las plantas modulan sus atributos funcionales, los cuales son definidos como las características morfológicas, fisiológicas y fenológicas asociadas a la sobrevivencia, el crecimiento y la reproducción, que están relacionadas con la disponibilidad de agua y luz (Caruso et al., 2020), esto en respuesta a las variaciones climáticas al ascender en altitud (Dahlhoff et al., 2018, Lu et al., 2020). Estos atributos funcionales reflejan diferentes estrategias ecológicas, debido a que influyen en la adecuación de las plantas a través de sus efectos en el crecimiento, reproducción y/o supervivencia (Lohbeck et al., 2013; Schöb et al., 2013). Por ejemplo, el tamaño de la hoja y el área foliar específica decrecen con la disminución de la humedad y/o disponibilidad de nutrientes (Tielens y Gruner 2020). Estas modificaciones se expresan principalmente en hojas y tallos, como estrategia para mitigar condiciones climáticas limitantes (Fernandez-Corandi 2020), donde la reducción de tamaño y variación del área foliar específica de las plantas son las principales alteraciones morfológicas que se han observado dentro de gradientes de altitud (Molina-Montenegro

2008). Sin embargo, también existen estrategias morfológicas (Jiménez-Noriega 2014; Molina-Montenegro 2010) como el tamaño y forma de las hojas que dependen de una variedad de factores como restricciones en el desarrollo y demandas fisiológicas y/o bioquímicas impuestas por el ambiente como la incidencia de luz, temperatura, humedad y disponibilidad de agua (Tomlinson et al., 2018). Estas modificaciones tienen consecuencias sobre las interacciones antagónicas entre plantas y herbívoros (Schöb et al., 2013).

La variación en la cantidad y calidad de recursos de las plantas hospedadas en respuesta a las variaciones ambientales impuestas por el gradiente altitudinal afectan las interacciones con los artrópodos, afectando su abundancia y riqueza (Lu et al., 2020). Generalmente, una baja calidad nutricional de la planta afecta a diferentes grupos de insectos herbívoros reduciendo su tasa de crecimiento, fecundidad y supervivencia, o indirectamente afectando el riesgo de mortalidad provocado por enemigos naturales (Cornelissen 2005). Por el contrario, una alta calidad de la planta expresada en un aumento en la concentración de clorofila representa una mayor capacidad de fotosíntesis y una mayor fijación de carbono en forma de carbohidratos, favoreciendo la incidencia de artrópodos, incrementando su nutrición (Joern et al., 2012; Muiruri et al., 2019). Además, hojas pequeñas y gruesas de *Quercus* spp. disminuyen en la presencia de artrópodos dentro del dosel, ya que la dureza de las hojas puede reducir la palatabilidad para los artrópodos, disminuyendo la preferencia por esas plantas (Castagneyrol 2017, Méndez-Solorzano 2018). Estas modificaciones difieren entre especies e individuos de la misma especie y pueden ser afectados por factores ambientales propios del gradiente altitudinal (Hwang y Lindroth 2000), ya que, al ser organismos sésiles, modifican una o más características en respuesta a variaciones bióticas y abióticas de su entorno que influyen en la adquisición de recursos y procesos morfológicos o fisiológicos (Ausín et al., 2005).

Los artrópodos responden de manera diferencial a estas variaciones en la cantidad y calidad de recursos dependiendo del gremio (i.e. fitófagos, depredadores, parásitos, parasitoides y saprófitos) al que pertenecen y de la etapa de su ciclo de vida en la que se encuentren (Lu et al., 2020). Los depredadores responden a la complejidad estructural de las plantas asociado a la disponibilidad de presas para ellos (Barnes et al., 2020). A mayor

complejidad estructural de las plantas se sugiere un mayor número de fitófagos, influenciados por la cantidad y calidad de tejido vegetal disponible para su consumo, asociado a la cantidad de nutrientes que adquirirán para su desarrollo (Castagneyrol et al., 2017). Así como fuentes de refugio frente a condiciones climáticas adversas y predadores (Martínez 2018).

Durante el ciclo de vida de los artrópodos se presentan diferentes etapas por las cuáles atraviesa un individuo, a las que se les denomina estadio ontogénico (Corcos et al., 2018; Dahlhoff et al., 2019). Los cambios en las proporciones de los estadios ontogénicos de los artrópodos pueden ocurrir debido a respuestas en cambios en las condiciones ambientales, por lo que la estructura de la comunidad en base al ciclo de vida, podría ser indicador de las condiciones ecológicas a las que están sometidos (Triplehorn y Johnson 2005), modulando las modificaciones en tiempo del ciclo de vida de los artrópodos (Capinera 2010). Donde la duración de cada estadio ontogénico depende de las condiciones de temperatura, humedad y disponibilidad de recursos (Staines y Zamorano 2012; Capinera 2010). La duración de estadios de larva y ninfa están estrechamente relacionados con la temperatura y disponibilidad de alimento, temperaturas elevadas provocan la desecación de los individuos (Triplehorn y Johnson 2005, Capinera 2010) y la baja disponibilidad de alimento limita su tasa desarrollo. Estadios adultos están relacionados con la disponibilidad de alimento, humedad y temperatura, donde combinaciones de bajas temperaturas y elevada humedad limitan aptitudes en su vuelo afectando la obtención de alimento y escape contra depredadores (Zamorano 2012; Emerson et al., 2019).

En México, las montañas del centro y sur presentan áreas con una gran diversidad de especies del género *Quercus* (Valencia 2014). De tal modo, México es considerado un centro de diversificación de este género, con 161 especies conocidas, distribuidas en tres secciones (Valencia 2004; Mujica y Valencia- A. 2017): la sección *Quercus* (encinos blancos) con 81 especies, sección *Lobatae* (encinos rojos) con 76 especies y la sección *Protobalanus* (encinos de copa dorada) con cuatro especies (Nixon 2006), de las cuales 109 son endémicas al país (Mujica y Valencia-A. 2017). El género *Quercus* es de gran importancia ecológica, estando asociado con una diversa flora y fauna, haciéndolos poseedores de un gran número de distintos grupos de artrópodos como Acari, Araneae, Coleoptera, Collembola, Dermaptera, Diptera, Hemiptera, Homoptera, Hymenoptera, Isoptera, Lepidoptera, Mecoptera,

Neuroptera, Opiliones, Orthoptera, Pseudoscorpiones, Psocoptera, Scutigera, Thysanoptera, y Trichoptera (Tovar-Sánchez et al., 2004, Valencia-Cuevas y Tovar-Sánchez 2015; Maldonado-López et al., 2018; Vaca-Sánchez et al., 2021).

La mayor diversidad de especies del género *Quercus* se localiza en un rango altitudinal que varía entre los 1,200 y los 2,800 msnm (Arizaga et al., 2009). Dentro del Volcán de Tequila Jalisco, que presenta un gradiente altitudinal que va de los 500 a los 2,900 msnm, se encuentran distribuidas 13 especies de encinos, siete pertenecientes a la sección *Lobatae* y seis a la sección *Quercus*. Las especies de encinos presentes en el Volcán han sido un sistema de estudio para evaluar aspectos de herbivoría y morfología foliar en complejos híbridos (Pérez-López et al., 2016; Maldonado-López et al., 2018; Cuevas-Reyes et al., 2018); atributos funcionales foliares y su relación con los patrones de herbivoría (Méndez-Solórzano 2018); así como la variación genética y funcional de rasgos foliares (Vaca-Sánchez et al., 2021). Para el estudio de las comunidades de artrópodos, el dosel arbóreo ha sido considerado un sistema ideal, ya que las interacciones planta-animal conforman la base del funcionamiento dentro de los ecosistemas. Además, este puede definirse y delimitarse fácilmente (Tovar-Sánchez 2009; Medianero et al., 2010; Loera-Padilla et al. 2015). El estudio de las comunidades de artrópodos del dosel en gradientes de altitud son de gran utilidad porque sus conjuntos de especies que se encuentran en condiciones bióticas y abióticas muy diferentes se pueden estudiar dentro de pequeñas distancias geográficas (Diazinga et al., 2020), así como el análisis de su estructura gremial y estadios ontogénicos permite identificar cuáles son los procesos que afectan la disponibilidad de recursos en un hábitat en particular y, por tanto, los cambios asociados en las redes tróficas (Delmas et al., 2019). Por lo tanto, en este trabajo se analizó el efecto de la calidad y cantidad de recursos de las plantas hospederas en especies del género *Quercus* a lo largo de un gradiente altitudinal en el Volcán de Tequila, Jalisco, sobre la diversidad de artrópodos del dosel, abordando las siguientes preguntas : (i) ¿Es diferente la cantidad y calidad de las plantas a lo largo del gradiente?, (ii) ¿La abundancia y riqueza de artrópodos difiere a lo largo del gradiente de altitud?, (iii) ¿La composición de gremios y estadios ontogénicos es diferencial dentro del gradiente?, (iv) ¿Existe una relación entre la cantidad y calidad de la planta con la diversidad de artrópodos de dosel en el gradiente de altitud?, y (v) ¿Existe una relación entre la cantidad y calidad de la planta con la diversidad de artrópodos de dosel en el gradiente de altitud?.

4. HIPÓTESIS

- ❖ Se espera que la cantidad y calidad del recurso sea mayor en altitudes bajas, expresado en un mayor contenido de clorofila y agua a menores altitudes en comparación con altitudes mayores.
- ❖ Se espera una relación negativa entre la diversidad de artrópodos del dosel arbóreo de encinos con el incremento de la altitud.
- ❖ Se espera una mayor dominancia y menor equitatividad dentro de las comunidades de artrópodos del dosel a mayores altitudes.
- ❖ Se espera que la diversidad de artrópodos del dosel decline con el aumento de la altitud asociado a la cantidad y calidad planta al ascender dentro del gradiente altitudinal.

5. OBJETIVOS

5.1 OBJETIVO GENERAL

- ❖ Determinar la diversidad de artrópodos del dosel y la influencia de los cambios en la calidad y cantidad de recursos de sus plantas hospederas en especies del género *Quercus* a lo largo del gradiente altitudinal del Volcán de Tequila, Jalisco.

5.2 OBJETIVOS PARTICULARES

- ❖ Estimar la riqueza y abundancia de artrópodos del dosel en cinco especies de encinos que ocurren en un gradiente altitudinal en el Volcán de Tequila, Jalisco.
- ❖ Evaluar los cambios en la estructura, composición, gremios y ontogenia de las comunidades de artrópodos del dosel a lo largo del gradiente altitudinal.
- ❖ Determinar los cambios en la calidad (contenido de clorofila, agua) y cantidad de recursos de las plantas (cobertura del dosel, altura, DAP y atributos foliares) en cinco especies de encinos que ocurren en un gradiente altitudinal en el Volcán de Tequila, Jalisco.
- ❖ Evaluar la relación entre la cantidad y calidad de recursos de la planta con la diversidad de artrópodos en el gradiente altitudinal en el Volcán de Tequila, Jalisco.

Diversidad de artrópodos del dosel en especies de *Quercus* a lo largo de un gradiente altitudinal en el Volcán de Tequila: Importancia de la calidad y cantidad de recursos de la planta hospedera

Paloma Cambrón-Villalobos¹, Yurixhi Maldonado-López², Mauricio Lopes de Faria³,
Marcílio Fagundes³, Magno Augusto Zazá³, Edmundo López -Barbosa⁴, Ken Oyama⁵
Pablo Cuevas-Reyes^{1*}

¹Laboratorio de Ecología de Interacciones Bióticas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Ciudad Universitaria, C.P. 58030, Morelia, Michoacán, México

² CONACYT-Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Avenida San Juanito Itzícuaró SN, Nueva Esperanza, 58330, Morelia Michoacán, México.

³Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Uso dos Recursos Naturais, Departamento de Biologia Geral, Universidade Estadual de Montes Claros, 39401-089, Montes Claros, MG, Brazil ⁴

⁴Laboratorio de Agroecología y Control Biológico, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Ciudad Universitaria, C.P. 58030, Morelia, Michoacán, México

⁵Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Morelia, UNAM. Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Col. Ex-Hacienda de San José de la Huerta, Morelia, 58190 Michoacán, México.

*Corresponding author: pcragalla@gmail.com

ABSTRACT

The canopy of oaks is one of the main components of temperate forests, which harbor a high and unique arthropod diversity, which can be influenced by biotic factors such as the quality and quantity of plant resources along of environment gradients. We analyzed the diversity patterns of canopy arthropods of five *Quercus* species associated to changes in quality and quantity of plant resources along an altitudinal gradient in the Tequila Volcano, Mexico. Twenty mature trees of each oak species that are distributed along altitude gradient were selected to determine the variation in the amount of plant resources and their quality, of these, five trees of each oak species were selected to collect the canopy arthropods using fogging techniques. We found that leaf density and specific leaf area were higher in oak species growing in lower altitudes. In contrast, canopy cover, leaf thickness, chlorophyll and water content were higher in oak species of the major altitudes. In addition, the composition of arthropods of the canopy was differential between oak species. The highest values of abundance and richness of canopy arthropods were observed in oak species of major altitudes. Were recognized that the quantity and quality of the plant and the abundance of arthropods are positively related along the gradient. Our findings confirming the plant responses to the variation of the environmental conditions in the altitudinal gradient in terms of the quantity and quality of their resources, which in turn, affect the diversity of canopy-arthropods associated to different oak species, trough changes in the election of the resource, having a differential response by arthropods according to its eating habits and physiological restrictions.

KEYWORDS: Arthropod diversity; altitudinal gradient; oaks, plant resources

Introducción

El dosel de los encinos es uno de los componentes principales de los bosques templados, que alberga una alta diversidad de especies de artrópodos (Aldrich y Cavender-Bares 2011; Valencia-Cuevas y Tovar-Sánchez et al., 2015; Maldonado-López et al. 2018; Vaca-Sánchez et al. 2021). Se estima que el dosel arbóreo alberga entre el 20 y 25% de la diversidad total de artrópodos que se considera es de 6.1 millones de especies (Hamilton et al., 2013; Stork 2018), debido a que proporciona recursos alimenticios, refugio y sitios de reproducción, oviposición y desarrollo de diversos gremios de artrópodos, como los herbívoros (incluidos los grupos masticadores, chupadores, agallas y minadores de hojas), depredadores, parasitoides y detritívoros (Maldonado-López et al. 2018).

La diversidad de artrópodos del dosel está influenciada tanto por factores abióticos como la incidencia de luz, velocidad del viento, humedad y temperatura, así como por factores bióticos como la densidad de plantas, la complejidad estructural y edad de la planta y diversidad de especies de plantas (Tal et al. 2008; Ulyshen 2011 Vaca-Sánchez et al. 2021). Además, la estructura física del dosel arboreo que incluye la altura de la planta, la complejidad del follaje vertical y la cobertura del dosel determinan tanto la cantidad del recursos disponibles de la planta (Corcos et al., 2018; Lu et al., 2020) como la calidad nutricional del alimento disponible (i.e. contenido de agua y clorofila) (Basset et al. 2003; Ulyshen 2011) afectan el ciclo de vida, la sobrevivencia, el peso corporal y reproducción de diferentes gremios de artrópodos (Joern et al., 2012; Muiruri et al., 2019). Por ejemplo, una reducción en la cantidad de recursos de la planta representado vía la cobertura del dosel disminuye tanto la heterogeneidad ambiental, la disponibilidad de refugios y sitios de ovoposición como nichos potenciales para ser colonizados por diferentes especies de

artrópodos (Castagneyrol et al., 2017; Martínez 2018). Por el contrario, un aumento en la calidad de la planta expresado en términos del contenido de clorofila, representa una mayor concentración de carbohidratos, lo que favorece la preferencia de insectos herbívoros por estas plantas (Joern et al., 2012; Muiruri et al., 2019).

Las comunidades de artrópodos del dosel de los encinos también están influenciadas por factores abióticos (Valencia-Cuevas y Tovar-Sánchez 2015; Montl 2020) asociados a la variación ambiental presente en gradientes altitudinales (Corcos et al., 2018; Dahlhoff et al., 2019), los cuales han sido considerados como experimentos naturales para evaluar las respuestas directas e indirectas de la flora y fauna a los cambios climáticos e interacciones bióticas (Premoli y Mathiansen 2011; Muñoz 2016). Los gradientes altitudinales involucran variaciones ambientales, existiendo una disminución de la temperatura, la profundidad y fertilidad del suelo (Molina-Montenegro y Cavieres 2010) y la presión del aire (Körner 2007), así como con un aumento de la exposición a la radiación UV y la precipitación con el incremento de la altitud (Lobregat 2018). Estos factores ambientales interactúan sinérgicamente imponiendo restricciones fisiológicas tanto para los artrópodos como para las plantas, lo cual potencialmente puede afectar la calidad y cantidad de recursos disponibles para los artrópodos, lo que a su vez influye en la diversidad de artrópodos del dosel (Colares et al., 2021). En algunos casos, estas modificaciones morfológicas, estructurales y fisiológicas en los atributos de las plantas pueden representar ajustes causados por los cambios en las condiciones ambientales (i.e. temperatura, humedad y precipitación) a lo largo de gradientes altitudinales (Molina-Montenegro 2010; Jiménez-Noriega 2014). Por ejemplo, el aumento en la dureza foliar puede reducir la palatabilidad para los artrópodos, disminuyendo la preferencia y abundancia de insectos herbívoros (Castagneyrol 2017). Las

respuestas de los gremios de artrópodos son diferentes. Por ejemplo, el aumento en la concentración de clorofila representa una mayor capacidad de fotosíntesis y una mayor fijación de carbono en forma de carbohidratos, favoreciendo la incidencia y abundancia de insectos herbívoros (Awmack y Leather 2002; Lu et al., 2020; García-Jaín et al. 2021). Los depredadores responden a cambios en la complejidad estructural de las plantas debido a la disponibilidad de presas potenciales (Barnes et al., 2020), así como los fitófagos se ven influenciados tanto por la calidad y cantidad de tejido vegetal disponible para su consumo con nutrientes que adquirirán para su desarrollo (Castagneyrol et al., 2017), como la cobertura del dosel que representa refugio contra condiciones climáticas adversas y presiones de depredación (Martínez 2018). De tal manera, los artrópodos ajustan su ciclo de vida para amortiguar los efectos de las condiciones ambientales desfavorables que incluyen: (i) reducción en el número de individuos de diferentes estadios ontogenéticos (Triplehorn y Johnson 2005; Hodkinson 2005); (ii) cambios en las tasas de crecimiento acorde a la temperatura (Youngblood et al., 2019); y (iii) reducción del tiempo de diapausa con el decremento de las temperaturas (Castagneyrol et al., 2017).

En México, los bosques templados están dominados por especies de robles (Nixon, 2006) que brindan servicios ambientales importantes como el ciclo de nutrientes, el balance hídrico y el secuestro de carbono, y mantienen una gran diversidad de artrópodos del dosel (Tovar-Sánchez y Oyama, 2006; Maldonado-López et al. 2016; Vaca-Sánchez et al. 2021). El Volcán de Tequila, alberga 13 especies de encinos, seis pertenecientes a encinos blancos y siete a encinos rojos. En el presente estudio, seleccionamos cinco especies de encino rojo presentes en el Volcán de Tequila, Jalisco debido a que se encuentran distribuidas de manera homogénea y son las más abundantes a lo largo de todo el gradiente (Aguilar-Peralta 2016),

utilizamos estas especies de encino para evaluar los cambios en la calidad y cantidad de recursos de las plantas hospederas y sus efectos sobre la diversidad de artrópodos del dosel lo largo del gradiente altitudinal.

Materiales y Métodos

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Volcán de Tequila (21° 12' 30" N, 103° 36' 00" O) ubicado en el estado de Jalisco, México (Figura 1). El Volcán presenta un gradiente altitudinal que va de los 1,140 a los 2,920 msnm donde 13 especies del género *Quercus* L. (Fagaceae) están distribuidas, siete pertenecen a los encinos rojos (sección *Lobatae*) y seis pertenecen a los encinos blancos (sección *Quercus*) (González-Villarreal 1986; Hernández-Calderón *et al.* 2014). La temperatura media a lo largo del gradiente altitudinal decrece de aproximadamente 21.7 °C a los 1450 m de elevación y a 17.8 °C a los 2110 m (aproximadamente 0.6 °C por cada 100 m) (Hernández-Calderón *et al.* 2013). La precipitación media anual varía de 800 a 1,000 mm, el período más húmedo ocurre en los meses de junio-octubre (Hernández-Calderón *et al.*, 2013), y el potencial hídrico del suelo se incrementa de -10.4 a -2.9 MPa (Hernández-Calderón *et al.* 2013; Aguilar-Peralta *et al.* 2016).

