



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

## FACULTAD DE CIENCIAS

Estructura de la comunidad de artrópodos asociados al  
dosel de Quercus rugosa y Q. laurina en el Parque  
Ecológico de la Ciudad de México.

# T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

**BIÓLOGO**

P R E S E N T A:

**Carlos Mario Ramírez Arias**

TUTOR:

Dr. Efraín Tovar Sánchez

2006





Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

División de Estudios Profesionales

**ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ**  
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:  
Estructura de la comunidad de artrópodos asociados al dosel de  
Quercus rugosa y Q. laurina en el Parque Ecológico de la Ciudad  
de México  
realizado por **Ramírez Arias Carlos Mario**

con número de cuenta 08433523-0 , quien cubrió los créditos de la licenciatura en  
Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Tutor (a) Dr. Efraín Tovar Sánchez

Propietario M. en C. Maricela Elena Vicencio Aguilar *Maricela E. Vicencio A.*

Propietario Biol. Ivette Ruiz Boijseauneau

Suplente Biol. Patricia Mussali Galante

Suplente Biol. María del Rocio Esteban Jiménez

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Ciudad Universitaria, D.F., a 7 de noviembre  
CONSEJO DEPARTAMENTAL DE BIOLOGÍA

del 2006

Dr. Zenón Cano Santana



## Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno Ramírez Arias Carlos Mario 56 18 81 09 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 084335230
2. Datos del tutor Dr. Efraín Tovar Sánchez
3. Datos del sinodal 1 M en C Maricela Elena Vicencio Aguilar
4. Datos del sinodal 2 Biol. Ivette Ruiz Boijseauneau
5. Datos del sinodal 3 Biol. Patricia Mussali Galante
6. Datos del sinodal 4 Biol. María del Rocío Esteban Jiménez
7. Datos del trabajo escrito Estructura de la comunidad de artrópodos asociados al dosel de <u>Quercus rugosa</u> y <u>Q. laurina</u> en el Parque Ecológico de la Ciudad de México 57 p 2006

## **DEDICATORIA**

Nunca es demasiado tarde, ni demasiado pronto. Mientras exista la capacidad de asombro y el deseo de seguir soñando, la vida continuará... Esto es por y para ustedes, quienes hacen mi vida día a día. Mi hija Tessa y mi compañera de toda la vida, mi esposa Juliana.

## **AGRADECIMIENTOS**

Mi más sincero y pleno agradecimiento al Dr. Efraín Tovar Sánchez, que confió en mí y me permitió llegar hasta aquí. De verdad muchas gracias.

A la Biol. Ivette Ruíz B., una amiga de muchos años y de muchas ganas por no dejarme atrás. No sabes lo mucho que me has ayudado siempre.

A la M. en C. Maricela Elena Vicencio Aguilar, por aportar sus conocimientos, su experiencia y su tiempo, pero sobretodo por brindarme su apoyo incondicional y amistad. Muchas gracias.

A los miembros del jurado por el tiempo dedicado a la revisión de mi trabajo y por las sugerencias hechas para enriquecerlo. Gracias Biol. Patricia Mussali Galante y a la Biol. Maria del Rocío Esteban Jiménez.

Al Biol. Jorge Moreno, que sin saberlo inició una serie de acontecimientos que culminan con este trabajo.

A mi familia; mi hermana, mi sobrino, quienes han formado parte de todo esto.

A mi madre, quién ha creído en mí siempre y me ha apoyado de todas las formas y medios. Muchas gracias.

## ÍNDICE

RESUMEN	6
I. INTRODUCCIÓN GENERAL	
A. Las comunidades de artrópodos y su estructura	8
B. Ecología del dosel	10
C. Factores que establecen las comunidades de artrópodos del dosel	12
D. Antecedentes	12
E. Los bosques templados de México	17
a. El bosque de <i>Quercus</i>	17
II. JUSTIFICACIÓN, OBJETIVOS E HIPÓTESIS	20
III. LOCALIDADES DE ESTUDIO	
A. El Valle de México	22
B. Parque Ecológico de la Ciudad de México	23
IV. SISTEMA DE ESTUDIO	
A. <i>Quercus rugosa</i> Née	24
B. <i>Quercus laurina</i> Humb. y Bonpl.	24
V. MATERIALES Y MÉTODOS	
A. Comunidad de artrópodos del dosel	26
B. Análisis estadístico	27
VI. RESULTADOS	
A. Composición de artrópodos asociados al dosel	30
B. Densidad de artrópodos asociados al dosel	33
C. Diversidad de artrópodos asociados al dosel	36
D. Abundancia de individuos por especie hospedera	36
E. Similitud entre taxas	37
VII. DISCUSIÓN	
A. Especies dominantes de artrópodos	40
B. Variación estacional y composición	42
C. Conservación de artrópodos	45
VIII. CONCLUSIONES	48
IX. LITERATURA CITADA	50

Ramírez-Arias. C. M. 2006. Estructura de la comunidad de artrópodos asociados al dosel de *Quercus laurina* y *Q. rugosa* en el Parque Ecológico de la Ciudad de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, U.N.A.M.