Especies de estudio

Quercus gentryi C.H. Mull es un árbol que crece de 4 a 13 m de altura, con diámetro del tronco de 12 a 50 cm, hojas elípticas a lanceoladas con un margen entero; haz verde oscuro, lustroso y casi glabro; con fruto solitario o en pares; bellota ovoide; y se reproducen de

noviembre a diciembre. Se distribuye entre los 1700 y los 1800 msnm en el volcán de Tequila. (Arizaga et al., 2009).

Quercus castanea Née es un árbol con 5 a 20 m de altura, diámetro del tronco de 30 a 60 cm, presenta hojas oblanceoladas, oblongas, lanceoladas y obovadas; haz verde grisáceo, algo lustroso y rugoso; envés gris a amarillento con escaso tomento; fruto en grupos de 2 ó 3; bellota ovoide. Se distribuye entre los 1800 y los 2400 msnm (Arizaga et al., 2009).

Quercus candicans Née. Es un árbol de 8 a 25 m de altura con diámetro del tronco de 20 a 80 cm con grietas irregulares; hojas elípticas-lanceoladas, elípticas-oblanceoladas, obovadas u ovadas; haz verde oscuro liso y lustroso; envés densamente tomentoso de blanco a amarillento; fruto bianual solitario o en pares; bellota ovoide. Está presente entre los 2200 y los 2600 msnm (Arizaga et al., 2009).

Quercus crassifolia Humb. & Bonpl. Es un árbol de 8 a 20 m de altura con diámetro del tronco de 25 a 50 cm; hojas ovaladas u obovadas; envés amarillo a castaño muy tomentoso; fruto anual o bianual, solitario o en pares, bellota ovoide. Presente entre los 2500 y los 2600 msnm (Arizaga et al., 2009; Aguilar-Oeralta et al. 2016).

Quercus laurina Bonpl. Árbol de 10 a 40 m de altura con diámetro del tronco de 15 a 100 cm; con hojas elípticas-oblanceoladas a lanceoladas, haz verde lustroso; envés verde a verde amarillento, brillante casi glabro; fruto bianual, solitario o en pares; bellota ovoide. Se distribuye entre los 2100 y los 2800 msnm (Arizaga et al., 2009; Hernández-Calderón et al. 2014).

Diseño de muestreo

El estudio se llevó a cabo los meses de octubre y noviembre del 2020, al final de la temporada de lluvias. A lo largo del gradiente altitudinal del Volcán de Tequila que va de los 1,600 a los 2,800 msnm, fueron seleccionados y marcados 20 individuos adultos de cada una de las cinco especies estudiadas. Para evaluar la cantidad y calidad de recursos de las plantas para los insectos herbívoros, colectamos muestras de las hojas. En cada árbol se recolectaron aleatoriamente tres ramas en los estratos superior, medio e inferior del copa de cada especie de encino (Cuevas-Reyes et al., 2011). Para determinar el contenido de agua, y atributos foliares (i.e. área foliar total, área foliar específica, grosor y densidad foliar) se colectaron al azar 20 hojas de cada individuo por especie, se obtuvieron imágenes digitales de cada hoja y posteriormente fueron preservadas mediante congelación para su posterior procesamiento.

Calidad y cantidad de recursos de la planta

De cada individuo seleccionado, se obtuvieron las siguientes mediciones para evaluar la calidad y cantidad de recursos de la planta: (i) diámetro a la altura del pecho (DAP) como estimador del tamaño de la planta (García-Jaín et al. 2021); cobertura del dosel como indicador de la cantidad de hojas disponibles (Maldonado-López et al. 2015), para lo cual se utilizaron dos métodos: utilizando un densiómetro esférico que consiste en una pequeña caja de madera con un espejo convexo o cóncavo, grabada con 24 cuadrados. La cobertura del dosel se estimó en cuatro puntos diferentes del dosel (Norte, Sur, Este y Oeste) en relación con el tronco del árbol y calculamos el número de cuadrados (o cuartos de los cuadrados) cubiertos por el dosel en la imagen generada por el densímetro (Korhonen et al., 2006). El segundo método consistió en utilizar un exposímetro de flujo lumínico (lux), que mide la intensidad del flujo de luz que atraviesa la copa de los árboles por unidad de tiempo. Por lo

tanto, un flujo luminoso más bajo representa un árbol de dosel más grande. Evaluamos la calidad de la planta para los herbívoros indirectamente al cuantificar el contenido de clorofila utilizando mediciones en un SPAD 502 (Minolta) de quince hojas colectadas aleatorias por cada árbol. Analizamos el contenido de agua foliar como la diferencia entre el peso fresco y peso seco dividido por el peso fresco. El área foliar total se midió con el software Image J. El área foliar específica se midió como el cociente entre el área foliar total y el peso seco, el grosor foliar se midió con calibrador vernier y la densidad foliar se calculó como el cociente entre el área foliar específica y el grosor foliar (Aguilar-Peralta. et al., 2021).

Diversidad de artrópodos del dosel

Del total de individuos seleccionados para las mediciones de la calidad y cantidad de recursos de la planta, siete individuos de cada especie de estudio (N= 35 en total) fueron seleccionados aleatoriamente para evaluar la diversidad de artrópodos del dosel a lo largo del gradiente altitudinal. En el dosel de cada árbol, colocamos seis trampas de plástico en forma de embudo de 1 m² a una distancia de 1 m sobre el suelo para evitar la colecta de artrópodos asociados al sotobosque. Posteriormente fueron fumigados usando un termonebulizador (SWINGFOG SN-50) con insecticida de emulsión acuosa con una composición de 30 g/l con 150 g/l de butóxido de piperonilo. Debajo de cada trampa se colocaron frascos recolectores con alcohol al 70% para la fijación y transporte de los artrópodos para su posterior identificación taxonómica. Los artrópodos fueron colectados e identificados hasta nivel taxonómico de familia y separados en morfoespecies utilizando las claves de Triplehorn y Johnson (2005). Además, se registró el estadio ontogénico y gremio alimenticio de cada morfoespecie. La riqueza se estimó a partir del número de morfoespecies, mientras que la abundancia se midió

por el conteo de número acumulado de cada uno de los individuos por familia (Vaca-Sánchez et al. 2021).

Análisis estadísticos

Calidad y cantidad del recurso

Todas las variables que incluyen la cantidad (i.e. DAP, cobertura del dosel, área foliar específica) y calidad (i.e. contenido de clorofila y agua, grosor y densidad foliar) de planta fueron comparadas entre las especies de encinos rojos que representan el gradiente altitudinal mediante análisis de variación de una vía.

Realizamos un análisis de componentes principales (PCA) sobre las correlaciones de los parámetros de la cantidad y calidad de la planta, se evaluó la normalidad y homogeneidad de varianzas y fueron transformadas al logaritmo natural. Se utilizó el primer componente del PCA para crear un índice multivariado de la cantidad y calidad del recurso para cada especie de encino, los cuales fueron usados en los análisis subsecuentes. El propósito de este análisis fue reducir el número de variables en scores que represente la calidad y cantidad de recursos de planta.

Composición de artrópodos del dosel

La riqueza de familias de artrópodos para cada especie de encino fue obtenida mediante curvas de rarefacción usando el software R versión 4.0.3 (R Development Core Team, 2020). Para cada curva de rarefacción se utilizaron intervalos de confianza (IC) del 95% para determinar si las diferencias de riqueza de artrópodos entre especies de encinos eran resultado de la riqueza real o de la abundancia. La escala de la variable independiente (X) estuvo

representada por el número estimado de artrópodos del dosel, mientras que la variable de respuesta (Y) estuvo representada por un conjunto de datos estandarizados del número de individuos como esfuerzo de muestreo (Gotelli y Colwell 2001).

Para determinar las diferencias en la abundancia y la riqueza de artrópodos del dosel entre las especies de encinos que ocurren en el gradiente altitudinal, se realizaron análisis de modelos lineales generalizados (GLM) por separado, utilizando una distribución de error Poisson y una función de unión Log. Las especies de encino fueron consideradas como variables independientes y la abundancia y la riqueza de artrópodos como variables de respuesta. Este mismo análisis fue realizado para evaluar las diferencias en la abundancia y la riqueza de artrópodos entre gremios tróficos y estadios ontogénicos asociados a las diferentes especies de encino.

Para evaluar las diferencias en la composición de artrópodos del dosel entre las cinco especies de encino se realizó un análisis multivariado. Las comunidades de artrópodos fueron ordenadas mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) utilizando una matriz de abundancias y el índice de Bray-Curtis como métrica de distancia. Posteriormente, se utilizó el procedimiento de permutación no paramétrica (ANOSIM) usando nuevamente el índice Bray-Curtis (Hammer et al., 2001) para determinar si la composición de artrópodos era diferente entre las especies de encino que representan las diferentes altitudes. Los análisis se obtuvieron utilizando el software PAST (Hammer et al., 2001).

La diversidad de artrópodos del dosel se evaluó utilizando los números de Hill donde $q0$ = riqueza de especies, $q1 = 1/$ índice de Shannon (número de especies abundantes) y $q2 = \exp$ del índice de Simpson (número de especies muy abundantes). El análisis se realizó con

el paquete “iNext” en el software R versión 4.0.3 (R Development Core Team, 2020). Para determinar las diferencias de los números de Hill entre las especies de encinos rojos que representan el gradiente de altitud se realizó mediante un análisis de varianza de una vía. Las especies de encino fueron consideradas como variables independientes y los números de Hill como variables de respuesta.

Relaciones entre la calidad y cantidad del recurso y la diversidad de artrópodos del dosel

Utilizando el modelo de regresión simple (Seber y Lee 2003) evaluamos la relación de la abundancia, la riqueza y el número de familias de artrópodos con el índice de la cantidad y calidad de la planta obtenido del primer componente del PCA. El índice de cada especie fue utilizado como variable independiente y la abundancia, la riqueza y el número de familias fueron consideradas como variables de respuesta. Los análisis fueron llevados a cabo con el software R versión 4.0.3 (R Development Core Team, 2020).

Resultados

Calidad y Cantidad de recursos de la planta

Se encontraron diferencias significativas en todas las variables analizadas de la cantidad y calidad de recursos entre las especies de encino estudiadas a lo largo del gradiente de altitud. *Q. gentryi* tuvo los valores más altos para el área foliar específica y la densidad foliar en comparación con las otras especies (Tabla 1), para el contenido de agua foliar fue mayor en *Q. castanea*, mientras que individuos de *Q. laurina* presentaron los valores más altos de la

cobertura del dosel (Tabla 1). Por el contrario, individuos de *Q. crassifolia* tuvieron valores menores del contenido clorofila y la dureza foliar (Tabla 1).

El análisis de componentes principales mostró que el PC1 está positivamente correlacionado con la densidad foliar y área foliar específica, pero negativamente con el contenido de clorofila y dureza foliar, explicando el 40.03% de total de la varianza. El PC2 tuvo una correlación positiva con el diámetro a la altura del pecho, pero negativamente con la intensidad de flujo lumínico, representando el 17.07% de la varianza total (Figura 2).

Composición de artrópodos del dosel

Registramos un total de 10,649 artrópodos asociados al dosel de las cinco especies de encinos rojos agrupados en 14 órdenes y 107 familias. Estos fueron distribuidos de la siguiente manera: 630 artrópodos en *Q. gentryi* (6%), 888 en *Q. castanea* (8%), 754 en *Q. candicans* (7%), *Q. laurina* con 8000 (75%) y *Q. crassifolia* con 421 (4%). Estos artrópodos se separaron en un total de 1038 morfoespecies (Apéndice 1).

Los valores del índice de diversidad de Shannon a nivel de familia para cada especie de encino que se distribuye a lo largo del gradiente ambiental fueron: *Q. castanea* (3.33), *Q. crassifolia* (3.26), *Q. candicans* (3.23), *Q. gentryi* (2.94), *Q. laurina* (2.27). Todas las especies de encinos analizadas tuvieron valores altos de equitatividad que van desde 0.51 (*Q. laurina*) a 0.88 (*Q. candicans*) según el índice de equitatividad de Pielou donde valores cercanos a 0 indican una baja equitatividad y valores cercanos a 1 representan una alta equitatividad. El análisis de rarefacción mostró que la riqueza de familias de artrópodos fue significativamente mayor en *Q. laurina* seguidos de *Q. crassifolia*, *Q. castanea*, *Q. gentryi* y

Q. candicans (Figura 3). La abundancia promedio de artrópodos entre las especies de encinos rojos fue significativamente diferente a lo largo del gradiente altitudinal ($\chi^2= 59.1$ d.f. = 4 $P < 0.0001$) (Figura 4a). Individuos de *Q. laurina* tuvieron los valores más altos de abundancia de artrópodos (1130 ± 438) en comparación con *Q. castanea* (130 ± 29.0), *Q. candicans* (107 ± 21), *Q. gentryi* (90 ± 19) y *Q. crassifolia* (60 ± 14). La riqueza promedio de artrópodos también fue significativamente diferente a lo largo del gradiente altitudinal ($\chi^2= 63.1$ d.f. = 4 $P < 0.0001$). Similarmente, *Q. laurina* presentó la mayor riqueza de morfoespecies de artrópodos (515 ± 11) seguida de *Q. crassifolia* (177 ± 5), *Q. castanea* (154 ± 5), *Q. candicans* (102 ± 3) y *Q. gentryi* (94 ± 3) (Figura 4b).

Se obtuvieron un total de cuatro gremios diferentes: (i) depredadores; (ii) fitófagos; (iii) parasitoides y (iv) saprófagos. La abundancia promedio de artrópodos del dosel difirió entre los distintos gremios de artrópodos ($\chi^2= 60$ d.f. = 3 $P < 0.0001$) y entre las especies de encino ($\chi^2 = 166.7$ d.f. = 4 $P < 0.0001$). Particularmente, los fitófagos fueron el gremio más abundante para todas las especies de encinos: *Q. laurina* (524 ± 503), *Q. crassifolia* (42 ± 15), *Q. castanea* (30 ± 8) y *Q. candicans* (23 ± 24). En contraste, los parasitoides y saprófagos fueron los gremios con menor abundancia para todas las especies de encino analizadas. El gremio de los fitófagos domino a lo largo del gradiente altitudinal (Figura 5a). De manera similar, se encontraron diferencias en la riqueza de morfoespecies entre gremios de artrópodos del dosel ($\chi^2 = 85.8$ d.f. = 3 $P < 0.0001$) y entre especies de encinos a lo largo del gradiente altitudinal ($\chi^2 = 139.3$ d.f. = 4 $P < 0.0001$). Los fitófagos tuvieron los valores más altos dentro del dosel para todas las especies de encinos: *Q. laurina* (33 ± 10), *Q. crassifolia*, (94 ± 4) *Q. castanea* (7 ± 5) y *Q. candicans* (7 ± 4). Los depredadores fueron más abundantes

en el dosel del *Q. gentryi* (5 ± 1) y los parasitoides y saprófagos presentaron valores más bajos para todas las especies de encino (Figura 5b).

La abundancia de artrópodos fue estadísticamente diferente entre los estadios ontogénicos ($\chi^2 = 148.6$ d.f. = 2 $P < .0001$) y entre las especies de encino analizadas ($\chi^2 = 131$ d.f. = 4 $P < .0001$). El estadio ontogénico de adultos presentó los valores más altos de abundancia en el dosel de todas las especies de encino a lo largo del gradiente altitudinal (Figura 6a). La riqueza de especies de artrópodos del dosel difirió entre los estadios ontogénicos ($\chi^2 = 421.86$ d.f. = 2 $P < .0001$) y las especies de encinos ($\chi^2 = 82.3$ d.f. = 4 $P < .0001$) (Figura 6b).

El análisis para evaluar la composición de la comunidad de artrópodos del dosel mostró que la ordenación del NMDS explicó el 62 % de la varianza entre los puntos de muestreo (eje 1 = 54 % y eje 2 = 8 %), donde cada punto es una representación bidimensional de la composición de las especies de artrópodos en un solo árbol basado en NMDS global. La composición de artrópodos asociados al dosel de las especies de encinos difirió significativamente a lo largo del gradiente altitudinal de acuerdo a la prueba ANOSIM ($R^2 = 0.52$; Stress = 0.16; $P < 0.01$). Los resultados de las pruebas ANOSIM por pares mostraron diferencias en la composición de artrópodos del dosel entre las especies de encinos rojo. El análisis separó claramente a las comunidades de artrópodos del dosel de *Q. laurina*, *Q. crassifolia* y *Q. gentryi* ($P < 0.05$) (Figura 7). Mientras que la composición de especies de artrópodos fue similar entre *Q. castanea* y *Q. candicans* ($P > 0.05$) (Figura 7), indicando un recambio de artrópodos en el gradiente altitudinal. Los números de Hill mostraron diferencias significativas entre las especies de encino en el gradiente altitudinal, la riqueza de familias de artrópodos del dosel fue mayor en árboles de *Q. laurina* ($q = 0$ ANOVA: $F = 6.925$; $df =$

4; $P < 0.01$; Figura 8) de igual manera para el número de especies muy abundantes *Q.laurina* ($q = 2$ ANOVA: $F = 6.925$; $df = 4$; $P < 0.01$; Figura 8) presentó los valores más altos, el número de especies abundantes fue mayor en el dosel de los árboles de *Q.castanea* ($q = 1$ ANOVA: $F = 6.925$; $df = 4$; $P < 0.01$; Figura 8).

Calidad y cantidad de recursos de la planta y la diversidad de artrópodos del dosel

El análisis de regresión lineal mostró una relación positiva entre la abundancia ($R^2 = 0.15$ $P < 0.05$) y número de ordenes ($R^2 = 0.07$ $P < 0.05$) con el índice de la cantidad y calidad del recurso obtenido del PC1. Para la riqueza de familia de artrópodos se encontró una relación negativa con la cantidad y calidad del recurso ($R^2 = 0.24$ $P < 0.01$). Por el contrario no se encontró ninguna para la riqueza de morfoespecies de artrópodos y el índice de cantidad y calidad del recurso ($R^2 = 0.02$, $P > 0.05$) (Fig.9a,c).

Discusión

Encontramos diferencias significativas en la cantidad y calidad de recursos de la planta entre las especies de encinos analizadas a lo largo del gradiente altitudinal. Tanto la cantidad (i.e. DAP, cobertura del dosel, área foliar específica) como la calidad (i.e. contenido de clorofila y agua, grosor y densidad foliar) representa una oferta de recursos diferencial dentro del gradiente altitudinal para los artrópodos, lo cual afecta potencialmente su abundancia y riqueza (Awmack y Leather 2002). Los cambios ambientales al ascender dentro del gradiente altitudinal afectan la cantidad y calidad de las plantas. Las variaciones en cantidad y calidad se ven directamente relacionadas con el estrés en las plantas causado por las variaciones de

temperatura, humedad, nutrientes y radiación solar, a causa del gradiente altitudinal (Cornelissen et al., 2003; Sarmiento et al., 2013). Por ejemplo, se ha demostrado que el tamaño de las hojas depende de las demandas fisiológicas impuestas por la radiación solar y disponibilidad de agua (Kattge et al., 2011), a su vez el área foliar específica decrece con la disminución de la humedad y/o disponibilidad de nutrientes al ascender dentro del gradiente (Fonseca et al., 2000; Méndez-Sólorzano 2018). De manera general las características morfológicas, fisiológicas y bioquímicas que se incluyen en la cantidad y calidad de recursos de las plantas se ven afectadas por el ambiente y sus variaciones en gradientes de altitud, dichas afectaciones influyen en las interacciones planta-artrópodo modificando la incidencia y desempeño de los artrópodos dentro del dosel de sus plantas hospedadas (Callaway et al., 2002). Nuestro estudio concuerda con lo anterior, las especies de encino con una mayor área foliar específica fueron aquellas que se encontraron a menores altitudes. Se ha sugerido que esta característica de las plantas está relacionada con estrategias asociadas al crecimiento, captación de luz y tasas fotosintéticas (Ruíz 2013). Diferentes estudios han demostrado que el área foliar específica disminuye a medida que aumenta la altitud, en respuesta al aumento de la incidencia de luz (Niinemets 2001), concordando con nuestros resultados, debido a que, en nuestro estudio, las hojas con mayor área foliar específica se encuentran expuestas a menor incidencia de luz en comparación con altitudes mayores. Además, coincidiendo con Aranda et al., (2014), donde muestran que la disminución del área foliar específica implica cambios en otras características de las hojas, como el aumento en el grosor de las mismas. Por el contrario, en nuestro estudio se encontró un mayor contenido de clorofila en hojas de especies de encinos que ocurren a mayores altitudes, lo cual puede ser explicado por que el contenido de clorofila foliar depende de factores abióticos como la incidencia de luz, donde a una mayor incidencia de luz solar y

energía lumínica representa una mayor capacidad fotosintética y mayor fijación de carbono en forma de carbohidratos (Bielinis et al., 2015). En altitudes mayores para mantener la absorción de carbono, es necesario un mayor contenido de clorofila para aumentar la cantidad de radiación solar total absorbida (Young et al., 2018). El grosor foliar fue mayor en especies de encino que crecen en altitudes mayores. Algunos autores han realizado evaluaciones sobre las respuestas de las plantas a la exposición a bajas temperaturas, reportando una respuesta morfo-anatómica (Theocharis et al., 2012) expresada en un incremento en el grosor foliar y el desarrollo de una pared celular más gruesa (Equiza et al., 2001), resultado del desencadenamiento de reacciones bioquímicas y fisiológicas que causan cambios en la expresión de genes induciendo modificaciones morfológicas que optimizan la tolerancia a condiciones ambientales adversas (Hüner et al., 2013). Nuestros resultados concuerdan con estos trabajos, ya que las especies con mayor grosor foliar se encuentran expuestas a temperaturas bajas en elevaciones mayores, exhibiendo una aclimatación a la disminución en temperatura.

Las diferencias encontradas en nuestro estudio para contenido de clorofila y agua, cobertura del dosel y grosor foliar tienen consecuencias sobre las interacciones entre plantas y artrópodos (Schöb et al., 2013). Donde el incremento en la disponibilidad de nutrientes en las hojas, aumenta la incidencia de insectos herbívoros, como resultado de la obtención de una mayor cantidad nutrientes (Crawley et al., 2005, Gough et al., 2000). Se ha sugerido también, que el grosor de las hojas afecta la abundancia de artrópodos a través de la reducción de la palatabilidad de las hojas por parte de los insectos herbívoros (Tielens et al., 2020), disminuyendo su preferencia y los patrones de consumo. Los resultados de nuestro estudio mostraron que la composición de artrópodos del dosel fue diferencial entre las especies de

encino que representan el gradiente de altitud, apoyando la idea de que las comunidades de artrópodos presentan variaciones en respuesta a las condiciones bióticas y abióticas (Medianero et al., 2010). Las diferencias encontradas en la abundancia y riqueza de familias de artrópodos con los valores más altos en las especies de encino de altitudes mayores contradicen los patrones de la existencia de una relación negativa entre la altitud y la diversidad de artrópodos, así como un pico de diversidad en altitudes intermedias (Alviola et al., 2020; Colares et al., 2021). El patrón general de la disminución de la diversidad de taxones al aumentar la altitud se atribuye a que la disminución de la temperatura al ascender en el gradiente provoca limitaciones fisiológicas para los artrópodos. Donde bajas temperaturas limitan el desarrollo, actividad y crecimiento de la artropofauna, provocando una disminución en su riqueza de especies (Chamberlain et al., 2016; Nunes et al., 2018). En relación al patrón de un pico de diversidad en altitudes intermedias se sugiere que es resultado de un efecto de dominio medio, donde las especies se distribuyen en un dominio entre los límites superiores de las elevaciones bajas y límites inferiores de las elevaciones altas, teniendo una mayor diversidad de nichos disponibles (Colwell y Lees 2000; Gebert et al., 2020; Nogueira et al., 2021).

El aumento de la abundancia de los artrópodos de dosel en especies de encino de altitudes mayores, puede ser explicado por los atributos de calidad y cantidad de recursos de la planta que cambian a lo largo del gradiente altitudinal y que afectan la abundancia de artrópodos (Forbes et al., 2017). Los rasgos nutricionales de las hojas como el contenido de agua y nitrógeno, son los factores más importantes que regulan la diversidad y abundancia de insectos herbívoros (Boswell et al., 2008; Huberty y Denno, 2006; Joern et al., 2012; Muiruri et al., 2019). Por ejemplo, la riqueza y abundancia de diferentes taxones dependen en gran

medida del contenido de agua, porque la sobrevivencia, el peso corporal y la reproducción de sus larvas requieren un alto contenido de nutrientes provenientes de las plantas (Awmack y Leather, 2002). La alta diversidad de fitófagos encontrada a lo largo de todo el gradiente de altitud confirma que los grupos de artrópodos herbívoros son significativamente más diversos que los grupos de artrópodos no herbívoros (Bergamini 2013). Dónde las especies de plantas están influyendo en la composición y estructura de gremios, modulando la disponibilidad de alimento, mediante todas sus características de calidad y cantidad (Valverde et al., 2005), influyendo en cuáles serán sus comportamientos alimenticios, como se observa en el presente trabajo. En altitudes menores, las especies de encino registraron un mayor número de depredadores sugiriendo que en estas altitudes la abundancia de artrópodos del dosel está siendo reguladas por fuerzas descendentes (“top-down”) donde hay un control de los fitófagos por parte de los depredadores. Por el contrario, especies de encino de altitudes mayores tuvieron una mayor abundancia de fitófagos lo que podría estar sugiriendo que la fuerza que está dando forma a las comunidades de artrópodos en dichas altitudes es la fuerza bottom-up donde la cantidad y calidad de la planta están ejerciendo una fuerza en la elección de la planta hospedera y hábitos alimenticios (Kos et al., 2015; Kostenko et al., 2016; Mraja et al., 2011). Con estos resultados podemos corroborar que los rasgos específicos de las hojas incluidos en la calidad y cantidad de la planta a lo largo del gradiente de altitud tienen efectos sobre los artrópodos y sus hábitos alimenticios, lo que a su vez define las fuerzas que están regulando las comunidades de los artrópodos del dosel (Castagneyrol et al., 2017; Ebeling 2018).

La cantidad y calidad de las plantas puede tener efectos sobre las comunidades de artrópodos del dosel de manera directa, (i) mediante la producción de biomasa vegetal en el

ecosistema; ó (ii) por la influencia de los rasgos específicos de las hojas (Lu et al., 2021). La relación positiva entre la abundancia de artrópodos y la cantidad y calidad del recurso que se muestra en este estudio concuerda con estudios previos (Lu et al., 2020). Donde este patrón es atribuido a que un aumento en la cantidad de la planta puede proporcionar suficiente alimento para promover la fecundidad y la tasa de crecimiento de diferentes especies artrópodos, aumentando desproporcionadamente su abundancia, teniendo efecto en el aumento de la dominancia y por consecuencia, reducir la diversidad (Tilman 1985; Awmack y Leather 2002). A demás, aumentos en la calidad de la planta expresados en valores más altos de contenido de agua y clorofila pueden influir en la competencia de los artrópodos por los nutrientes limitados, permitiendo la coexistencia de más grupos de artrópodos (Behmer 2009; Joern et al., 2012 Forbes et al., 2017). Por lo tanto nuestros estudios son concordantes con esta idea, mostrando una mayor abundancia y riqueza de taxones de artrópodos en altitudes mayores donde las plantas hospederas presentes exhiben mayores contenidos de clorofila. Observamos que las comunidades de artrópodos del dosel que presentan los valores más altos de abundancia y riqueza en altitudes mayores presentan una alta dominancia y baja equitatividad, pues sólo aquellos artrópodos del dosel capaces de hacer frente a las condiciones ambientales rigurosas en altitudes mayores serán capaces de establecerse y explotar los recursos que el dosel de *Q.laurina* ofrece en dichas altitudes.

En conclusión, nuestro trabajo muestra cambios en la cantidad y calidad de recursos de la planta a lo largo del gradiente altitudinal dentro del Volcán de Tequila, Jalisco. Detectando diferencias en la diversidad de artrópodos y abundancia de gremios entre las especies de encino que representaron la altitud. De manera general la abundancia y riqueza de artrópodos del dosel fue mayor en aquellas especies de encino presentes en altitudes mayores, además

se observó una relación positiva entre la cantidad y calidad de planta y la abundancia de artrópodos. Confirmando que la cantidad y calidad de la planta determina la abundancia de artrópodos asociados al dosel, teniendo una respuesta diferencial por parte de los diferentes taxas de artrópodos de acuerdo a sus restricciones fisiológicas frente a variables ambientales. Es posible que las especies logren dispersarse en todo el gradiente en busca de una buena fuente de recurso, pero que las condiciones ambientales dadas por la temperatura, determinen qué especies pueden sobrevivir y establecerse (Ramos 2018). Además que la variación en factores abióticos dentro del gradiente maneja la variación en las interacciones planta-artrópodo determinando si son las fuerzas bottom-up o top-down las que darán forma a las comunidades de artrópodos del dosel.

Referencias

- Aguilar-Peralta, J. S., González-Rodríguez, A., González-Esquivel, J. G., & Cuevas-Reyes, P. (2016). Patrones de depredación de bellotas en especies del género *Quercus* (Fagaceae) a lo largo de un gradiente altitudinal en el volcán de Tequila, Jalisco. *Biológicas Revista de la DES Ciencias Biológico Agropecuarias*, 18(1), 1-9.
- Aguilar-Peralta, JS, González-Rodríguez, A., Maldonado-López, Y., Fagundes, M., Faria, ML, Ávila-Cabadilla, LD, y Cuevas-Reyes, P. (2020). Patrones contrastantes de morfología, asimetría fluctuante y herbivoría de hojas en tres especies de plantas de diferentes etapas sucesionales de un bosque seco tropical. *Árboles*, 34 (4), 1075-1086.
- Aldrich PR, Cavender-Bares J (2011) *Quercus*. In: Kole C (ed) *Wild crop relatives: genomic and breeding resources*. Springer, Berlin, pp 89–129. https://doi.org/10.1007/978-3-642-21250-5_6.
- Alviola, M. S., Soto-Adames, F. N., Lucañas, C. C., Cuevas, V. C., Balatibat, J. B., & Lit Jr, I. L. (2020) Collembola (Arthropoda: Hexapoda) Assemblages in the Canopy and Forest Floor along an Elevational Gradient at Mt. Makiling, Philippines.
- Arizaga, S., Martínez-Cruz, J., Salcedo-Cabrales, M., & Bello-González, M. Á. (2009). Manual de la biodiversidad de encinos michoacanos. In *Instituto Nacional de Ecología*. http://www2.inec.gob.mx/publicaciones/consultaPublicacion.html?id_pub=603.
- Awmack, C. S., y Leather, S. R. (2002). Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 47, 817–844.
- Basset, Y.; Novotny, V.; Miller, S.E.; Kitching, R.L. (2003). *Arthropods of Tropical Forests*. Cambridge University Press. United Kingdom.
- Behmer, S.T. (2009) Insect herbivore nutrient regulation. *Annual Review of Entomology*, 54, 165-187.
- Bielinis, E, Jozwiak, W, Robakowski, P.(2015)Modelling of the relationship between the SPAD values and photosynthetic pigments content in *Quercus petraea* and *Prunus serotina* leaves. *Dendrobiology*. 2015; 73:125-34. doi:10.12657/denbio.073.013.
- Boswell, A. W., Provin, T., y Behmer, S. T. (2008). The relationship between body mass and elemental composition in nymphs of the grass-hopper *Schistocerca americana*. *Journal of Orthoptera Research*, 17, 307–313. <https://doi.org/10.1665/1082-6467-17.2.307>.
- Castagneyrol, B., Bonal, D., Damien, M., Jactel, H., Meredieu, C., Muiruri, E. W., & Barbaro, L. (2017). Bottom-up and top-down effects of tree species diversity on leaf insect herbivory. *Ecology and Evolution*, 7(10), 3520–3531. <https://doi.org/10.1002/ece3.2950>.
- Chamberlain D, Brambilla M, Caprio E, Pedrini P, Rolando A (2016) Alpine bird distributions along elevation gradients: the consistency of climate and habitat effects across geographic regions. *Oecologia* 181:1139–1150.

- Colares, C., Roza, A. S., Mermudes, J. R. M., Silveira, L. F. L., Khattar, G., Mayhew, P. J., Monteiro, R. F., Nunes, M. F. S. Q. C., & Macedo, M. V. (2021). Elevational specialization and the monitoring of the effects of climate change in insects: Beetles in a Brazilian rainforest mountain. *Ecological Indicators*, 120. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106888>.
- Colwell, R.K. y Lees, D.C. (2000). The mid-domain effect: Geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 70–76.
- Corcos, D., Cerretti, P., Mei, M., Vigna Taglianti, A., Paniccia, D., Santoiemma, G., De Biase, A., & Marini, L. (2018). Predator and parasitoid insects along elevational gradients: role of temperature and habitat diversity. *Oecologia*, 188(1), 193–202. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4169-4>.
- Cornelissen, Lavorel, Garnier, Díaz, Buchmann, Gurvich, Reich, Steege, Pausas, y Poorter. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* (51), 335-380.
- Crawley, MJ; Johnston, A. E.; Silvertown, J.; Dodd, M.; Mazancourt, C., MS; Henman, D. F.; Edwards, GR (2005). Determinantes de la riqueza de especies en el experimento Park Grass. *The American Naturalist*, 165(2), 179–192. doi:10.1086/427270.
- Cuevas-Reyes, P., Oyama, K., González-Rodríguez, A., Fernandes, G. W., y Mendoza-Cuenca, L. (2011). Contrasting herbivory patterns and leaf fluctuating asymmetry in *Heliocarpus pallidus* between different habitat types within a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology*, 27(4), 383-391.
- Dahlhoff, E. P., Dahlhoff, V. C., Grainger, C. A., Zavala, N. A., Otepola-Bello, D., Sargent, B. A., Roberts, K. T., Heidl, S. J., Smiley, J. T., & Rank, N. E. (2019). Getting chased up the mountain: High elevation may limit performance and fitness characters in a montane insect. *Functional Ecology*, 33(5), 809–818. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13286>.
- Ebeling, A., Hines, J., Hertzog, L. R., Lange, M., Meyer, S. T., Simons, N. K., y Weisser, W. W. (2018). Plant diversity effects on arthropods and arthropod-dependent ecosystem functions in a biodiversity experiment. *Basic and Applied Ecology*, 26, 50-63.
- Equiza, M. A., Miravé, J. P., & Tognetti, J. A. (2001). Morphological, anatomical and physiological responses related to differential shoot vs. root growth inhibition at low temperature in spring and winter wheat. *Annals of Botany*, 87(1), 67-76.
- Fonseca, C., Overton, J., Collins, B., y Westboy, M. (2000). Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorous gradients. *J Ecol*, 88: 964-977.
- Forbes, R. J., Watson, S. J., y Steinbauer, M. J. (2017). Multiple plant traits influence community composition of insect herbivores: A comparison of two understory shrubs. *Arthropod-Plant Interactions*, 11, 889–899. <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9545-1>.
- Gebert, F., Steffan-Dewenter, I., Moretto, P., & Peters, M. K. (2020). Climate rather than dung resources predict dung beetle abundance and diversity along elevational and land

- use gradients on Mt. Kilimanjaro. *Journal of Biogeography*, 47(2), 371–381. <https://doi.org/10.1111/jbi.13710>.
- Gotelli N. J. y R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*. (4): 379–391.
- Hamilton AJ, Novotny V WEK, Bassett Y, Benke KK, Grimbacher PS, Samuelson GA, Weiblen GD, Yen JDL, Stork NE, Weiblen GD, Yen JDL (2013) Estimating global arthropod species richness: refining probabilistic models using probability bounds analysis. *Oecologia* 171:357–365.
- Hernández-Calderón E, González-Rodríguez A, Méndez-Alonso 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: 208–213.
- Hodkinson, I. D. (2005). Terrestrial insects along elevation gradients: Species and community responses to altitude. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 80(3), 489–513. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006767>.
- Huberty, A.F. & Denno, R.F. (2006) Consequences of nitrogen and phosphorus limitation for the performance of two planthoppers with divergent life-history strategies. *Oecologia*, 149, 444-455.
- Hüner, N. P., Bode, R., Dahal, K., Busch, F. A., Possmayer, M., Szyszka, B., y Maxwell, D. P. (2013). Shedding some light on cold acclimation, cold adaptation, and phenotypic plasticity. *Botany*, 91(3), 127-136.
- Jiménez-Noriega, M.X. (2014). Variaciones morfo-anatómicas de seis especies a lo largo de un gradiente altitudinal en el Cerro Tláloc, Estado de México. Tesis Mag. Sc. Texcoco, MX, Colegio de Postgraduados. 82 p.
- Joern, A., Provin, T. y Behmer, S.T. (2012) Not just the usual suspects: insect herbivore populations and communities are associated with multiple plant nutrients. *Ecology*, 93, 1002-1015.
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bonisch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., Cornelissen, J.H.C., Violle, C., Harrison, S.P., Bodegom, P.M.V., Reichstein, M., et al. (2011). TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17, 2905–2935.
- Korhonen, L., Korhonen, K. T., Rautiainen, M., y Stenberg, P. (2006). Estimation of forest canopy cover: a comparison of field measurement techniques.
- Körner C (2007) The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends Ecol Evol* 22:569–574.
- Kos, M., Bukovinszky, T., Mulder, P. P. J., y Bezemer, T. M. (2015). Disentangling above- and belowground neighbor effects on the growth, chemistry, and arthropod community on a focal plant. *Ecology*, 96, 164–175. doi:10.1890/14- 0563.1.

- Kostenko, O., Mulder, P. P. J., Courbois, M., y Bezemer, T. M. (2017). Effects of Plant Diversity on the Concentration of Secondary Plant Metabolites and the Density of Arthropods on Focal Plants in the Field. *Journal of Ecology*, in press. doi:10.1111/1365-2745.12700.
- Lobregat, G., Perilli, M. L. L., de Siqueira Neves, F., & Campos, R. I. (2018). Fluctuating asymmetry, leaf thickness and herbivory in *Tibouchina granulosa*: an altitudinal gradient analysis. *Arthropod-Plant Interactions*, 12(2), 277–282. <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9568-7>.
- Lu, X., Zhao, X., Tachibana, T., Uchida, K., Sasaki, T., & Bai, Y. (2021). Plant quantity and quality regulate the diversity of arthropod communities in a semi-arid grassland. *Functional Ecology*, 35(3), 601–613. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13742>.
- Maldonado-López, Y., Cuevas-Reyes, P., Stone, G. N., Nieves-Aldrey, J. L., y Oyama, K. (2015). Gall wasp community response to fragmentation of oak tree species: importance of fragment size and isolated trees. *Ecosphere*, 6(3), 1-15.
- Maldonado-López, Y., Vaca-Sánchez, M. S., González-Rodríguez, A., Oyama, K., López-Barbosa, E., Fagundes, M., y Cuevas-Reyes, P. (2018). Hybridization increases canopy arthropod diversity in the *Quercus affinis* × *Quercus laurina* complex. *Journal of Insect Conservation*, 22(5), 781-793.
- Medianero, E., Paniagua C., M., y Castaño-Meneses, G. (2010). Comparación temporal de la riqueza y composición de insectos inductores de agallas en el dosel de un bosque tropical. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81(002), 465–472. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2010.002.236>.
- Molina-Montenegro, M. A., y Cavieres, L. A. (2010). Variación altitudinal de los atributos morfo-fisiológicos en dos especies de plantas alto-andinas y sus implicancias contra la fotoinhibición. *Gayana - Botanica*, 67(1), 1–11. <https://doi.org/10.4067/s0717-66432010000100001>.
- Mraja, A., Unsicker, S. B., Reichelt, M., Gershenson, J., y Roscher, C. (2011). Plant community diversity influences allocation to direct chemical defence in *Plantago lanceolata*. *PLoS ONE*, 6, e28055.
- Muiruri, E. W., Barantal, S., Iason, G. R., Salminen, J. P., Perez-Fernandez, E., & Koricheva, J. (2019). Forest diversity effects on insect herbivores: do leaf traits matter? *New Phytologist*, 221(4), 2250–2260. <https://doi.org/10.1111/nph.15558>.
- Muñoz, C. A. U., Robledo, A. J., Ruales, L. N. I., & Ramos, C. P. F. (2016). Estructura del dosel y coeficientes de extinción teóricos en genotipos de café arábico en Colombia. *Acta Agronomica*, 65(4), 383–389. <https://doi.org/10.15446/acag.v65n4.51899>.
- Niinemets, Ü. (2001). Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82(2), 453-469.
- Nixon, K. (2006). Global and neotropical distribution and diversity of oak (genus *Quercus*) and oak forests. In *Ecology and conservation of neotropical montane oak forests*, 3-13.