## RESUMEN

Los árboles conforman un modelo ideal para el estudio de ecología de comunidades; el dosel puede delimitarse fácilmente y éstos contienen el mayor porcentaje de organismos sobre la tierra, siendo el grupo dominante el de los artrópodos. México es considerado como el principal centro de diversificación del género *Quercus*, conteniendo el 90% de las 161 especies que existen en el continente americano, de las cuales 109 son consideradas endémicas. En México, *Quercus rugosa* y *Q. laurina* presentan una amplia distribución geográfica y sus árboles dominan el dosel de los bosques templados. En este estudio se examinó el efecto de la especie de encino sobre algunos parámetros de la comunidad (diversidad, composición, similitud, especies raras, y densidad) de artrópodos asociados al dosel. El dosel de 40 árboles individuales de encinos fue fumigado durante las estaciones de lluvia y sequía. En suma 614 taxa de artrópodos pertenecientes a 27 órdenes fueron colectados. El estatus taxonómico del árbol hospedero puede ser un importante parámetro en la estructura de la comunidad de artrópodos, y la estacionalidad (lluvias y sequía) no es un factor que pueda modificar su organización. Los árboles hospederos de *Q. rugosa* registraron el mayor índice de diversidad y número de especies raras en comparación con *Q. laurina*. Por su parte esta última especie, registro los mayores valores de densidad de artrópodos. En general las menores densidades se presentaron durante la estación de sequía. La proximidad geográfica del árbol hospedero de una especie de encino incrementa su similitud de artropodofauna del dosel. Este estudio sugiere que los árboles de *Q. rugosa* pueden actuar como centro de biodiversidad por la acumulación de artropodofauna con un considerable

número de especies raras, los cuales presentan un amplio número de papeles ecológicos o están involucrados en procesos críticos que mantienen a los ecosistemas boscosos.

## I. INTRODUCCIÓN GENERAL

### A. Las comunidades de artrópodos y su estructura

La comunidad es el conjunto de poblaciones de diferentes especies que interactúan en un mismo tiempo y espacio (Whittaker, 1975; Begon *et al.*, 1996). La importancia de los estudios de comunidades se haya en la búsqueda de los factores que describan la variación espacial y temporal de la riqueza de especies y abundancia de los organismos. Para revelar los procesos que ocurren en las comunidades naturales es necesario hacer comparaciones entre ellas (Roughgarden y Diamond, 1986). Actualmente se han propuesto dos teorías que explican la naturaleza de la comunidad. La primera, conocida como la teoría del *superorganismo* propuesta por Clemens y Tansley, sugieren que las comunidades son unidades con límites definidos, compuesta de especies recurrentes y semejantes que tienden a la estabilidad dinámica después de un disturbio (Whittaker, 1975; Krebs, 1985). Por su parte, Gleason propone la teoría *individualista*, argumentando que la comunidad es un conjunto de especies con los mismos requerimientos ambientales y que los límites de una comunidad son indefinidos pues existe un gradiente continuo en el tiempo y espacio (Whittaker, 1975; Krebs, 1985).

Por lo general, los estudios sobre la naturaleza de la comunidad se han abordado analizado la composición y la estructura; la primera, es el listado de especies de la comunidad (Begon *et al.*, 1996) y la estructura son todas aquellas propiedades que describen a la comunidad (Diamond y Case, 1986) en particular, el número de especies y las abundancias relativas de cada una de ellas. La *membresía limitada* ha sido propuesta como una posible explicación de la existencia de la estructura de la comunidad (Elton, 1927 en Diamond y Case, 1986), esto es, la posibilidad de que ciertas especies sólo estén presentes en unas comunidades particulares y no en otras. Lo

parámetros que describen la membresía limitada son: (i) el ambiente físico, (ii) la dispersión y (iii) la interacción de especies (Roughgarden y Diamond, 1986). El ambiente físico determina que la distribución de las especies sea restringida. Por otro lado, las limitaciones en la dispersión explican porqué los insectos herbívoros no coexisten con las plantas que le son apetecibles. En este sentido, el éxito frecuente de las especies introducidas por el hombre prueba que la membresía limitada en tales casos se debe a las barreras de dispersión y no a la falta de adaptación a un ambiente físico particular (Roughgarden y Diamond, 1986). Por último, se ha sugerido que las causas que restringen a la membresía limitada son las interacciones, en particular la competencia y la depredación (Roughgarden y Diamond, 1986).