- Nogueira, A. D. A., Brescovit, A. D., Perbiche-Neves, G., & Venticinque, E. M. (2021). Spider (Arachnida-Araneae) diversity in an amazonian altitudinal gradient: are the patterns congruent with mid-domain and rapoport effect predictions?. *Biota Neotropica*, 21.
- Premoli, A. C., y Mathiasen, P. (2011). Respuestas ecofisiológicas adaptativas y plásticas en ambientes secos de montaña: *Nothofagus pumilio*, el árbol que acaparó los Andes australes. *Ecología austral*, 21(3), 251-269.
- Ramos, C.S., Bellocq, M.I., Paris, C.I. y Filloy, J. (2018). Environmental drivers of ant species richness and composition across the Argentine Pampas grassland. *Austral Ecology*, 43, 424–434.
- Sarmiento, Cadena, Sarmiento, Zapata y León. (2013). Aportes a la conservación estratégica de los páramos de Colombia. En Actualización de la cartografía de los complejos de páramo a escala 1:100.000. Bogotá, Colombia: Instituto de investigaciones biológicas Alexander von Humboldt.
- Schöb, C., Armas, C., Guler, M., Prieto, I., & Pugnarie, F. (2013). Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. *Journal of Ecology*, 101 (3), 753-672.
- Seber G. A. y A. J. Lee. (2003). Linear regression analysis (Vol. 936). John Wiley & Sons.
- Stork, N. E. (2018). How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on Earth?. *Annual review of entomology*, 63, 31-45.
- Tilman D. (1985). The Resource-Ratio Hypothesis of Plant Succession. *The American Naturalist*, Vol. 125, No. 6, pp. 827-852.
- Theocharis, A., Clément, C., y Barka, E. A. (2012). Physiological and molecular changes in plants grown at low temperatures. *Planta*, 235(6), 1091-1105.
- Tielens, E. K., y Gruner, D. S. (2020). Intraspecific variation in host plant traits mediates taxonomic and functional composition of local insect herbivore communities. *Ecological Entomology*, 45(6), 1382-1395.
- Tovar-Sanchez, E., y Oyama, K. (2006). Effect of hybridization of the *Quercus crassifolia* × *Quercus crassipes* complex on the community structure of endophagous insects. *Oecologia*, 147(4), 702-713.
- Triplehorn, C., y Jhonson, N. (2005). *Abbreviations Used in the Figures*.
- Ulyshen, M. D. (2011). Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests: implications for conservation-oriented management. *Forest Ecology and Management*, 261(9), 1479-1489.
- Valencia-Cuevas, L., y Tovar-Sánchez, E. (2015). Oak Canopy arthropod communities: Which factors shape its structure? *Revista Chilena de Historia Natural*, 88. <https://doi.org/10.1186/s40693-015-0045-3>.

- Vaca-Sánchez, M. S., Maldonado-López, Y., González-Rodríguez, A., Oyama, K., Fernandes, G. W., Fagundes, M., y Cuevas-Reyes, P. (2021). Canopy arthropod diversity associated with *Quercus laurina*: importance of an oak species diversity gradient on abundance, species richness and guild composition. *Journal of Insect Conservation*, 25(5), 859-874.
- Youngblood, J. P., da Silva, C. R. B., Angilletta, M. J., y Vandenbrooks, J. M. (2019). Oxygen limitation does not drive the decreasing heat tolerance of grasshoppers during development. *Physiological and Biochemical Zoology*, 92(6), 567–572. <https://doi.org/10.1086/705439>.

Tabla 1. Variación de la cantidad y calidad de la planta entre diferentes especies de encino a lo largo de un gradiente altitudinal. Los valores reportados son M ± SE. Para cada variable de planta, los valores más altos están resaltados en negrita

Response variables	<i>Quercus gentryi</i>	<i>Quercus castanea</i>	<i>Quercus candicans</i>	<i>Quercus laurina</i>	<i>Quercus crassifolia</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>p</i>
Diameter at breast height (cm)	123.42 ± 29.05	130.65 ± 11.29	138.84 ± 16.42	152.30 ± 18.76	190.55 ± 23.04	2.65	4	0.03
Light flux intensity (lx)	1329.65 ± 97.23	1872.90 ± 80.29	1974.35 ± 362.53	1308.90 ± 142.07	1391.35 ± 147.35	2.72	4	0.003
Canopy cover (%)	74.35 ± 1.97	70.40 ± 2.48	76.15 ± 8.37	80.85 ± 2.19	67.50 ± 3.78	4.072	4	0.004
Chlorophyll Content (SPAD)	40.42 ± 0.77	42.20 ± 1.14	45.67 ± 0.58	40.32 ± 0.72	52.48 ± 0.72	40.52	4	0.0001
Specific leaf área (cm ² /g)	185.19 ± 7.83	81.40 ± 19.75	97.93 ± 0.58	104.38 ± 3.48	51.35 ± 1.29	87.51	4	0.0001
Leaf thickness (mm)	0.23 ± 0.02	0.40 ± 0.02	0.29 ± 0.03	0.34 ± 0.012	0.68 ± 0.05	90.63	4	0.0001
Leaf water content (g)	0.37 ± 0.03	0.31 ± 0.019	0.51 ± 0.04	0.41 ± 0.05	0.48 ± 0.03	64.48	4	0.0007
Leaf Density (g/cm ³)	1104.6 ± 151.93	235.50 ± 34.97	405.32 ± 64.64	359.49 ± 10.90	80 ± 8.44	87.45	4	0.0001

Leyenda de figuras

Leyenda de figuras

Figura 1. Mapa de los sitios de estudio en el Volcán de Tequila, Jalisco.

Figura 2. Análisis de componentes principales de la cantidad y calidad de la planta a lo largo de un gradiente altitudinal. El porcentaje de varianza explicada para el PC1 40.03%, para el PC2 17.07%. Las variables que incluyen la cantidad y calidad de la planta son: diámetro a la altura del pecho (DBH), Intensidad del flujo lumínico, cobertura del dosel (Cc), contenido de clorofila (Chl), área foliar específica (SLA), grosor foliar (LT), contenido de agua foliar (LWD), y densidad foliar (LD).

Figura 3. Curvas de rarefacción de los artrópodos del dosel para cinco especies de encinos rojos a lo largo del gradiente altitudinal dentro del Volcán de Tequila, Jalisco-México.

Figura 4. Diferencias en la diversidad de artrópodos del dosel para cinco especies de encinos rojos a lo largo del gradiente altitudinal dentro del Volcán de Tequila, Jalisco, México. (a) Abundancia, (b) riqueza.

Figura 5. Diferencias en la diversidad promedio de los gremios de artrópodos del dosel para cinco especies de encinos rojos a lo largo del gradiente altitudinal dentro del Volcán de Tequila, Jalisco, México. (a) Abundancia, (b) riqueza.

Figura 6. Diferencias en la diversidad promedio de los estadios ontogénicos de artrópodos del dosel para cinco especies de encinos rojos a lo largo del gradiente altitudinal dentro del Volcán de Tequila, Jalisco, México. (a) Abundancia, (b) riqueza.

Figura 7. Escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS) de la composición de las familias de de artrópodos del dosel para cinco especies de encinos rojos a lo largo del gradiente altitudinal dentro del Volcán de Tequila, Jalisco, México

Figura 8. Diferencias en los números de Hill entre cinco especies de encinos rojos a lo largo del gradiente altitudinal dentro del Volcán de Tequila, Jalisco, México.

Figura 9. Relación entre el índice de cantidad y calidad de la planta y (a) abundancia, (b) riqueza, (c) órdenes y (d) familias de de artrópodos del dosel para cinco especies de encinos rojos a lo largo del gradiente altitudinal dentro del Volcán de Tequila, Jalisco, México.

Figura 1

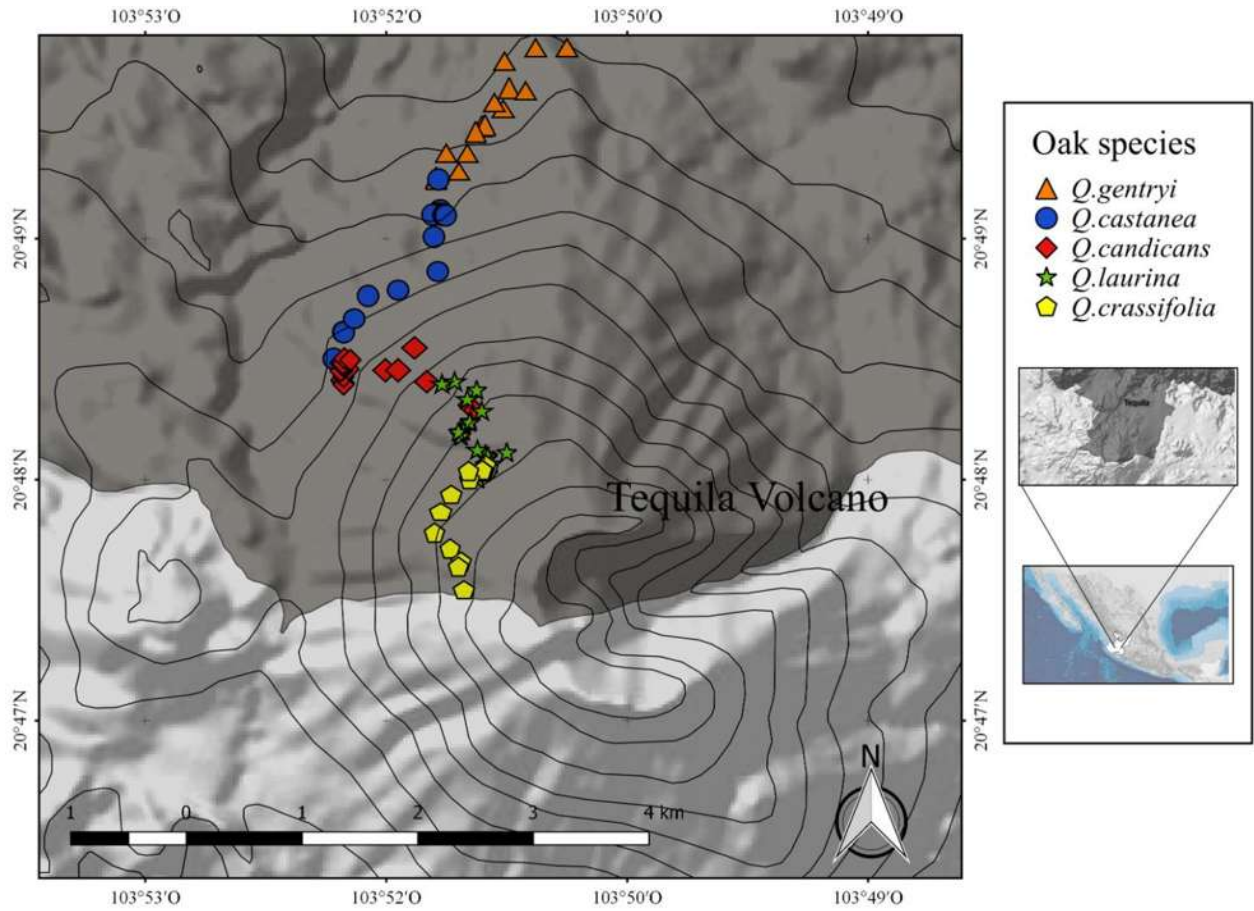


Figura 2

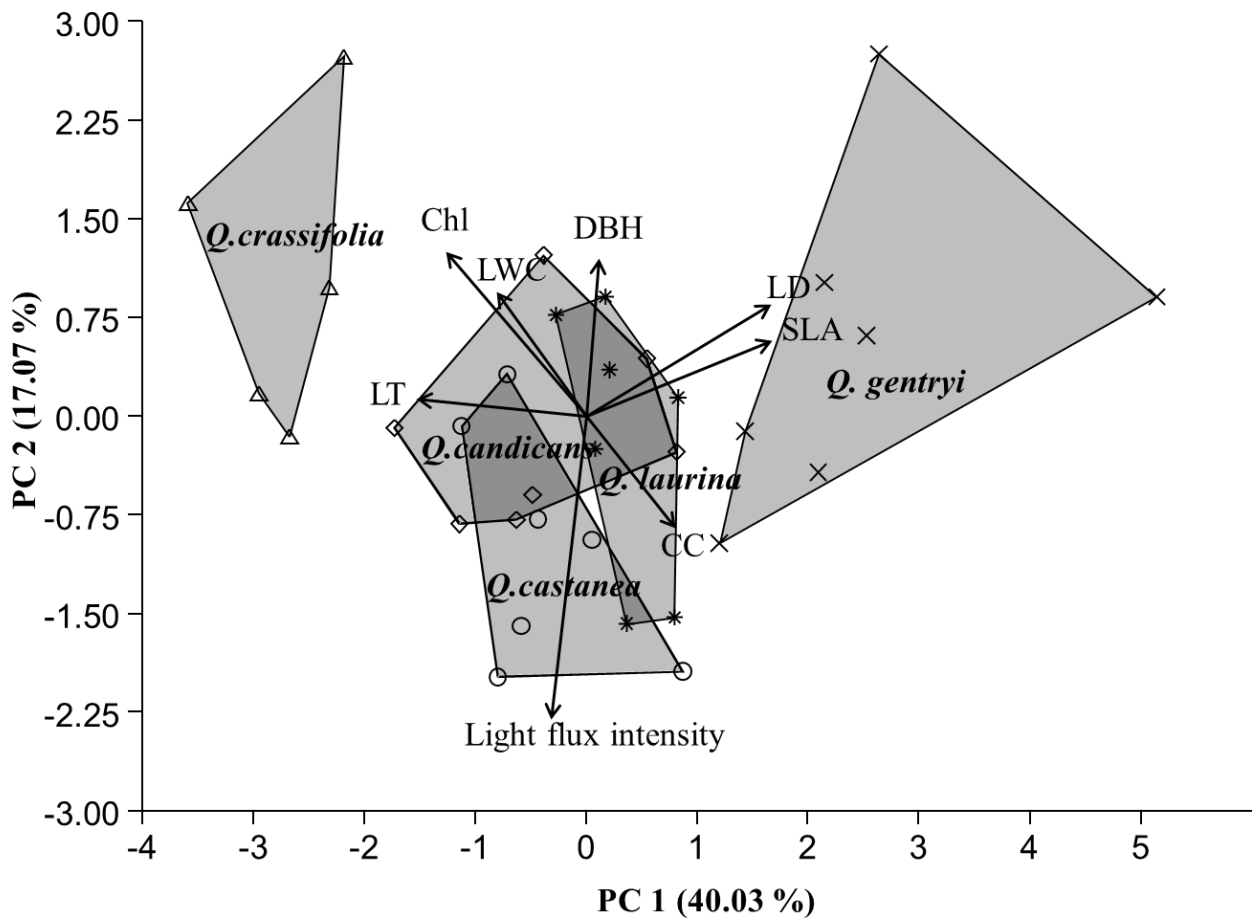


Figura 3

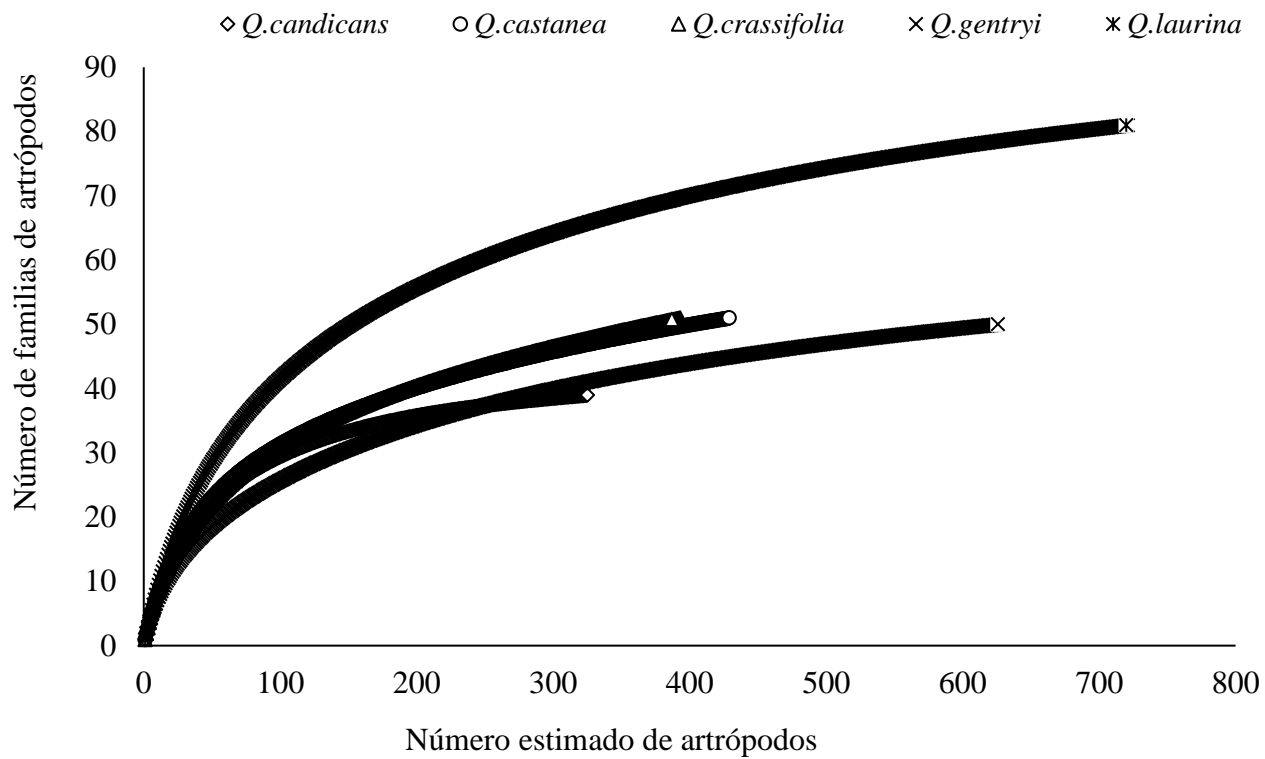


Figura 4

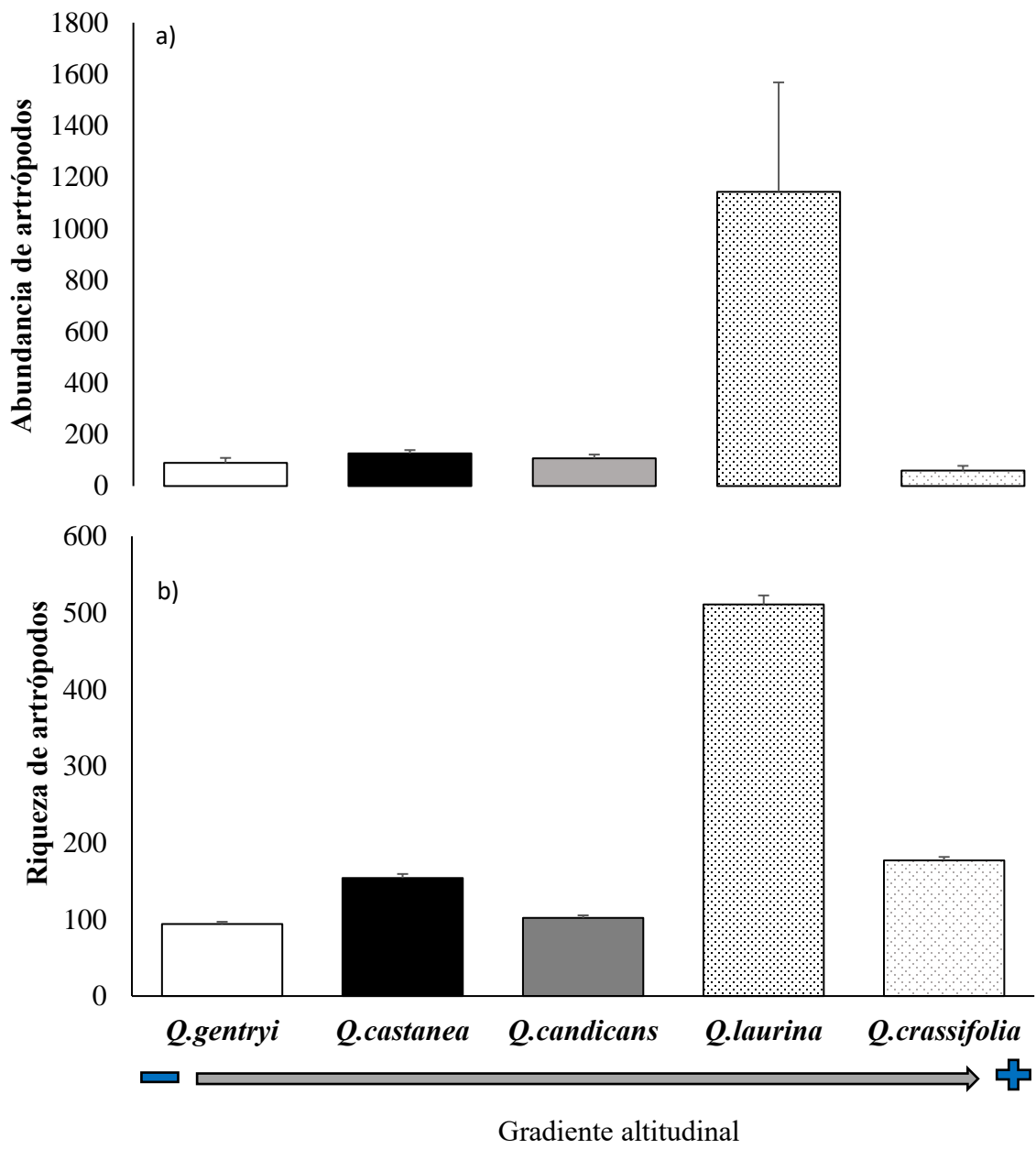


Figura 5

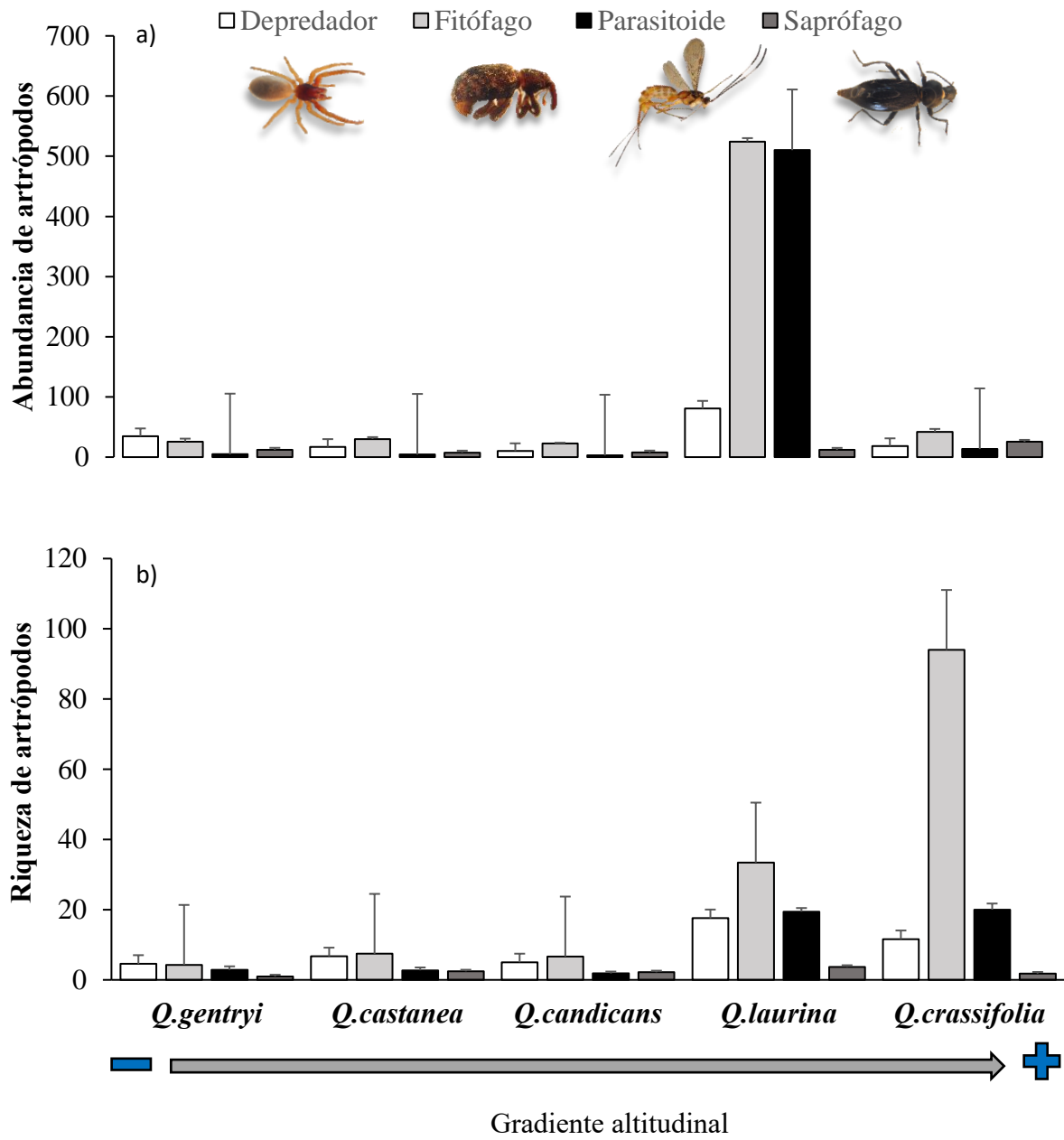


Figura 6

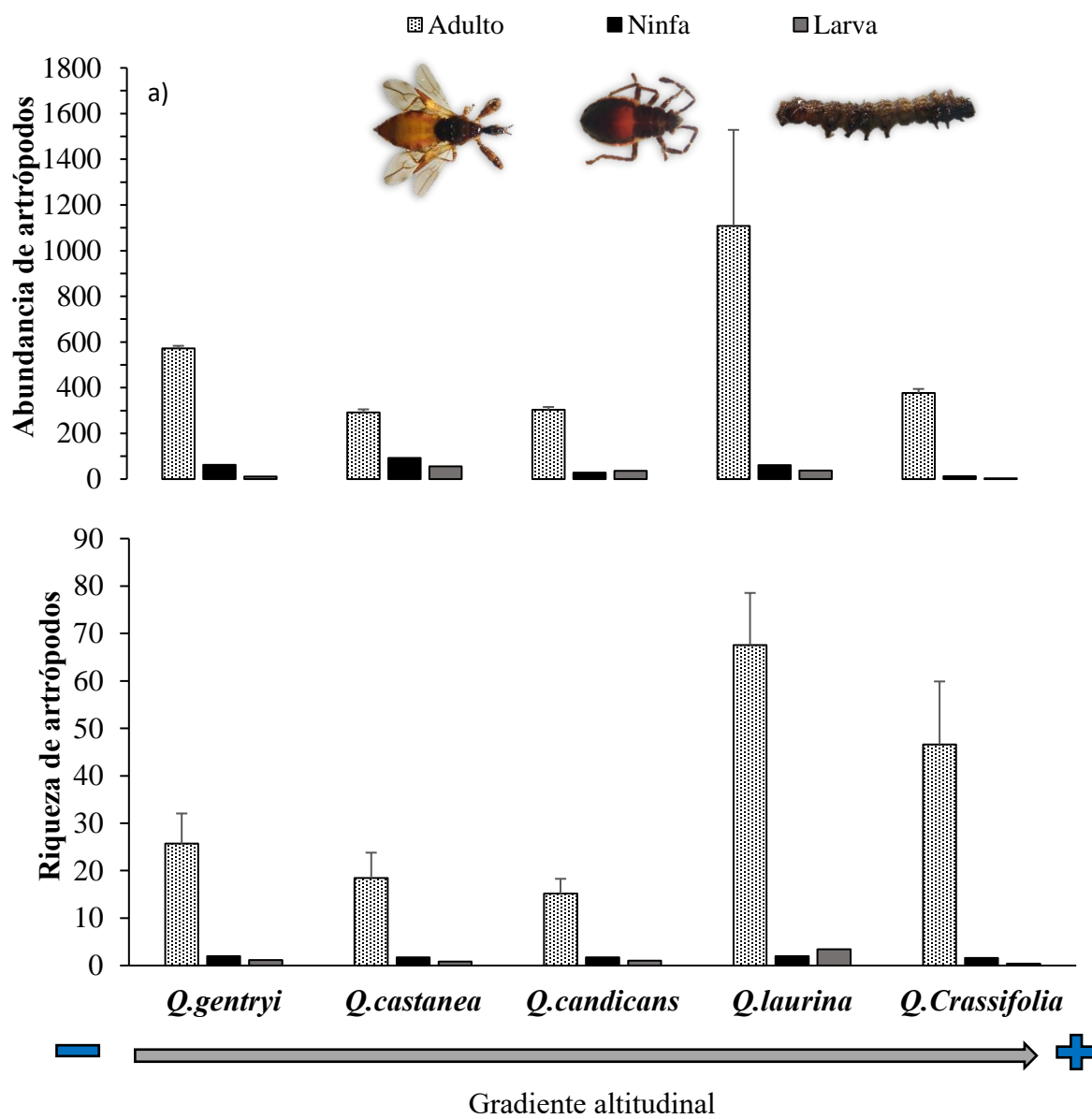


Figura 7

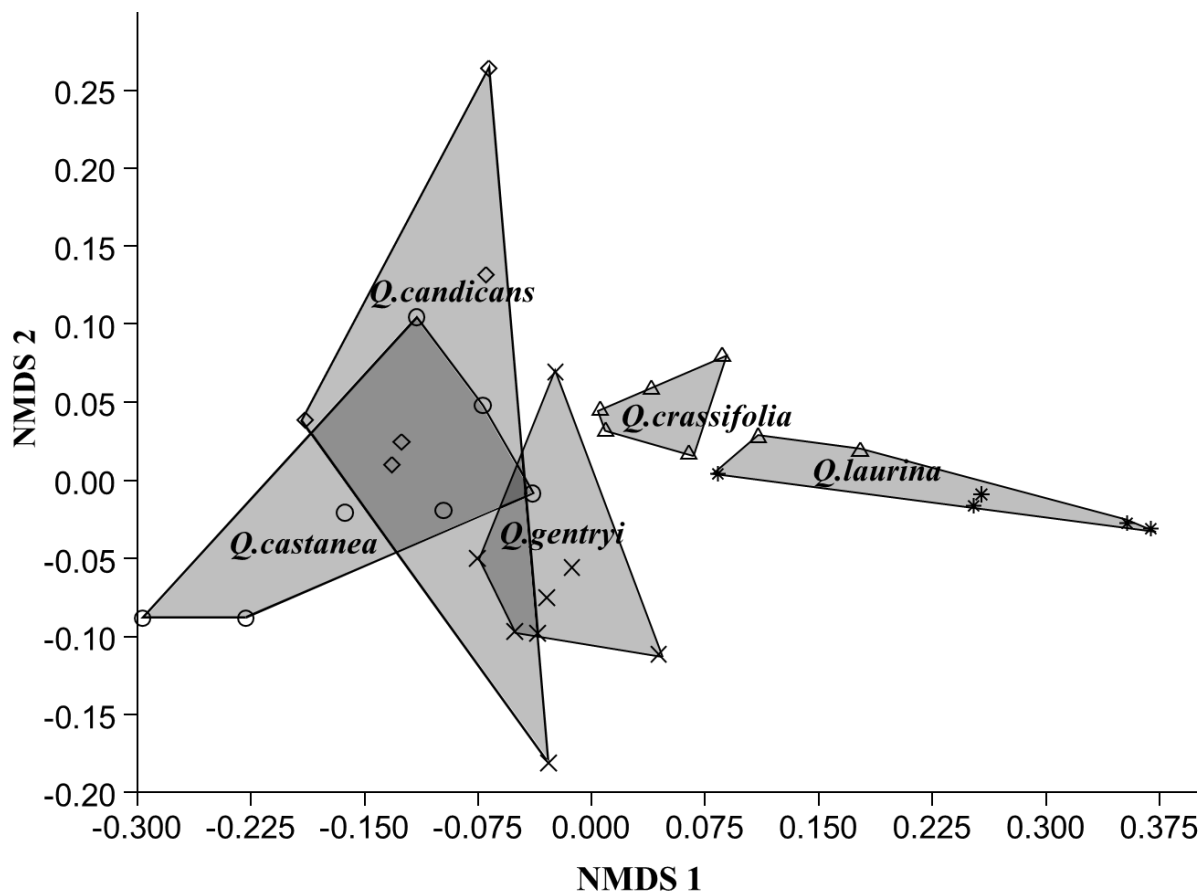


Figura 8

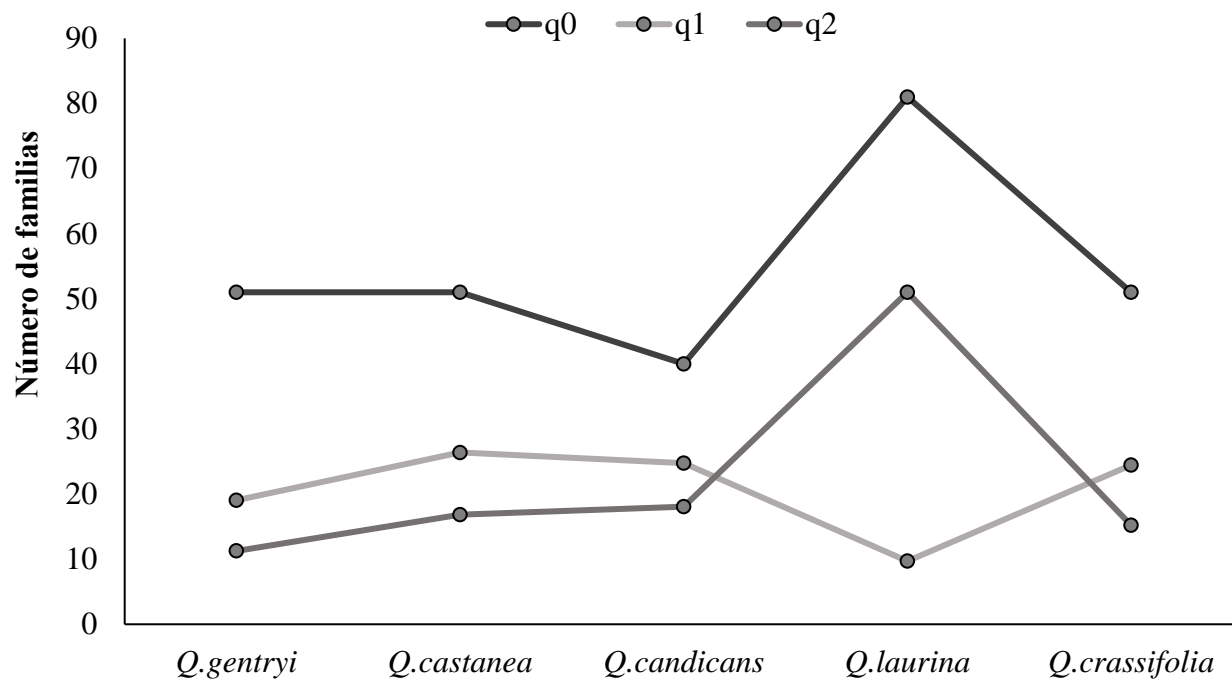
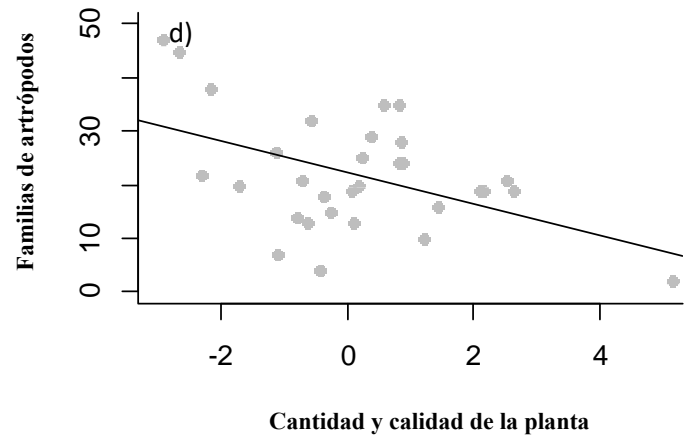
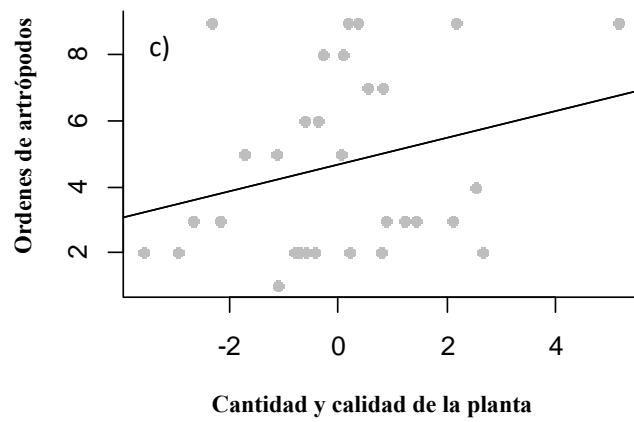
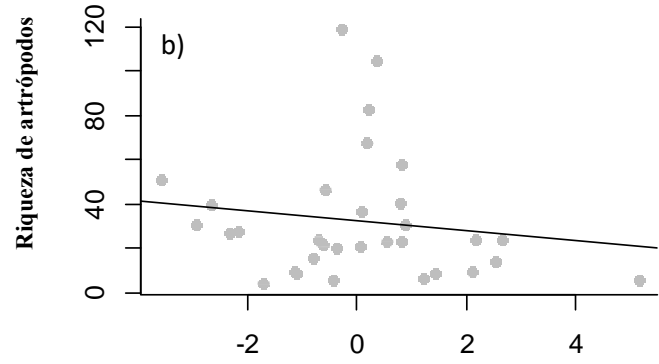
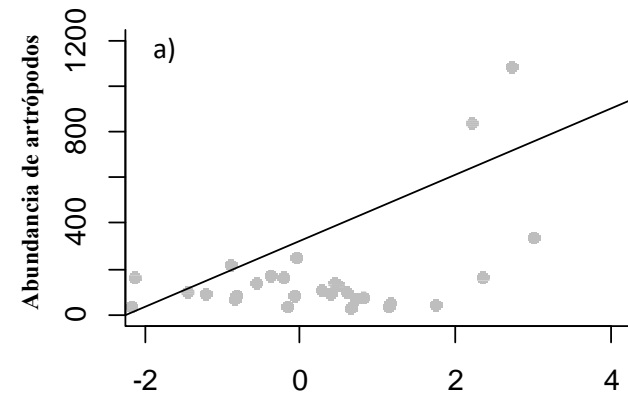


Figura 9



7.DISCUSIÓN GENERAL

El estudio de gradientes ambientales, como los gradientes de altitud, permite determinar la respuesta de flora y fauna ante cambios climáticos globales (Ramos 2018), en el caso de las plantas, cómo su cantidad y calidad cambia a lo largo de estos gradientes, y cómo es que estos cambios influyen en las interacciones planta-artrópodo que se establecen dentro del dosel, elucidando los mecanismos de adaptación de las plantas y artrópodos a cambios en el ambiente (Galman et al. 2017).

A lo largo del gradiente del Volcán de Tequila observamos una cantidad y calidad diferencial de las plantas hospederas de artrópodos. Esta variación en el recurso impulsó diferentes comportamientos alimenticios dentro de las comunidades de artrópodos, aumentando su variación en riqueza total de taxones y abundancia (Lu et al., 2021). La variación ambiental a lo largo del gradiente de altitud provocó cambios en todas las variables que se incluyen en la cantidad y calidad del recurso, concordando con diferentes estudios que sugieren que en las zonas de alta montaña las diferencias en cantidad y calidad del recurso se deben principalmente a la respuesta de las plantas ante variaciones en temperatura y humedad e incidencia solar (Sarmiento et al., 2013). Estas diferencias potencialmente tienen consecuencias sobre las interacciones entre plantas y artrópodos influenciando en la elección de la planta (Schöb et al., 2013), a través, por ejemplo, de la calidad nutricional de las hojas y sus características estructurales, cómo la cobertura del dosel. Donde el incremento en la disponibilidad de nutrientes en las hojas, aumenta la incidencia de insectos herbívoros, como resultado de la obtención de una mayor cantidad nutrientes, y una mayor cobertura del dosel provee de más sitios de alimentación, reproducción, refugio y/o vivienda para los diferentes taxos de artrópodos (Crawley et al., 2005, Gough et al., 2000).

Es de esperar que conforme aumenta la altitud tenga lugar un recambio faunístico dentro de las comunidades de artrópodos del dosel de encinos rojos. Nuestro estudio muestra que la estructura de artrópodos a lo largo del gradiente fue diferencial, donde los ordenes Hymenoptera y Coleoptera fueron los más representativos. Concordando con otros trabajos (Sanders 2002; Sussenbanch y Fiedler 2003) donde taxones como Coleoptera, Hymenoptera y Hemiptera, muestran una mayor diversidad. Los resultados muestran claras diferencias en la abundancia y riqueza de artrópodos a lo largo del gradiente altitudinal, con los valores más

altos en el dosel de encinos rojos de altitudes mayores. Este aumento en abundancia y riqueza de artrópodos del dosel dentro del Volcán puede ser explicado mediante la elección de la planta hospedera como una buena fuente de recurso, a través, por ejemplo, de rasgos nutricionales o estructurales de las plantas (Forbes et al., 2017). Donde los artrópodos pueden migrar para explotar dos o más ambientes cuya oportunidad en términos de supervivencia y reproducción cambia con el tiempo, esto para aprovechar recursos que cambian en escalas de tiempo y espacio (Winkler et al., 2018). Además, se ha encontrado que, en bosques templados, los artrópodos desarrollan estrategias relacionadas con su ciclo de vida para sobrellevar las condiciones ambientales adversas presentes en elevaciones mayores (Teocharis et al., 2012). Estas estrategias están relacionadas con temporadas de crecimiento cortas para evitar el congelamiento, donde las comunidades de artrópodos del dosel en dichas altitudes estarán conformadas por un gran número de individuos pertenecientes a pocas familias (Supriya et al., 2019). El presente trabajo concuerda con lo anterior, puesto que las comunidades de artrópodos presentes en el dosel de *Q.lurina* especie de altitudes mayores presentan un gran número de individuos que pertenecen a las familias Curculionidae y Platygastriidae. El mayor número de abundancia, riqueza y familias promedio de artrópodos encontrado en altitudes mayores en el dosel de *Q.laurina* se atribuye a que se ha demostrado que la característica más importante de las plantas que determina la estructura de las comunidades de artrópodos es el porcentaje de cobertura del dosel (Stanbrook et al., 2021), donde para el presente trabajo *Q. lurina* reportó los valores más altos aumentando así, la preferencia de los artrópodos por dichas plantas, ya que al incrementar la cobertura del dosel se incrementa la oferta para los artrópodos de alimento y refugio.