Las propiedades que permiten evaluar la estructura de la comunidad son: (i) las relaciones de abundancia relativa de las especies (May y Leonard, 1975), (ii) las correlaciones entre el tamaño corporal y la abundancia relativa (Schoener y Janzen, 1968), (iii) los patrones de alimentación (Briand, 1983), (iv) la amplitud de distribución espacial de las especies (Karr y James, 1975), y (v) la diversidad a nivel de especies (Simpson, 1969).

Los artrópodos conforman un sistema complejo de estudio por su elevada riqueza de especies y su abundancia relativa. El Phylum Arthropoda es considerado el grupo más diverso del reino animal, conteniendo el 65% de las 1.7 millones de especies vivas (Kim, 1993). Por su parte, Erwin (1988) sugiere que el número de especies de insectos podría situarse en un punto desconocido entre los 30 y 50 millones. Lo anterior sugiere, que cuando se habla de extinción de especies y pérdida de diversidad, se está refiriendo en buena proporción a artrópodos.

Los artrópodos representan un elemento importante de los ecosistemas terrestres, debido al papel ecológico que juegan, pudiendo actuar como depredadores, polinizadores, parásitos y recicladores de nutrientes y materia orgánica (Samways, 1994).

La estructura de la comunidad de artrópodos puede analizarse de tres maneras: (i) evaluando las interacciones, principalmente competencia y depredación (Morse *et al.*, 1988; Bassett y Kitching, 1991), (ii) analizando la relación entre la diversidad y el tamaño corporal (Morse *et al.*, 1988; Bassett y Kitching, 1991), y (iii) estudiando los gremios que componen a la comunidad (Stork, 1987).

## **B. Ecología del dosel**

El dosel se define como la capa superior de un bosque, el cual está formado por estratos de hojas, ramas de los árboles y epífitas (Lowman y Wittman, 1996). El dosel de los bosques representa la mayor biomasa y el mayor volumen fotosintéticamente activo de follaje (Lowman y Wittman, 1996). Las comunidades de la artrópodofauna del dosel están conformadas por los organismos que están asociados a las plantas epífitas (Palacios-Vargas, 1981; Murillo *et al.*, 1983), las ramas y el follaje (Basset *et al.*, 1992) y la materia orgánica muerta (Nadkarni y Longino, 1990). Los árboles representan un sistema ideal, para el estudio de las comunidades de la artrópodofauna asociada al dosel, ya que puede definirse y delimitarse fácilmente (Moran y Southwood, 1982).

Los estudios sobre el dosel se han visto afectados por la complejidad espacial y temporal del hábitat (Lowman y Wittman, 1996), que incluyen: (i) el uso diferencial del espacio dentro de la copa de los árboles por los organismos que lo habitan, (ii) la heterogeneidad del sustrato, (iii) la variabilidad en las clases de edad de las hojas del dosel, (iv) la variabilidad del microclima en la interfase atmósfera-dosel, y (v) la alta diversidad de organismos que provoca que muchas especies continúen sin nombrarse o descubrirse.

Los árboles individuales y las poblaciones de plantas pueden ser tratadas como “islas” de colonización por los artrópodos, por lo que, se puede aplicar la teoría de Biogeografía de Islas

propuesta por Mac Arthur y Wilson (1967), donde se ha registrado una relación directa entre el número de especies y el área de una isla, por lo cual de manera análoga, las plantas con una amplia distribución geográfica contienen más especies de artrópodos que aquellas especies con una distribución más restringida (Lawton, 1982).

El estudio de las comunidades de artrópodos asociados al dosel de los árboles se incrementó durante los ochentas con el uso de la técnica de fumigación con insecticida (Erwin, 1983), lo cual ha hecho posible la rápida colecta sistemática de artrópodos del dosel (Erwin, 1983; Adis *et al.*, 1984; Stork, 1987; Morse *et al.*, 1988; Tovar-Sánchez *et al.*, 2003; Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a). La técnica de fumigación de dosel ha sido efectiva para evaluar la artropodofauna asociada a los árboles de diferentes tipos de bosques (i.e., Tovar-Sánchez *et al.*, 2003), de diferentes especies (i.e., Tovar-Sánchez *et al.*, 2003), conocer la variación temporal de los artrópodos (i.e., Tovar-Sánchez *et al.*, 2003; Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a), así como conocer el efecto de la hibridación natural sobre los artrópodos (Tovar-Sánchez y Oyama, 2006b).