Evaluando la disimilitud de familias entre las especies de encino rojo que representan la altitud fue posible distinguir que *Q.laurina* y *Q.crassifolia* especies de altitudes mayores presentan una composición de familias totalmente diferente a las comunidades de artrópodos del dosel en *Q.gentryi*, *Q.Castanea*, y *Q. candicans*. La disimilitud a lo largo del gradiente de altitud fue alta, determinando que acorde a la composición de familias, se tratan de comunidades de artrópodos diferentes. Los cambios en la composición de artrópodos están relacionados con los cambios a lo largo del gradiente altitudinal en la cantidad y calidad de sus plantas hospederas dada la alta dependencia de los insectos por las plantas como recurso o generadoras de microhábitats (Brehm y Fiedler 2003).

Para los estadios ontogénicos, la etapa adulta presentó la mayor riqueza y abundancia a lo largo de todo el gradiente de altitud, siendo este estadio en el que se lleva a cabo la reproducción, dispersión y colonización de nuevos sitios (Triplehorn y Johnson 2005). Por el contrario las ninfas y larvas se registraron con pocos individuos, lo cual estaría sugiriendo que los artrópodos del dosel presentan adaptaciones en su ciclo de vida para compensar condiciones ambientales adversas dentro del gradiente, como lo son la reducción del número de estadios ontogénicos (Hodkinson 2005).

A lo largo de todo el gradiente de altitud la composición gremial fue diferencial, encontrándose dominado por el gremio de los fitófagos, concordando con la idea de que los cambios en la cantidad y calidad de las plantas hospederas influye en la alimentación de los artrópodos (Hodkinson 2005). En altitudes menores se presentó un número mayor de depredadores lo que podría estar sugiriendo que la abundancia en dichas alturas se está regulado por fuerzas Top-down (Muiruri et al., 2015). Mientras que en altitudes mayores los fitófagos contribuyeron con el mayor número de individuos, lo que sugiere que la fuerza bottom-up están ejerciendo presión en la elección de la planta hospedera y hábitos alimenticios (Kos et al., 2015; Kostenko et al. 2016; Mraja et al., 2011). Confirmando con esto que la cantidad y la calidad de las plantas a lo largo del gradiente tienen efectos sobre la diversidad de artrópodos y sus comportamientos de alimentación.

Los cambios en la distribución de las familias de artrópodos a través de gradientes de altitud reflejan la especialización del hábitat teniendo como limitantes la tolerancia térmica y la disponibilidad del recurso (Mantoni et al., 2020). Resultando en diferencias drásticas en cuanto a composición de familias dentro de pequeñas distancias geográficas (Stanbrook et al., 2021). Observándose un completo recambio de familias a través de un ecotono natural entre cada 100 m (Spector 2003). De manera general se encontró una respuesta de los artrópodos ante la variación de los factores bióticos (competencia, depredación y cantidad y calidad de la planta) y abióticos (temperatura, precipitación y humedad) dentro del gradiente altitudinal. Esta respuesta fue diferencial para cada taxón de artrópodos, así como para los diferentes gremios que encontramos dentro del gradiente. Donde se debe tener en cuenta que la distribución altitudinal de la artropofauna, se debe en realidad a muchas condiciones asociadas con la altitud, frente a las cuales cada especie reacciona de manera específica, de

acuerdo con su ecología y factores limitantes que condicionan su distribución (Colwell y Lees 2000, Colwell 2005, Rahbek 2005). Esta respuesta diferencial permite de manera parcial la coexistencia de taxones dentro del gradiente (Chaves y Friberg 2021) estando relacionado con las diferencias en la utilización del recurso (Mantoni et al., 2021).

8.CONCLUSIONES

El gradiente altitudinal generó cambios en la cantidad y calidad de las plantas afectando la preferencia y elección de las mismas por parte de los artrópodos, provocando cambios en la estructura y composición de las comunidades de artrópodos del dosel dentro del Volcán de Tequila, Jalisco.

El gradiente de altitud del Volcán de Tequila mantuvo los valores más altos de riqueza y abundancia de artrópodos en el dosel de especies de encino rojo presentes en altitudes mayores a causa de factores bióticos y abióticos que reúne el gradiente y moldean la distribución de artrópodos.

Las familias de artrópodos se están dispersando a lo largo de todo el gradiente altitudinal en busca de una buena fuente de recurso, pero las condiciones ambientales, están determinando qué familias pueden sobrevivir y establecerse en el dosel de especies de encino presentes en ciertas altitudes.

La riqueza y abundancia de gremios se ve afectada por las variaciones en la cantidad y calidad de la planta a causa del gradiente altitudinal, siendo diferencial a lo largo de este, encontrándose dominado por el grupo de los fitófagos, que es el gremio que contribuye con el mayor número de individuos dentro del gradiente de altitud.

La variación en factores bióticos y abióticos dentro del gradiente manejó la variación en las interacciones planta-artrópodo determinando si eran las fuerzas bottom-up o top-down las que darían forma a las comunidades de artrópodos del dosel.

La estructura y composición de los estadios ontogénicos fue diferencial dentro del gradiente, donde el estadio ontogénico de los adultos contribuyo con el mayor número de individuos dentro del Volcán de Tequila, Jalisco.

Los artrópodos de dosel tienen una respuesta rápida ante variaciones bióticas y abióticas propias de gradientes de altitud, por lo que su composición varía a través de gradientes ambientales. Donde cada familia de artrópodo responde de manera específica ante cambios en sus hábitats y esta respuesta será diferente para cada taxa de artrópodo de acuerdo a su ecología.

9.LITERATURA CITADA

- Abdala-Roberts, L., Rasmann, S., Berny-Mier Y Terán, J. C., Covelo, F., Glauser, G., y Moreira, X. (2016). Biotic and abiotic factors associated with altitudinal variation in plant traits and herbivory in a dominant oak species. *American Journal of Botany*, 103(12), 2070–2078. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600310>.
- Andrew, N. R., Hill, S. J., Binns, M., Bahar, M. H., Ridley, E. V., Jung, M. P., ... Khusro, M. (2013). Assessing insect responses to climate change: What are we testing for? Where should we be heading? *Peerj*, 1, e11. <https://doi.org/10.7717/peerj.11>.
- Arizaga, S., Martínez-Cruz, J., Salcedo-Cabrales, M., y Bello-González, M. Á. (2009). Manual de la biodiversidad de encinos michoacanos. In *Instituto Nacional de Ecología*. http://www2.ine.gob.mx/publicaciones/consultaPublicacion.html?id_pub=603.
- Ashton, L. A., Odell, E. H., Burwell, C. J., Maunsell, S. C., Nakamura, A., McDonald, W. J. F., y Kitching, R. L. (2017). Altitudinal patterns of moth diversity in tropical and subtropical Australian rainforests. *Austral Ecology*, 41(2), 197–208. <https://doi.org/10.1111/aec.12309>.
- Ausín, I., Alonso-Blanco, C., y Martínez-Zapater, J. (2005). Environmental regulation of flowering. *International Journal of Developmental Biology*, 49(5/6), 689.
- Awmack, C. S., y Leather, S. R. (2002). Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 47, 817–844.
- Barnes, A. D., Scherber, C., Brose, U., Borer, E. T., Ebeling, A., Gauzens, B., & Eisenhauer, N. (2020). Biodiversity enhances the multitrophic control of arthropod herbivory. *Science advances*, 6(45), eabb6603.
- Barringer, L. E., Bartlett, C. R., y Erwin, T. L. (2019). Canopy assemblages and species richness of planthoppers (Hemiptera: Fulgoroidea) in the Ecuadorian Amazon. *Insecta Mundi*.
- Brehm, G., Homeier, J. y Fiedler, K. (2003). Beta diversity of geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae) in an Andean montane rainforest. *Diversity and Distributions*, 9, 351–366.
- Buckley, Y.M. (2015). Generalized linear models. En: *Ecological statistics: contemporary theory and application* (eds. Fox, G.A., Negrete-Yankelevich, S. & Sosa, V.J.). Oxford University Press Inc., Oxford, pp. 131–147.
- Cambrón-Villalobos, P., López-Barbosa, E., Maldonado-López, Y., y Cuevas-Reyes, P (2019). Patrones de diversidad de artrópodos terrestres en un gradiente altitudinal. *Folia entomológica mexicana*.
- Capinera, J. (2010). *Insects and wildlife: arthropods and their relationships with wild vertebrate animals*. John Wiley & Sons.

- Caruso, C. M., Mason, C. M., y Medeiros, J. S. (2020). The evolution of functional traits in plants: Is the giant still sleeping? *International Journal of Plant Sciences*, 181(1), 1–8. <https://doi.org/10.1086/707141>.
- Castagneyrol, B., Bonal, D., Damien, M., Jactel, H., Meredieu, C., Muiruri, E. W., y Barbaro, L. (2017). Bottom-up and top-down effects of tree species diversity on leaf insect herbivory. *Ecology and Evolution*, 7(10), 3520–3531. <https://doi.org/10.1002/ece3.2950>.
- Chaves, LF y Friberg, MD (2021). Los patrones de abundancia preimaginales de *Aedes albopictus* y *Aedes flavopictus* (Diptera: Culicidae) están asociados con diferentes factores ambientales a lo largo de un gradiente altitudinal. *Investigación actual en la ciencia de los insectos*, 1, 100001. <https://doi.org/10.1016/j.cris.2020.100001>.
- Chen, I. C., Hill, J. K., Shiu, H. J., Holloway, J. D., Benedick, S., Chey, V. K., y Thomas, C. D. (2011). Asymmetric boundary shifts of tropical montane Lepidoptera over four decades of climate warming. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 34–45. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00594.x>.
- Colwell R.K. (2005). EstimateS, Version 7.5: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Available from <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Colwell, R.K. y Lees, D.C. (2000). The mid-domain effect: Geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 70–76.
- CONABIO 2020. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Naturalista. Disponible: <http://www.naturalista.mx/taxa/search?utf8=%E2%9C%93&q=marpissa+pikei> (consultado 18-11-2021).
- Corcos, D., Cerretti, P., Mei, M., Vigna Taglianti, A., Paniccia, D., Santoiemma, G., De Biase, A., y Marini, L. (2018). Predator and parasitoid insects along elevational gradients: role of temperature and habitat diversity. *Oecologia*, 188(1), 193–202. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4169-4>.
- Cornelissen, T., y Stiling, P. (2005). Perfect is best: Low leaf fluctuating asymmetry reduces herbivory by leaf miners. *Oecologia*, 142(1), 46–56. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1724-y>.
- Crawley, MJ; Johnston, A. E.; Silvertown, J.; Dodd, M.; Mazancourt, C., MS; Henman, D. F.; Edwards, GR (2005). Determinantes de la riqueza de especies en el experimento Park Grass. *The American Naturalist*, 165(2), 179–192. doi:10.1086/427270.
- Cuevas-Reyes P, Canché-Delgado A, Maldonado-López Y, Fernandes GW, Oyama K, González-Rodríguez A (2018b). Patterns of herbivory and leaf morphology in two Mexican hybrid oak complexes: Importance of fluctuating asymmetry as indicator of environmental stress in hybrid plants. *Ecological Indicators*, 90, 164-170.
- Dahlhoff, E. P., Dahlhoff, V. C., Grainger, C. A., Zavala, N. A., Otepola-Bello, D., Sargent, B. A., Roberts, K. T., Heidl, S. J., Smiley, J. T., y Rank, N. E. (2019). Getting chased up the mountain: High elevation may limit performance and fitness characters in a montane insect. *Functional Ecology*, 33(5), 809–818. <https://doi.org/10.1111/1365->

2435.13286.

- Delmas, E., Besson, M., Brice, M. H., Burkle, L. A., Dalla Riva, G. V., Fortin, M. J., y Poisot, T. (2019). Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, 94(1), 16-36.
- Denno, R. F., y McClure, M. S. (2012). Variable plants and herbivores in natural and managed systems. New York, NY: Academic Press.
- Ding, Y., Zang, R., Letcher, S. G., Liu, S. y He, H. (2012). Disturbance regime change de trait distribution, phylogenetic structure and community assembly of tropical rain forest. *Oikos*, 121, 1263–1270.
- Dianzinga, N. T., Moutoussamy, M. L., Sadeyen, J., Ravaomanarivo, L. H. R., y Frago, E. (2020). The interacting effect of habitat amount, habitat diversity and fragmentation on insect diversity along elevational gradients. *Journal of Biogeography*, 47(11), 2377–2391. <https://doi.org/10.1111/jbi.13959>.
- Emerson, B. C., Salces-Castellano, A., y Arribas, P. (2019). Dispersal limitation: Evolutionary origins and consequences in arthropods. *Molecular Ecology*, 28(13), 3137–3140. <https://doi.org/10.1111/mec.15152>.
- Erwin, T.I. (2001). Forest canopies, animal diversity. En Academic Press (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity Vol. 3*. Academic Press. Pp: 19-25.
- Fernandez-Conradi, P., Mocellin, L., Defosse, E., y Rasmann, S. (2020). Seasonal changes in arthropod diversity patterns along an Alpine elevation gradient. *Ecological Entomology*, 45(5), 1035–1043. <https://doi.org/10.1111/een.12881>.
- Forbes, R. J., Watson, S. J., y Steinbauer, M. J. (2017). Multiple plant traits influence community composition of insect herbivores: A comparison of two understorey shrubs. *Arthropod-Plant Interactions*, 11, 889–899. <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9545-1>.
- Galmán, A., Abdala-Roberts, L., Zhang, S., Berny-Mier y Teran, J. C., Rasmann, S., y Moreira, X. (2017). A global analysis of elevational gradients in leaf herbivory and its underlying drivers: Effects of plant growth form, leaf habit and climatic correlates. *Journal of Ecology*, 106(1), 413-421.
- Galmán, A. (2020). *Elevational Gradients in Oak Defences and Herbivory*.
- Gough, L., Osenberg, C. W., Gross, K. L., & Collins, S. L. (2000). Fertilization effects on species density and primary productivity in herbaceous plant communities. *Oikos*, 89(3), 428-439.
- Hamilton AJ, Novotny V, WEK, Bassett Y, Benke KK, Grimbacher PS, Samuelson GA, Weiblen GD, Yen JDL, Stork NE, Weiblen GD, Yen JDL (2013) Estimating global arthropod species richness: refining probabilistic models using probability bounds analysis. *Oecologia* 171:357–365.
- Hernández-Calderón E, González-Rodríguez A, Méndez-Alonso 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: 208–213.
- Harrison, J. G., Philbin, C. S., Gompert, Z., Forister, G. W., Hernandez-Espinoza, L., Sullivan, B. W., Wallace, I. S., Beltran, L., Dodson, C. D., Francis, J. S., Schlageter, A., Shelef, O., Yoon, S. A., y Forister, M. L. (2018). Deconstruction of a plant-arthropod community reveals influential plant traits with nonlinear effects on arthropod assemblages. *Functional Ecology*, 32(5), 1317–1328. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13060>.
- Hill, J. K., Griffiths, H. M., y Thomas, C. D. (2011). Climate change and evolutionary adaptations at species' range margins. *Annual review of entomology*, 56, 143-159.
- Hodkinson, I. D. (2005). Terrestrial insects along elevation gradients: Species and community responses to altitude. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 80(3), 489–513. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006767>.
- Jiménez-Noriega, MX. 2014. Variaciones morfo-anatómicas de seis especies a lo largo de un gradiente altitudinal en el Cerro Tláloc, Estado de México. Tesis Mag. Sc. Texcoco, MX, Colegio de Postgraduados. 82 p.
- Joern, A., Provin, T. y Behmer, S.T. (2012) Not just the usual suspects: insect herbivore populations and communities are associated with multiple plant nutrients. *Ecology*, 93, 1002-1015.
- Kissling, W. D., Field, R., y Böhning-Gaese, K. (2008). Spatial patterns of woody plant and bird diversity: functional relationships or environmental effects?. *Global Ecology and biogeography*, 17(3), 327-339.
- Kos, M., Bukovinsky, T., Mulder, P. P. J., y Bezemer, T. M. (2015). Disentangling above- and belowground neighbor effects on the growth, chemistry, and arthropod community on a focal plant. *Ecology*, 96, 164–175. doi:10.1890/14- 0563.1.
- Kostenko, O., Lammers, M., Grootemaat, S., Kroon, T., Harvey, J. A., Van Geem, M., y Bezemer, T. M. (2015). Effects of plant diversity and structural complexity on parasitoid behaviour in a field experiment. *Ecological Entomology*, 40, 748–758.
- Laws, A. N. (2017). Climate change effects on predator-prey interactions. *Current Opinion in Insect Science*, 23, 28–34. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.06.010>.
- Llorente-Bousquets, J., y Ocegueda, S. (2008). Estado del conocimiento de la biota. *Capital natural de México*, 1, 283-322.
- Loera-Padilla, F. J., E. C. López-Barboza, A. González-Rodríguez, y P. Cuevas-Reyes. (2015). Variación espacial de la comunidad de artrópodos del dosel asociados a *Quercus castanea* a lo largo de un gradiente de humedad. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Entomología* 1:47-52.

- Lohbeck M, Poorter L, Lebrija-Trejos E, Martínez-Ramos M, Meave JA, Paz H, Pérez-García EA, Romero-Pérez EI, Tauro A, Bongers F (2013) Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* 94:1211–1216.
- Lu, X., Zhao, X., Tachibana, T., Uchida, K., Sasaki, T., y Bai, Y. (2020). Plant quantity and quality regulate the diversity of arthropod communities in a semi-arid grassland. *Functional Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13742>.
- MacLean, H. J., Higgins, J. K., Buckley, L. B., y Kingsolver, J. G. (2016). Geographic divergence in upper thermal limits across insect life stages: does behavior matter?. *Oecologia*, 181(1), 107-114.
- Maldonado-López, Y., Vaca-Sánchez, M. S., González-Rodríguez, A., Oyama, K., López-Barbosa, E., Fagundes, M., y Cuevas-Reyes, P. (2018). Hybridization increases canopy arthropod diversity in the *Quercus affinis* × *Quercus laurina* complex. *Journal of Insect Conservation*, 22(5), 781-793.
- Maleque, M. A., Maeto, K., & Ishii, H. T. (2009). Arthropods as bioindicators of sustainable forest management, with a focus on plantation forests. *Applied entomology and zoology*, 44(1), 1-11.
- Mantoni, C., Di Musciano, M., y Fattorini, S. (2020). Use of microarthropods to evaluate the impact of fire on soil biological quality. *Journal of Environmental Management*, 266, 110624.
- Martínez, F. J. (2018). Ensamblajes de artrópodos asociados a arbustos nativos del noreste de la Patagonia: su relación con la complejidad estructural de la vegetación y el pastoreo ovino (Doctoral dissertation, Universidad Nacional de La Plata).
- McCain CM (2009) Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography* 18: 346–360.
- McCain, C. M., y Grytnes, J.-A. (2010). Elevational Gradients in Species Richness. *Encyclopedia of Life Sciences*, 1–10. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0022548>.
- McCain, C.M. y Grytnes, J.-A. (2010) Elevational gradients in species richness. *Encyclopedia of Life Sciences*, a0022548. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, UK.
- Medianero, E., Paniagua C., M., y Castaño-Meneses, G. (2010). Comparación temporal de la riqueza y composición de insectos inductores de agallas en el dosel de un bosque tropical. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81(002), 465–472. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2010.002.236>.
- Mediavilla, S., Babiano, J., Martínez-Ortega, M., y Escudero, A. (2018). Ontogenetic changes in anti-herbivore defensive traits in leaves of four Mediterranean co-occurring *Quercus* species. *Ecological research*, 33(6), 1093-1102.
- Méndez-Sólorzano, M. I. (2018). Cambios en los atributos funcionales foliares de encinos y su relación con los patrones de herbivoría a lo largo de un gradiente altitudinal en el

volcán de Tequila, Jalisco.[Tesis de Maestría, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo]. Repositorio Institucional de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

- Molina-Montenegro, M. A., y Cavieres, L. A. (2010). Variación altitudinal de los atributos morfo-fisiológicos en dos especies de plantas alto-andinas y sus implicancias contra la fotoinhibición. *Gayana - Botanica*, 67(1), 1–11. <https://doi.org/10.4067/s0717-66432010000100001>.
- Mraja A, Unsicker SB, Reichelt M, Gershenzon J, Roscher C. 2011. Plant community diversity influences allocation to direct chemical defence in *Plantago lanceolata*. *PLoS ONE*: e28055.
- Muiruri, E. W., Barantal, S., Iason, G. R., Salminen, J. P., Perez-Fernandez, E., y Koricheva, J. (2019). Forest diversity effects on insect herbivores: do leaf traits matter? *New Phytologist*, 221(4), 2250–2260. <https://doi.org/10.1111/nph.15558>.
- Nakamura, A., Kitching, R. L., Cao, M., Creedy, T. J., Fayle, T. M., Freiberg, M., y Ashton, L. A. (2017). Forests and their canopies: achievements and horizons in canopy science. *Trends in ecology & evolution*, 32(6), 438–451.
- Nixon, K. C. (2006). Global and neotropical distribution and diversity of oak (genus *Quercus*) and oak forests. In *Ecology and conservation of neotropical montane oak forests* (pp. 3–13). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Njovu, H. K., Steffan-Dewenter, I., Gebert, F., Schellenberger Costa, D., Kleyer, M., Wagner, T., y Peters, M. K. (2021). Plant traits mediate the effects of climate on phytophagous beetle diversity on Mt. Kilimanjaro. *Ecology*, April 2021, 0–2. <https://doi.org/10.1002/ecy.3521>.
- O'Brien, M. J., Brezzi, M., Schuldt, A., Zhang, J.-Y., Ma, K., Schmid, B., y Niklaus, P. A. (2017). Tree diversity drives diversity of arthropod herbivores, but successional stage mediates detritivores. *Ecology and Evolution*, 7(21), 8753–8760. <https://doi.org/10.1002/ece3.3411>.
- Orjuela Parrado, R. L. (2019). Variación morfométrica de abejas africanizadas en un gradiente altitudinal de la Cordillera Oriental (Colombia).
- Osier TL, Hwang S, Lindroth RL (2000) Within-and between-year variation in early season phytochemistry of quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx.) clones. *Biochem Syst Ecol* 28:197–208.
- Ozanne, C. H. P., Anhuf, D., Boulter, S. L., Keller, H., Kitching, R. L., Körner, C., Meinzer, F. C., Mitchell, A. W., Nakashizuka, T., Silva Dias, P. L., Stork, N. E., Wright, S. J., y Yoshimura, M. (2003). Biodiversity meets the atmosphere: A global view of forest canopies. *Science*, 301(5630), 183–186. <https://doi.org/10.1126/science.1084507>.
- Özkan, K., Jeppesen, E., Davidson, T.A., Sondergaard, M., Lauridsen, T.L., Bjerring, R., et al. (2014). Cross-taxon congruence in lake plankton largely independent of environmental gradients. *Ecology*, 95, 2736–2744.