El dosel de los bosques se ha caracterizado por contener una elevada biodiversidad y abundancia relativa de organismos (Southwood *et al.*, 1982; Stork, 1991; Basset y Arthington, 1992; Erwin, 1992; Allison *et al.*, 1993; Tovar-Sánchez *et al.*, 2003), así como un alto número de especies raras (i.e., Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a), lo anterior está relacionado con la variabilidad de recursos y condiciones, que promueve la presencia de organismos con diferentes formas de vida (Morecroft *et al.*, 1985; Fitzjarrald y Moore, 1995). Por ejemplo, el dosel de los bosques representa gradientes ambientales de temperatura y humedad. La temperatura es mayor en las partes altas del dosel por estar expuestos a una radiación solar directa y por lo tanto, la tasa de desecación es alta y los niveles de humedad son bajos (Parker, 1995). Por otro lado, la velocidad del viento se reduce hacia el centro del dosel y hacia los estratos basales; sin embargo, a nivel de

microhábitat la dirección y velocidad del viento dependerá de la densidad y la complejidad de la estructura del dosel (Bergen, 1985).

### **C. Factores que determinan la estructura de las comunidades de artrópodos**

Los factores que determinan la estructura de la comunidad de artrópodos epífitos son: (a) la variación temporal (Gut *et al.*, 1991 y Recher *et al.*, 1996), (b) el origen de la especie vegetal (i. e., si es nativa, introducida o híbrida) (Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a,b), (c) el tamaño del dosel de los árboles (Mac Arthur y Wilson, 1967; Janzen, 1973; Strong, 1974; Kuris *et al.*, 1980 y Moran y Southwood, 1982), (d) la variación espacial en gradientes ambientales, que incluyen las condiciones de la localidad (i.e., altitud, latitud, relieve, etc.) (Elton, 1973; Ohmart *et al.*, 1983; Giller, 1984; Barbosa y Wagner, 1989; Reynolds y Crossley, 1997; López, 2003), (e) la edad del bosque (Ohmart *et al.*, 1983; Showalter, 1995), (f) la composición de especies vegetales (Ohmart *et al.*, 1983; Barbosa y Wagner, 1989), (g) los disturbios (Showalter, 1985; Showalter y Crossley, 1987; Showalter, 1994; Tovar-Sánchez *et al.*, 2003), (h) la amplitud de la distribución geográfica de los árboles (Lawton, 1982; Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a), e (i) la diversidad genética de las especies hospederas (Tovar-Sánchez y Oyama, 2006b).

### **D. Antecedentes**

Las investigaciones realizadas sobre la estructura de comunidades de artrópodos del dosel se han enfocado en: (a) conocer la diversidad de insectos (Kitching *et al.*, 1993; Guilbert *et al.*, 1994, Majer *et al.*, 1994; Ozanne, 1996; Kruger-Oliver y McGavin-George, 1998; Tovar-Sánchez *et al.*, 2003; Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a,b), (b) determinar la variación espacial y temporal de las comunidades de artrópodos (Simandl, 1993; Majer *et al.*, 1994; Burgman y Williams, 1995; Kato

*et al.*, 1995; Recher *et al.*, 1996; Reynolds y Crossley, 1997; Tovar-Sánchez *et al.*, 2003; Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a,b); (c) reconocer el efecto de los disturbios en las comunidades de artrópodos (Schowalter, 1994, 1995; Tovar-Sánchez *et al.*, 2003), (d) conocer la relación entre la edad del bosque y la estructura de la comunidad de artrópodos (Simandl, 1993; Schowalter, 1995), (f) determinar el efecto de la declinación del bosque sobre las comunidades de insectos (Darveau *et al.*, 1997), (g) determinar el efecto de la hibridación sobre las comunidades de artrópodos (Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a), y (h) evaluar el efecto de la diversidad genética de los árboles hospederos sobre la diversidad de insectos endófagos (minadores y agalleros) (Tovar-Sánchez y Oyama, 2006b).

En México, se han realizado pocos trabajos para conocer la estructura de la comunidad de artrópodos asociados a los encinos, entre los que se encuentra:

Kinsey (1937) reportó para los encinares del norte y centro de la república mexicana 186 especies de himenópteros contenidos dentro de la familia Cynipidae como formadores de agallas, entre las que destacan los géneros *Canobius*, *Cynips*, *Discholcopsis* y *Neuroterus* por sus elevados niveles de infestación.

Riess (1956) estudió los insectos formadores de agallas del tipo entomocecidias en algunos encinares de México, destacando los himenópteros de la familia Cynipidae de los géneros *Andricus*, *Neurotus*, *Adleria*, *Atrusca* y *Discholcopsis*.

García (1974) encontró un total de 11 familias, 16 géneros y 26 especies de insectos asociados a diversas especies de *Quercus* en México. La familia Tetranychidae fue la mejor representada.

Germán y Trejo (1980) estudiaron los insectos causantes del daño foliar en 14 especies de encinos en Cahuacán, México. Encontraron que el daño más frecuente es causado por la formación de agallas producidas principalmente por himenópteros de la familia Cynipidae.

Del Río y Mayo (1985) reportan 17 especies de insectos como causantes de daños en encinares de la Meseta Tarasca, entre los que destacan himenópteros del género *Andricus* sp., así como chapulines de la familia Tetigonidae. Los daños más importantes son causados por insectos barrenadores, defoliadores y formadores de agallas.

Romero y Rojas (1986) señalan que los encinares de México son atacados con mayor frecuencia por insectos de la familia Dermestidae y Fulgoridae.

Tovar-Sánchez (1999) analizó la estructura de la comunidad de artrópodos epífitos asociados al dosel de seis especies de encinos (*Quercus rugosa*, *Q. crassipes*, *Q. crassifolia*, *Q. laeta*, *Q. greggii* y *Q. castanea*) en tres localidades del Valle de México, mediante el muestreo de árboles individuales utilizando la técnica de fumigación en dos temporadas contrastantes: lluvias y sequía. Estas comunidades de artrópodos están compuestas por veinte órdenes de artrópodos y en la temporada de sequía se reduce significativamente la densidad de artrópodos.

Tovar-Sánchez *et al.* (2003) evaluaron el efecto de la fragmentación y disturbio sobre la comunidad de artrópodos asociados al dosel de *Quercus rugosa*, *Q. crassipes*, *Q. crassifolia*, *Q. laeta*, *Q. greggii* y *Q. castanea* en tres localidades del Valle de México. Encontraron que la fragmentación y el disturbio del hábitat reducen significativamente la riqueza específica y diversidad de artrópodos asociados al dosel.

López-Esquivel (2004) analizó la diversidad de insectos y niveles de daño en semillas de *Quercus candicans* y *Quercus crassipes* en Valle de Bravo, México. Encontró 10 especies de insectos en las bellotas de *Q. candicans* y 11 en las de *Q. crassipes*, pero la diversidad de artrópodos fue más alta en las bellotas de *Q. candicans*, en tanto que la abundancia de éstos fue más alta en *Q. crassipes*.

Tovar-Sánchez y Oyama (2006a) analizaron el efecto de la hibridación del complejo *Quercus crassipes* × *Q. crassifolia* sobre las comunidades de artrópodos asociados al dosel, en una zona

híbrida en el estado de México. Encontraron que los individuos híbridos contienen la mayor diversidad, riqueza específica y número de especies raras en comparación con sus parentales putativos.

Tovar-Sánchez y Oyama (2006b) analizaron el efecto de la hibridación del complejo *Quercus crassipes* × *Q. crassifolia* sobre las comunidades de insectos endófagos (minadores y agalleros) en siete zonas híbridas y cuatro sitios alopátridos en México. Encontraron que los individuos híbridos soportan niveles intermedios de infestación de insectos minadores y agalleros en comparación con sus parentales putativos. Asimismo, la diversidad genética de las poblaciones de hospederos está correlacionada positiva y significativamente con la diversidad de insectos (índice de diversidad de Shannon-Wiener).

Por último, los trabajos que se han realizado en México para conocer la estructura de las comunidades de artrópodos epífitos del dosel son los siguientes:

Rios-Casanova (1993) y Rios-Casanova y Cano-Santana (1994) estudiaron la variación espacial y temporal de los artrópodos epífitos en el matorral xerófilo de la Reserva del Pedregal de San Ángel en el Distrito Federal.

Palacios-Vargas *et al.* (1998, 1999), estudiaron los artrópodos del dosel en un bosque tropical deciduo en Chamela, Jalisco.

Por otra parte, en el mundo sólo se han realizado cuatro trabajos de investigación en comunidades de artrópodos epífitos del dosel de encinos, en el primero Feeny (1968, 1970) estudió como los cambios estacionales en la concentración de taninos y nutrientes en las hojas de encinos (*Quercus robur*) cerca de Oxford, afectando la alimentación de lepidópteros nocturnos. Encontrando que

los cambios en la química del follaje de los encinos pueden ser un factor importante por el cual muchas especies son estacionalmente especialistas.

El segundo fue realizado por Frankie *et al.* (1979) que trabajaron con dos especies de encinos (*Quercus fusiformis* y *Q. virginia*) en una zona urbana y una natural en Austin, Texas <durante 1975 dentro del campus de la Universidad de Texas.

El tercer trabajo se presenta en dos artículos que se complementan. El primero fue realizado por Southwood *et al.* (1982) y el segundo por Moran y Southwood (1982). Se comparó, la composición de gremios de artrópodos en comunidades arbóreas de Sudáfrica y Gran Bretaña sobre varias especies de árboles entre las que se encontraba *Quercus robur*. En Gran Bretaña se registró la mayor riqueza específica de artrópodos ( $S=95$ ) sobre *Q. robur*, donde el orden dominante fue Hemiptera. Por su parte, en Sudáfrica la riqueza específica fue de 35 especies y el orden dominante fue Dictyoptera. Se registró en las dos comunidades un total 41,844 individuos de los cuales sólo dos fueron moluscos.