- Peeters, P.J., Sanson, G. y Read, J. (2007) Leaf biomechanical properties and the densities of herbivorous insect guilds. *Functional Ecology*, 21, 246–255.
- Pérez-López G, González-Rodríguez A, Oyama K, Cuevas-Reyes P (2016) 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. *Biodiv. Conserv.* 25: 633-651.
- Pilar, F. C., Loïc, M., Emmanuel, D., y Sergio, R. (2020). Seasonal changes in arthropod diversity patterns along an Alpine elevation gradient. *Ecological Entomology*, 45(5), 1035–1043. <https://doi.org/10.1111/een.12881>.
- Rahbek, C. (2005) The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns: scale and species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8, 224–239.
- Ramos, C.S., Bellocq, M.I., Paris, C.I. y Filloy, J. (2018). Environmental drivers of ant species richness and composition across the Argentine Pampas grassland. *Austral Ecology*, 43, 424–434.
- Sanders, N. J. (2002). Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography*, 25(1), 25-32.
- Rana, N., Saleem, M., Majeed, W., Jalal, F., Ehsan, N., y Nargis, S. (2019). Diversity of arthropods regarding habitat specialty in agro-ecosystem of Faisalabad, Pakistan. *GSC Biological and Pharmaceutical Sciences*, 6(2), 001–008. <https://doi.org/10.30574/gscbps.2019.6.2.0008>.
- Sang, W. (2009). Plant diversity patterns and their relationships with soil and climatic factors along an altitudinal gradient in the middle Tianshan Mountain area, Xinjiang, China. *Ecological Research*, 24(2), 303-314.
- Sarmiento, Cadena, Sarmiento, Zapata & León. (2013). Aportes a la conservación estratégica de los páramos de Colombia. En Actualización de la cartografía de los complejos de páramo a escala 1:100.000. Bogotá, Colombia: Instituto de investigaciones biológicas Alexander von Humboldt.
- Schöb, C., Armas, C., Guler, M., Prieto, I., & Pugnarie, F. (2013). Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. *Journal of Ecology*, 101 (3), 753-672.
- Shelomi, M. (2012). Where are we now? Bergmann's rule sensu lato in insects. *The American Naturalist*, 180(4), 511-519.
- Spector, S., y Ayzama, S. (2003). Rapid Turnover and Edge Effects in Dung Beetle Assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian Neotropical Forest-Savanna Ecotone. *Biotropica*, 35(3), 394-404.
- Staines C. L., y Zamorano, L. (2012). Insecta Mundi. *Insecta Mundi*, 1775(0232), 1–6.
- Supriya, K., Moreau, C. S., Sam, K., y Price, T. D. (2019). Analysis of tropical and temperate

- elevational gradients in arthropod abundance. *Frontiers of Biogeography*, 11(2).
- Theocharis, A., Clément, C., y Barka, E. A. (2012). Physiological and molecular changes in plants grown at low temperatures. *Planta*, 235(6), 1091-1105.
- Tielens, E. K., y Gruner, D. S. (2020). Intraspecific variation in host plant traits mediates taxonomic and functional composition of local insect herbivore communities. *Ecological Entomology*, 45(6), 1382–1395. <https://doi.org/10.1111/een.12923>.
- Tomlinson, S., Webber, B. L., Bradshaw, S. D., Dixon, K. W., y Renton, M. (2018). Incorporating biophysical ecology into high-resolution restoration targets: insect pollinator habitat suitability models. *Restoration Ecology*, 26(2), 338–347. <https://doi.org/10.1111/rec.12561>.
- Tovar-Sánchez, E., Cano-Santana, Z., & Oyama, K. (2004). Canopy arthropod communities on Mexican oaks at sites with different disturbance regimes. *Biological Conservation*, 115(1), 79-87.
- Tovar-Sanchez, E. (2009). Canopy arthropods community within and among oak species in central Mexico. *Current Zoology*, 55(2), 132-144.
- Triplehorn, C., y Jhonson, N. (2005). *Abbreviations Used in the Figures*.
- Vaca-Sánchez, M. S., González-Rodríguez, A., Maldonado-López, Y., Oyama, K., de Faria, M. L., Fagundes, M., y Cuevas-Reyes, P. (2021). Genetic and functional leaf traits variability of *Quercus laurina* along an oak diversity gradient in Mexico. *European Journal of Forest Research*, 140(5), 1211–1225. <https://doi.org/10.1007/s10342-021-01401-z>.
- Valencia-A., S. (2004). Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Botanical Sciences*, 53(75), 33. <https://doi.org/10.17129/botsci.1692>.
- Valencia-Cuevas, L., y Tovar-Sánchez, E. (2015). Oak Canopy arthropod communities: Which factors shape its structure? *Revista Chilena de Historia Natural*, 88. <https://doi.org/10.1186/s40693-015-0045-3>.
- Vellend, M. (2017). *The Theory of Ecological Communities*. Princeton University Press, New Jersey.
- Grytnes, J. A., y Vetaas, O. R. (2002). Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. *The American Naturalist*, 159(3), 294-304.
- Werenkraut, V. y Ruggiero, A. (2010) Quality of basic data and method to identify shape affect richness–altitude relationships in meta- analysis. *Ecology*, 92, 253–260.
- Xu, X., Zhang, H., Zhang, D., Tian, W., Huang, H. A. I., y Ma, A. (2017). *HONGHE REGION RER.pdf*. 49(3), 1039–1048. <https://doi.org/10.5067/ASTER/ASTGTM.002>
- Yanoviak, S.P.; Walker, H.; Nadkarni, N.M. 2004. Arthropod assemblages in vegetative vs. humic portions of epiphyte mats in a neotropical cloud forest. *Pedobiologia*, 48:

10.ANEXOS

ANEXO 1. Listado taxonómico de artrópodos asociadas al dosel de encinos rojo encontrados en el gradiente altitudinal dentro del Volcán del Tequila, Jalisco.

ORDEN	FAMILIA	GRADIENTE ALTITUDINAL				
		<i>Q.gentryi</i>	<i>Q.castanea</i>	<i>Q.candicans</i>	<i>Q.laurina</i>	<i>Q.crassifolia</i>
Aranae	<i>Anyphaenidae</i>	1	0	0	3	0
	<i>Araneidae</i>	6	11	11	25	4
	<i>Nesticidae</i>	1	0	0	0	0
	<i>Pisauridae</i>	12	19	3	19	7
	<i>Salticidae</i>	1	13	9	6	7
	<i>Theridiidae</i>	0	0	0	0	1
	<i>Thomisidae</i>	5	0	0	6	2
	<i>Oxyopidae</i>	1	0	0	1	0
Blattodea	Blattidae	0	0	0	0	1
	<i>Battellidae</i>	1	0	0	0	0
Coleoptera	<i>Anthicidae</i>	3	2	5	0	0
	<i>Buprestidae</i>	0	1	0	0	0
	<i>Carabidae</i>	17	5	0	17	6
	<i>Cassidinae</i>	0	0	0	9	1
	<i>Chrysomelidae</i>	53	4	5	812	46
	<i>Coccinellidae</i>	107	20	3	24	4
	<i>Cucujidae</i>	13	3	2	14	1
	<i>Curculionidae</i>	40	13	4	2299	63
	<i>Curtonotidae</i>	0	0	0	1	0
	<i>Erotylidae</i>	0	0	0	0	1
	<i>Heteroceridae</i>	0	0	0	1	0
	<i>Latridiidae</i>	31	14	5	2	0
	<i>Leiodidae</i>	0	1	0	4	0
	<i>Lycidae</i>	0	0	0	1	0
	<i>Melyridae</i>	0	0	0	1	0
	<i>Nitidulidae</i>	2	3	2	9	1
	<i>Phlaeothripidae</i>	0	0	1	0	0
	<i>Scolytinae</i>	0	0	1	0	0
	<i>Silvanidae</i>	0	0	0	0	8
	<i>Staphylinidae</i>	42	21	19	181	16
Collembola	<i>Entomobryidae</i>	4	20	33	0	0

Dermaptera	<i>Forficulidae</i>	0	0	0	1	0
Diptera	<i>Calliphoridae</i>	1	0	0	0	0
	<i>Ceccidomyidae</i>	0	0	0	1	0
	<i>Chloropidae</i>	2	2	0	123	2
	<i>Curtonotidae</i>	0	0	0	1	0
	<i>Dolichopodidae</i>	1	1	12	3	11
	<i>Empididae</i>	0	1	3	5	2
	<i>Ephydriidae</i>	0	0	0	13	1
	<i>Fanniidae</i>	1	0	0	1	0
	<i>Mycetophilidae</i>	0	0	0	2	1
	<i>Phoridae</i>	6	6	13	47	8
	<i>Pinpunculidae</i>	0	2	0	0	0
	<i>Platygasteridae</i>	1	0	0	0	0
	<i>Psilidae</i>	0	0	0	2	0
	<i>Sciaridae</i>	15	10	5	28	7
	<i>Sphaeroceridae</i>	0	0	0	2	0
Hemiptera	<i>Achilidae</i>	6	1	3	1	0
	<i>Anthocoridae</i>	27	16	3	22	3
	<i>aphididae</i>	9	0	0	0	0
	<i>Cicadellidae</i>	2	9	6	50	30
	<i>Coreidae</i>	0	8	7	12	3
	<i>Cynidae</i>	0	0	0	0	1
	<i>Eulophidae</i>	0	0	0	15	0
	<i>Fulgoridae</i>	0	0	0	7	0
	<i>Hydrometridae</i>	0	0	0	2	2
	<i>Kermesidae</i>	0	0	0	1	0
	<i>Largidae</i>	6	1	0	3	4
	<i>Lygaeidae</i>	27	71	25	4	1
	<i>Membracidae</i>	3	2	0	40	3
	<i>Miridae</i>	4	5	1	11	6
	<i>Nabidae</i>	0	0	0	4	4
	<i>Pachygronthidae</i>	0	0	0	93	13
	<i>Pentatomidae</i>	0	1	0	109	19
	<i>Reduviidae</i>	0	0	0	4	1
	<i>Rhyparochromidae</i>	0	0	0	1	0
	<i>Scutelleridae</i>	0	0	0	0	1
	<i>Tingidae</i>	2	0	1	70	9
Hymenoptera	<i>Megaspilidae</i>	0	0	0	1	0
	<i>Bethylidae</i>	2	0	0	0	0
	<i>Braconidae</i>	7	10	3	115	7

	<i>Ceraphronidae</i>	0	1	0	1	0
	<i>Chalcididae</i>	0	0	0	1	0
	<i>Cynipidae</i>	0	1	0	2	0
	<i>Diapriidae</i>	1	0	0	14	0
	<i>Encyrtidae</i>	4	3	0	31	0
	<i>Eulophidae</i>	6	8	6	1393	10
	<i>Eupelmidae</i>	3	0	0	0	0
	<i>Fijitidae</i>	0	0	0	4	0
	<i>Formicidae</i>	122	16	21	4	4
	<i>Halictidae</i>	0	0	0	1	0
	<i>Ichneumonidae</i>	0	3	0	42	1
	<i>Megaspilidae</i>	0	1	0	3	0
	<i>Mycetophilidae</i>	0	0	0	1	0
	<i>Mymaridae</i>	0	0	0	5	0
	<i>Ormyridae</i>	0	0	0	5	0
	<i>Phylloxeridae</i>	0	0	2	0	0
	<i>Platygastridae</i>	1	3	11	1589	32
	<i>Pompilidae</i>	1	0	0	0	0
	<i>Proctotrupidae</i>	1	0	0	1	0
	<i>Pteromalidae</i>	2	1	0	3	0
	<i>Scelionidae</i>	0	7	1	366	19
	<i>Sciaridae</i>	0	0	0	2	0
	<i>Sphecidae</i>	0	1	0	0	0
	<i>Symphya</i>	4	2	0	2	0
	<i>Torymidae</i>	0	0	0	37	0
	<i>Vespidae</i>	0	0	0	1	1
Lepidoptera	<i>Arctiidae</i>	0	19	2	2	2
	<i>Artctiidae</i>	0	24	1	0	0
	<i>Cucujidae</i>	0	0	1	0	0
	<i>Geometridae</i>	3	3	22	20	0
	<i>Heteroceridae</i>	0	1	0	0	0
	<i>Megalphygidae</i>	0	0	0	0	1
	<i>Noctuidae</i>	0	1	0	2	0
	<i>Tortricidae</i>	0	0	0	3	0
Mantodea	<i>Mantidae</i>	1	0	0	0	0
Neuroptera	<i>Coniopterygidae</i>	0	0	0	1	0
	<i>Hemerobiidae</i>	0	0	4	5	0
Ortoptera	<i>Acrididae</i>	0	0	0	0	2
	<i>Tetrigidae</i>	0	0	1	6	3
Psocoptera	<i>Mesopsocidae</i>	0	2	12	0	0

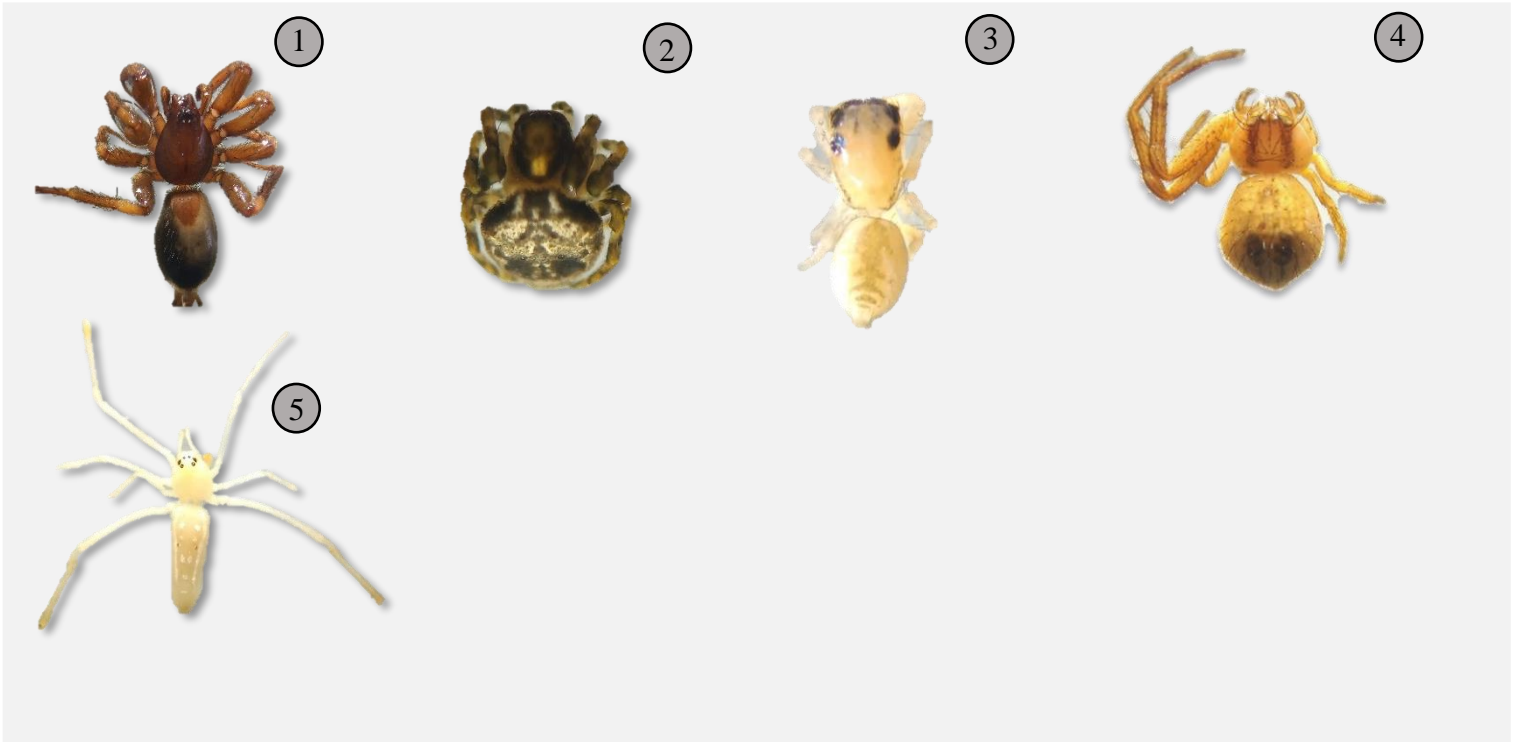
	<i>Philotarsidae</i>	0	0	3	0	0
	<i>Psocidae</i>	2	0	1	0	0
	<i>Stenopsocidae</i>	0	0	0	28	0
Thysanoptera	<i>Phlaeothripidae</i>	2	17	43	3	1
	<i>Thripidae</i>	1	18	9	1	0

ANEXO 2. Gremio trófico asignado a cada una de las familias de artrópodos del dosel de encinos rojos dentro del Volcán de Tequila, Jalisco.

GREMIO	ORDEN	FAMILIA
DEPREDADOR	Araneae	Anyphaenidae, Araneidae, Nesticidae, Oxyopidae, Pisauridae, Salticidae, Thomisidae.
	Coleoptera	Carabidae, Chrysomelidae, Coccinellidae, Cucujidae, Staphylinidae.
	Diptera	Dolichopodidae, Empididae.
	Hemiptera	Anthocoridae, Hemerobiidae, Nabidae, Pachygronthidae, Reduviidae, Rhyparochromidae.
	Lepidoptera	Arctiidae.
FITÓFAGO	Neuroptera	Coniopterygidae, Hemerobiidae.
	Coleoptera	Buprestidae, Carabidae, Cassidinae, Chrysomelidae, Coccinellidae, Erotylidae, Scolytinae, Scutelleridae.
	Dermaptera	Forficulidae.
	Diptera	Chloropidae, Sciaridae.
	Hemiptera	Achilidae, Anthicidae, Aphididae, Cicadellidae, Coreidae, Fulgoridae, Hydrometridae, Kermesidae, Largidae, Lycidae, Lygaeidae, Membracidae, Miridae, Pentatomidae, Phylloxeridae, Scutelleridae, Tingidae.
	Lepidoptera	Arctiidae, Geometridae, Heteroceridae, Noctuidae.
PARASITOIDE	Thysanoptera	Phaenocarpa.
	Hymenoptera	Braconidae, Ceraphronidae, Chalcididae, Cynipidae, Encyrtidae, Eulophidae, Eupelmidae, Figitidae, Ichneumonidae, Megaspilidae, Mymaridae, Pachygronthidae, Platygasteridae, Pompilidae, Prototrupididae, Pteromalidae, Scelionidae, Sphecidae.
SAPRÓFAGO	Blattodea	Blattellidae, Blattidae.
	Coleoptera	Cassidinae, Latridiidae, Leiodidae, Nitidulidae.
	Diptera	Calliphoridae, Ephydriidae, Fanniidae, Mycetophilidae, Phoridae, Pinunculiidae, Psilidae, Sphaeroceridae.