En el cuarto trabajo, Reynolds y Crossley (1997) determinaron el efecto de un gradiente altitudinal sobre los gremios de artrópodos del dosel de dos especies de árboles (*Acer rubrum* y *Quercus rubra*) en los bosques deciduos al este de los Montes Apalaches. Se encontró que el porcentaje de hoja removida por los insectos en *Acer rubrum* y *Quercus rubra* decrece significativamente conforme se incrementó la elevación. Por otro lado, la variación espacial en términos de elevación mostró tener un efecto significativo sobre la estructura de los gremios de artrópodos, es decir, a menor gradiente altitudinal se incrementó el número de gremios, pero sólo para *Acer rubrum*.

## **E. Los bosques templados en México**

La zona templada subhúmeda de México es característica de las regiones montañosas y comprende asociaciones vegetales que se desarrollan en un clima estacional, con inviernos fríos, con lluvias escasas y con veranos calidos y húmedos. Lo antes mencionado, permite agrupar a los tipos de vegetación por sus similitudes ecológicas (Dirzo, 1994), en: i) *Quercus*, ii) *Pinus*, ii) *Pinus-Quercus* y iv) *Abies* (Rzendowski, 1978).

Se calcula que 20.5% de la superficie territorial es ocupada por los bosques templados (41 millones de hectáreas), de las cuales, 5.5% corresponde a los bosques de *Quercus* y 13.7% a los bosques de *Pinus* y a *Pinus-Quercus*, así que el restante 1.3% son bosque en los que prevalecen esencialmente *Abies* y *Juníperus* (Rzendowski, 1978).

Toledo y Ordoñez (1993) sugiere que estos bosques se han eliminado en un 37% de su distribución original, debido a disturbios como la deforestación, agricultura, ganadería, asentamiento humanos, incendios, entre otros.

### **a. El bosque de *Quercus***

El género *Quercus* (encinos, robles) pertenece a la familia Fagaceae y se subdivide en las secciones *Lobatae* o *Erytrobalanus* (encinos rojos), *Protobalanus* (encinos intermedios) y *Quercus* o *Lepidobalanus* (encinos blancos) (Nixon, 1993). A nivel mundial el género *Quercus* está representado por 531 especies (Govaerts y Frodin, 1998), siendo México el lugar donde alcanzan su mayor representatividad conteniendo 161 especies, de las cuales, 109 son consideradas endémicas (Valencia-A., 2004). Por lo Anterior, México es considerado como un centro de diversificación del género *Quercus* (Valencia-A., 2004).

En México los bosques de encinos son característicos de las regiones templadas (Rzedowski, 1978; Challenger, 1998), distribuyéndose en un gradiente altitudinal que va de 1200 a 3000 m (Masera *et al.*, 1997). Representan el 72% de la superficie vegetal de las zonas templadas montañosas, aunque también se encuentran en regiones de clima cálido e incluso en las semiáridas, en las que toman una apariencia de tipo matorral (Rzedowski, 1989). Asimismo, los encinos forman parte de los bosques mixtos cuando se asocian con especies de *Pinus* y *Abies* (Rzedowski, 1989).

Las especies del género *Quercus* son consideradas claves para la conservación de la diversidad de plantas y animales. Asimismo, se han realizado diversos estudios sobre el papel de los encinos en el funcionamiento de los ecosistemas y el mantenimiento de la vida silvestre, aunque la mayor parte de la información se ha generado en Europa y en los Estados Unidos (Rose, 1974). El dosel de especies del género *Quercus* son hospederos de una gran diversidad de especies que habitan el follaje, bellotas, ramas y raíces (Keator y Bazell 1998; Tovar-Sánchez, 1999, 2003; Schowalter, 2000). Por ejemplo, Tovar-Sánchez *et al.*, (2003) encontraron 20 órdenes de artrópodos asociados al dosel de seis especies de encinos con una riqueza que varía entre 54 y 258 especies según la localidad y la estacionalidad.

Los principales disturbios que afectan a los bosques de *Quercus* en México son: la ganadería, la agricultura, los asentamientos humanos, los incendios y la explotación forestal (Rzedowski, 1981; Zavala-Chávez, 1990; Bonfil, 1998; Challenger, 1998). El impacto de los disturbios puede variar dependiendo de la intensidad, frecuencia y duración de la misma. La perturbación puede afectar de forma negativa a la diversidad, riqueza de especies, y estructura de la comunidad de flora y fauna (Reyes y Gama-Castro, 1995; Challenger, 1998).

Por otro lado, los bosques de encinos ofrecen una amplia gama de beneficios a las poblaciones humanas. Por ejemplo, la corteza de los árboles tiene propiedades medicinales (i. e., previene el

vértigo o epilepsia, dolor de encías, etc.), las bellotas debido a su alto contenido de carbohidratos se utilizan como alimento humano, en forma de harina para tortillas, pan, galletas, tamales, y atole (Romero, 1993). Además, las bellotas también son usadas como alimento para animales, los cuales pueden transformar fácilmente los carbohidratos de las bellotas en grasas (Zavala, 1996). Por último, tanto hojas, agallas y corteza contienen altas concentraciones de metabolitos secundarios que puede ser utilizado en la curtiduría (Zavala, 1996).

## II. JUSTIFICACIÓN, OBJETIVOS E HIPÓTESIS

A pesar de la extensa área que en México ocupan los bosques de encinos y de pino-encino, de la alta diversidad de especies del género *Quercus* en el país, de su alto grado de endemismo, de su amplio uso, del alto porcentaje de biomasa y volumen fotosintéticamente que presenta el dosel de los encinares, de la amplia distribución geográfica que presenta *Quercus laurina* y *Quercus rugosa*, de la compleja comunidad de artrópodos asociados al dosel de encinos, no se han realizado estudios que describan la estructura de la comunidad de artrópodos asociados al dosel de *Quercus laurina* y *Quercus rugosa* en el Parque Ecológico de la Ciudad de México. Por lo que en el presente trabajo se planteó el siguiente objetivo general:

Determinar la composición y la diversidad de artrópodos asociados al dosel de *Quercus laurina* y *Quercus rugosa* en el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM).

Asimismo, se busca cubrir los siguientes objetivos particulares:

- (a) Conocer la variación de la estructura de la comunidad de artrópodos asociados al dosel entre especies de encinos huéspedes.
- (b) Determinar la variabilidad estacional (lluvia y sequía) en la estructura de las comunidades de artrópodos asociados al dosel.
- (d) Evaluar la variación de la estructura de las comunidades de artrópodos asociados al dosel entre individuos.
- (e) Determinar la relación entre la proximidad geográfica de los árboles de encinos y la similitud de artrópodos asociados al dosel de estos.

Las hipótesis involucradas en este trabajo son las siguientes:

(a) Se espera que diferentes especies de encinos presenten diferente estructura en la comunidad de artrópodos asociados dadas las diferencias filogenéticas y biológicas, que provocan cambios químicos y estructurales (Strong *et al.*, 1984) en el dosel entre los encinos.

(b) Se espera que en la estación de lluvia la estructura de la comunidad de artrópodos asociados al dosel sea más compleja por la formación de nuevo follaje y cambios estructurales creando nuevos microhábitats.

(d) Se espera que los individuos de la misma especie de encino tengan una mayor semejanza en la estructura de las comunidades de artrópodos asociados al dosel que entre individuos de especies diferentes.

(e) Se espera que la proximidad geográfica de individuos hospederos incremente su similitud de artrópodos asociados a dosel, ya que con la proximidad geográfica incrementará la similitud de recursos y condiciones entre individuos hospederos e aumentará la posibilidad de que los artrópodos se puedan dispersar entre árboles hospederos.

### III. LOCALIDADES DE ESTUDIO

#### A. El Valle de México

El Valle de México está localizado en la parte central del país y en el extremo meridional de la Altiplanicie Mexicana. El Valle se extiende hacia el Norte hasta alcanzar la Sierra de Pachuca y cuyos bordes Este y Oeste son las Sierras Madres Occidental y la Sierra Madre Oriental respectivamente; su límite al sur lo define una cadena montañosa, alineada aproximadamente del W al E denominada Eje Volcánico Transversal. El Valle tiene una superficie aproximada de 7,500 km<sup>2</sup>. Su longitud mayor es de unos 130 km, mientras que la anchura máxima es de 90 km. Las coordenadas geográficas correspondientes a los puntos extremos son: 19<sup>o</sup> 02' y 20<sup>o</sup> 12' N, 98<sup>o</sup> 28' y 99<sup>o</sup> 32' W (Rzedowski y Rzedowski, 1991).

El Valle de México incluye prácticamente toda la superficie del Distrito Federal, cerca de la cuarta parte del Estado de México y aproximadamente 7% del Estado de Hidalgo, además de muy pequeñas extensiones de los estados de Tlaxcala, Puebla y Morelos (Rzedowski y Rzedowski, 1991). Se calcula que aproximadamente 5/8 de la superficie total del Valle están ocupados por terrenos planos, mientras que los restantes 3/8 corresponden a las zonas montañosas. La región plana está ubicada entre los 2,230 y 2,500 m de altitud, mientras que la Sierra Nevada es la que alcanza las mayores altitudes con el Popocatepetl (5,452 m), el Iztaccíhuatl (5,284 m), el Telapón (3,996 m) y el Tláloc (4,130 m) (Rzedowski y Rzedowski, 1991).