ANEXO 3. Morfoespecies de artrópodos asociadas al dosel de encinos rojo presentes en el Volcán de Tequila, Jalisco.

3.1. ARANEAE



1. Anyphaenidae; 2. Araneidae; 3. Salticidae; 4. Thomisidae; 5. Oxyopidae.

3.2 BLATTODEA



1. Blattellidae.

3.3 COLEOPTERA







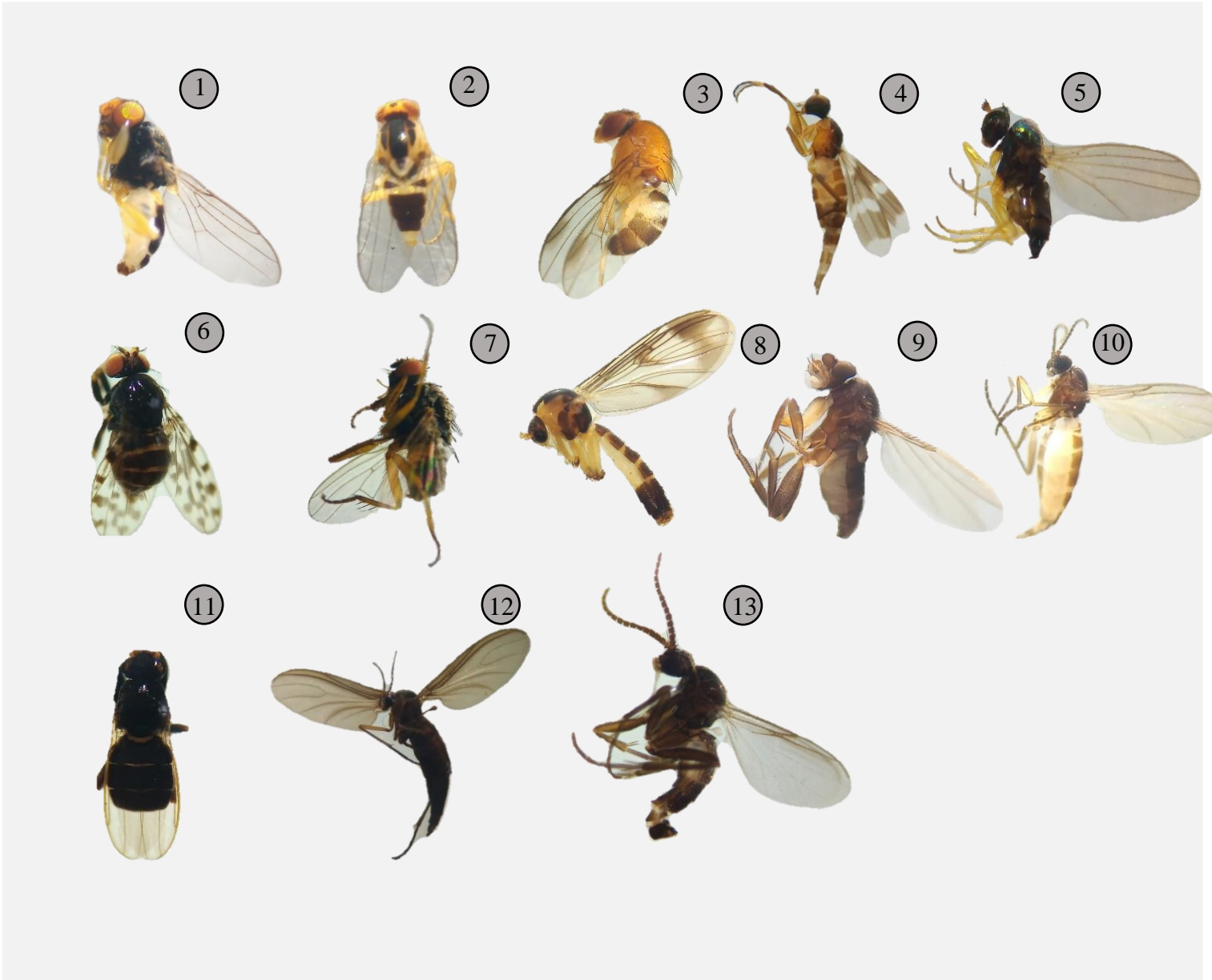
1. Anthicidae; 2-7. Carabidae; 8-9. Cassidinae; 10-17. Chrysomelidae; 19-21. Coccinellidae; 22-23. Cucujidae; 24-31. Curculionidae; 32. Lycidae; 33-38. Nitidulidae; 39. Phleothripidae; 40-44. Staphylinidae.

3.4 DERMAPTERA



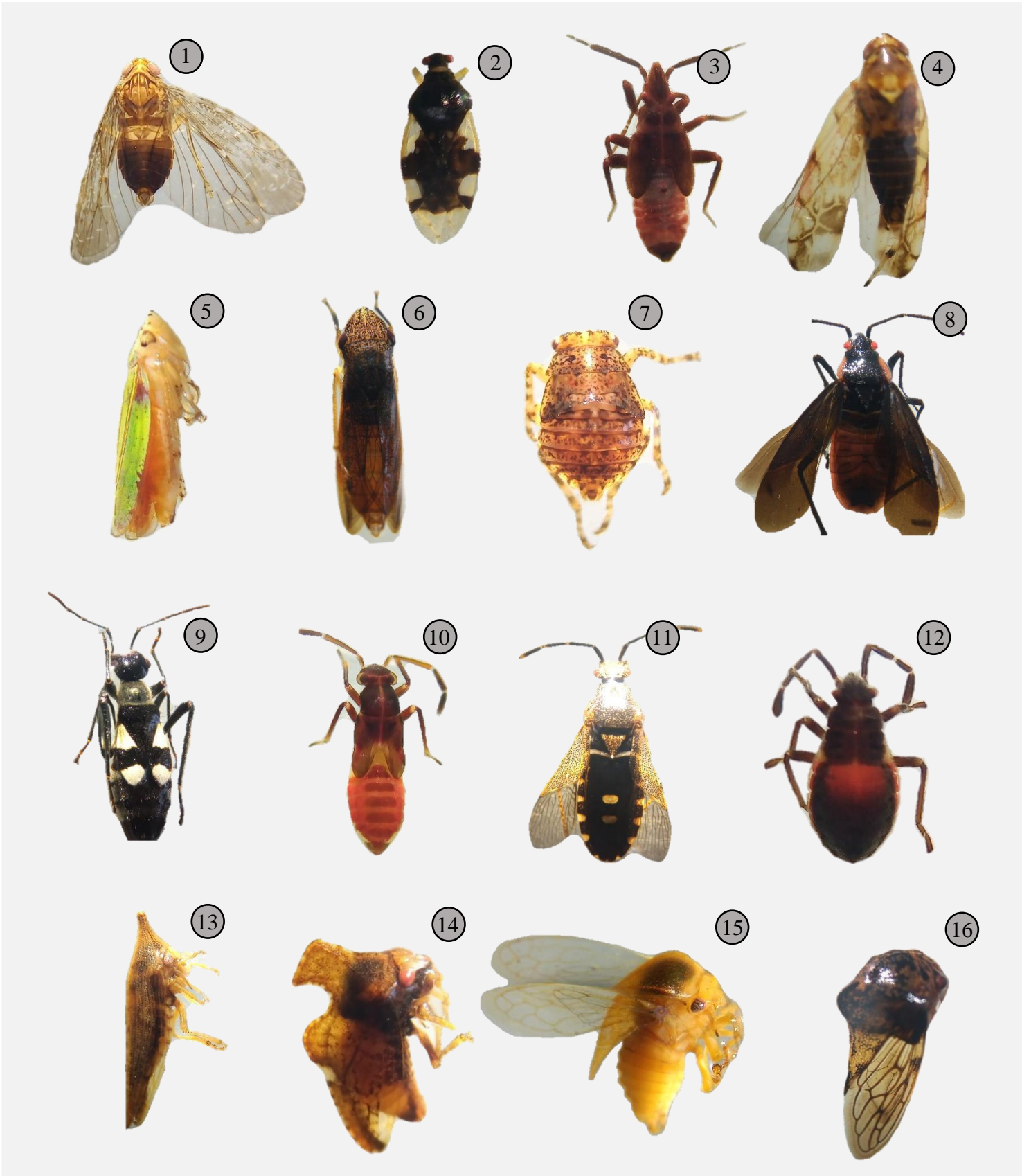
1. Forficulidae.

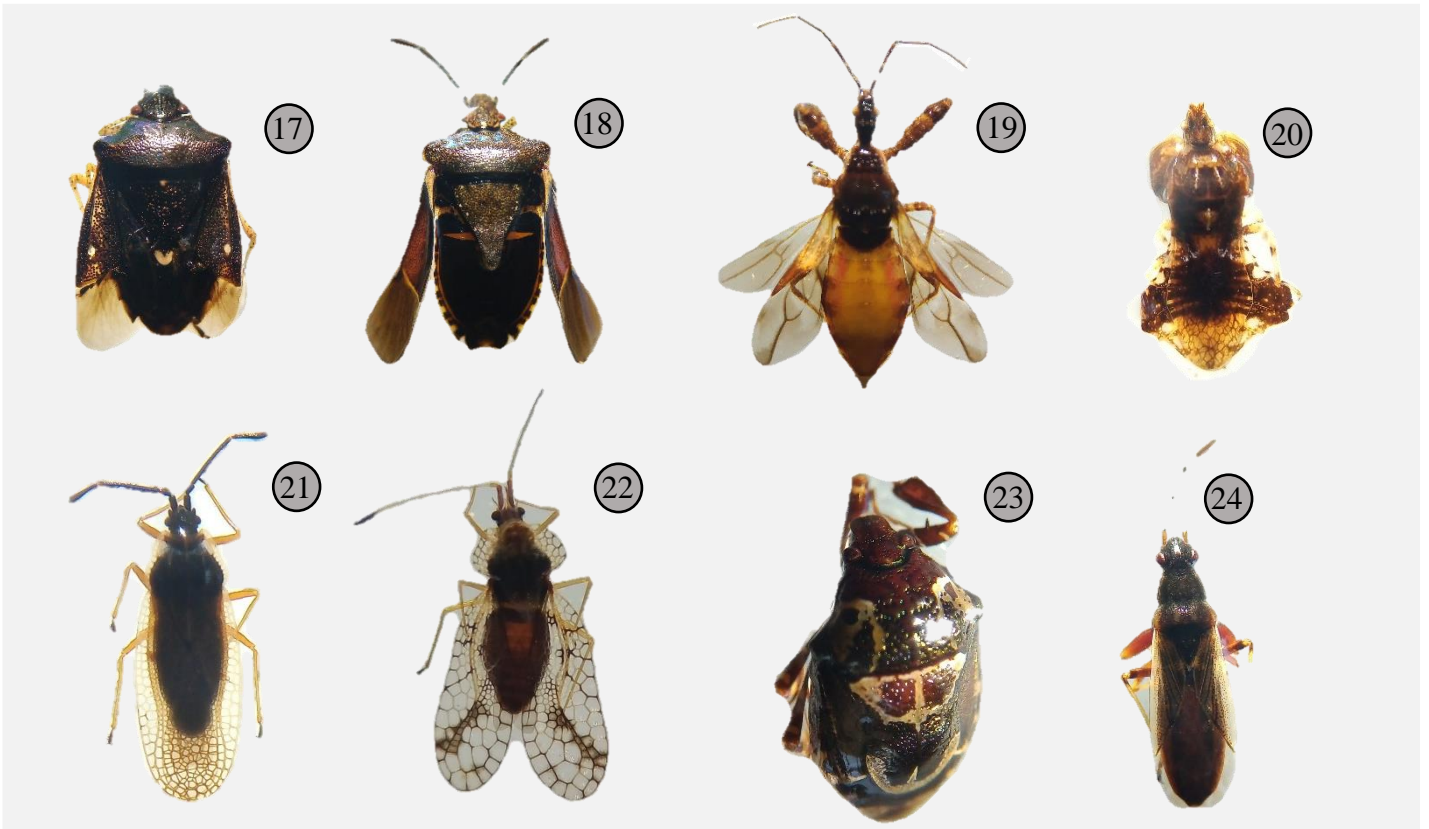
3.5 DIPTERA



1-2. Chloropidae; 3. Curtonotidae ; 4. Empididae; 5. Dolichopodidae; 6. Ephydriidae; 7. Fanniidae;
8. Mycetophilidae; 9. Phoridae; 10. Sciaridae; 11. Psilidae; 12-13. Sciaridae.

3.6 HEMIPTERA

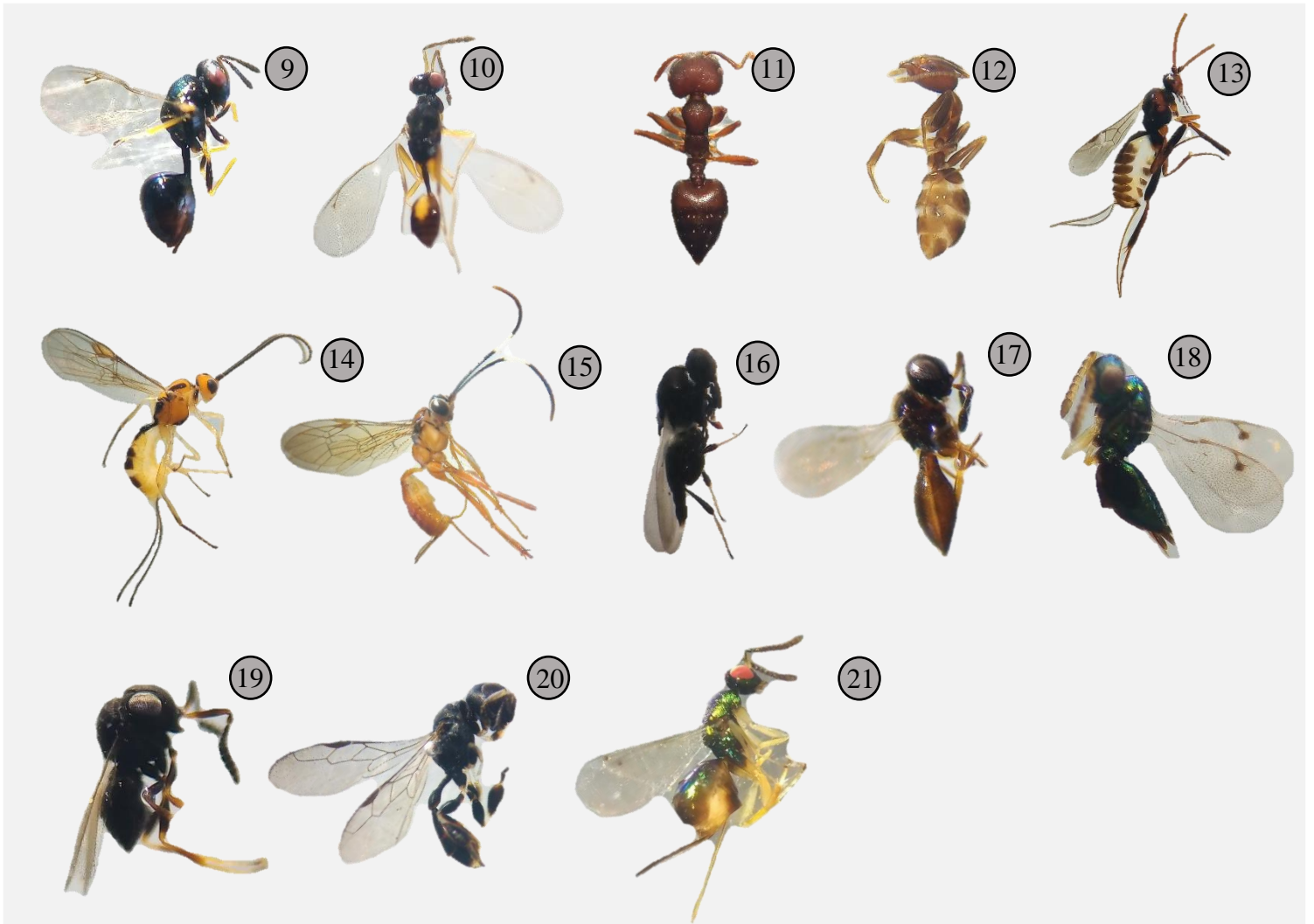




1. Achilidae; 2-3. Anthocoridae; 4-6. Cicadellidae; 7. Fulgoridae; 8.10. Largidae; 11-12. Lygaeidae; 13-16. Membracidae; 17-18. Pentatomidae; 19-20. Reduviidae; 21-22. Tingidae; 23. Scutelleridae, 24.Pachygrothidae .

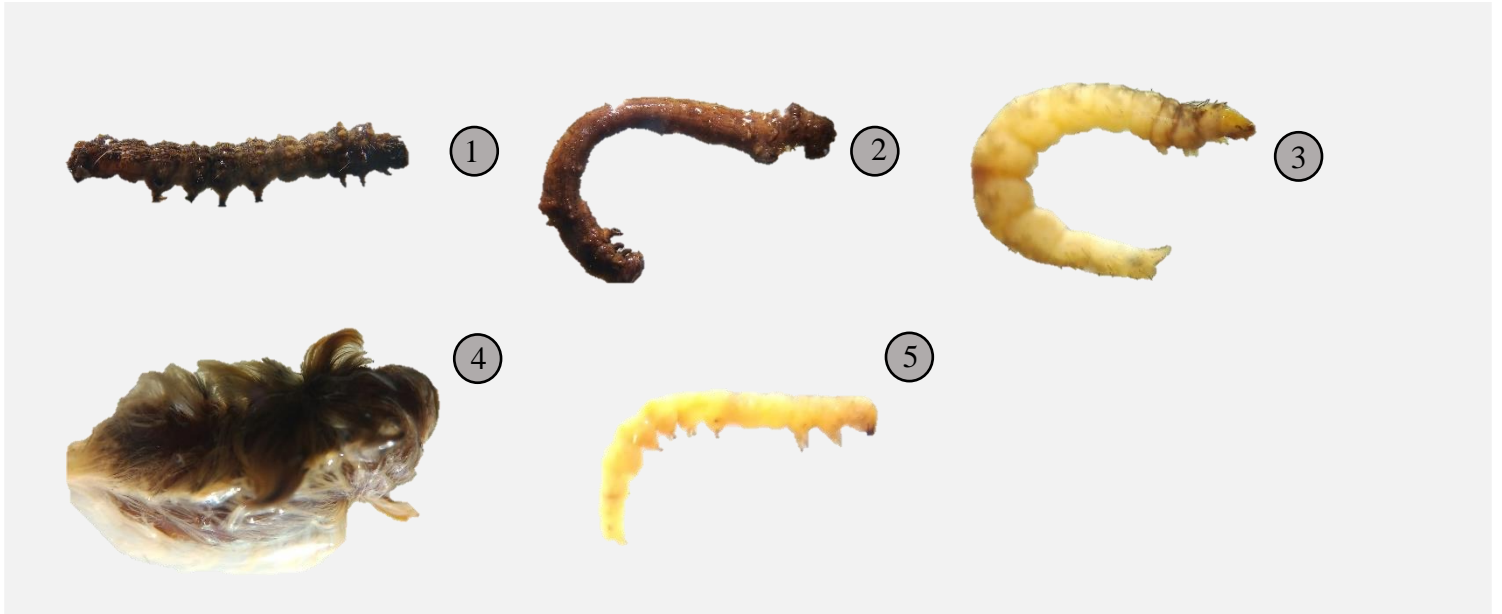
3.7 HYMENOPTERA





1-5. Braconidae; 6. Cynipidae; 7-10 Eulophidae; 11-12 Formicidae; 13-15 Ichneumonidae; 16-17 Platygasteridae; 18. Pteromalidae; 19. Scelionidae; 20. Sphecidae; 21. Torymidae.

3.8 LEPIDOPTERA



1. Arctiidae; 2. Geometridae; 3. Heteroceridae; 4. Megalphygidae; 5. Noctuidae.