## **B. Parque Ecológico de la Ciudad de México.**

Para el presente estudio se eligió el *Parque Ecológico de la Ciudad de México* (PECM), ubicado al sur de la Ciudad en el cerro del Ajusco, con un área de 728 ha (19°14'–19°18'N; 99°10'–99°15'W), la altitud oscila entre los 2500 a 2800 m (Alvarez-Cruz, 1992). La temperatura media anual oscila entre los 12 y 14 °C y más del 80% de la precipitación anual es de 1000 mm que cae de mayo a octubre (White *et al.*, 1990). Parte de esta área fue cubierta por lava proveniente de un cono adyacente al volcán Xitle hace aproximadamente 2000 años (Cordova *et al.*, 1994), dando como resultado una matriz de roca basáltica. Esta zona presenta fuertes presiones por actividades antropogénicas por la expansión del área urbana, la cual destruye las áreas naturales preservadas (Cabrera, 1995).

El área de estudio está localizada en la parte media del PECM con una vegetación característica de un bosque de encinos, donde se pueden encontrar suelos no afectados por el flujo de lava. El bosque de *Quercus* es dominado por *Q. rugosa* y *Q. laurina* (Soberon *et al.*, 1991). Además, es posible encontrar especies como *Q. crassipes*, *Q. castanea*, *Arbutus glandulosa*, *Clethra* sp., y en el borde del bosque se presentan especies como *Salvia fulgens* y *S. elegans*.

#### IV. SISTEMA DE ESTUDIO

*Quercus rugosa* Née (*Leucobalanus*) y *Q. laurina* Humb. & Bonpl. (*Erythrobalanus*) presenta un amplio intervalo de distribución geográfica en México. Estas dos especies de encinos pueden ser reconocidas fácilmente en el campo por sus características foliares, forma de la hoja, tamaño, coloración y pubescencia.

**A. *Quercus rugosa* Née.** Son encinos blancos que alcanzan una altura de 5 a 30 m el tronco puede tener 1 m de diámetro o más. Presenta hojas muy rugosas, obovadas, elíptico-obovadas, de 5 a 9 cm de largo por 3 a 13 cm de ancho, ápice anchamente obtuso o redondeado, margen engrosado, con dientes u ondulaciones hacia la mitad distal de la hoja, los mucrones largos y envés con pelos glandulares y depósitos de mucílago. Florece en agosto y fructifica de septiembre a noviembre. Se distribuye de los 1,700 a los 3,500 m s.n.m. Se localiza en 19 estados de la República Mexicana desde Chihuahua hasta Jalisco por la Sierra Madre Occidental, de Michoacán a Veracruz por el Eje Neovolcánico, de San Luis Potosí a Veracruz por la Sierra Madre Oriental y de Michoacán a Chiapas por la Sierra Madre del Sur. Se les encuentra en bosques de *Pinus-Quercus*, *Pinus*, *Quercus*, *Abies*, matorral xerófilo, encinares perturbados y cultivos agrícolas.

**B. *Quercus laurina* Humb. & Bonpl.** Son árboles entre 4 y 20 m de altura, con un diámetro en el tronco de hasta 1 m, ramillas al principio tomentosas, posteriormente se tornan glabras; el envés de las hojas presenta pubescencia restringida a las axilas de las nervaduras, las yemas son ovoides, la base de la hoja es atenuada o redondeada y las nervaduras son elevadas.

Hojas lanceoladas o elíptica-oblancoada, de 4 a 13 cm de largo y de 1 a 5 cm de ancho, ápice agudo, aristado, o a veces acuminado, borde algo grueso, entero o dentado-aristado, base redondeada o subcordada, venas laterales de 5 a 9 pares, haz y envés lustroso. Es muy abundante en las laderas altas de las montañas y en bosques cubiertos por pino y encino o bosques de oyamel. Sus poblaciones se distribuyen en un intervalo altitudinal que va de 2440 a 3065 m a lo largo de la Sierra Madre del Sur y el oeste del Eje Neovolcánico Transversal (Valencia, 1994).

## V. MATERIALES Y MÉTODOS

### A. Comunidad de artrópodos del dosel

Para determinar la estructura de la comunidad de artrópodos asociados al dosel, en la zona de estudio fueron elegidos 20 árboles de cada especie (*Q. rugosa* y *Q. laurina*), que tuvieran entre 13 y 15 m (media 13.4 m) de altura y entre 28.6 y 38.5 m<sup>2</sup> (media 33.1 m<sup>2</sup>) de cobertura del dosel. Se empleó la técnica de fumigación para colectar los artrópodos asociados a *Quercus rugosa* y *Q. laurina*, utilizando 750 ml de insecticida no-persistente (AquaPy, AgrEvo, Mexico), sobre el dosel de cada árbol individual. Aquapy es un insecticida de emulsión acuosa que contiene 30 g/l de piretrinas naturales sinergizadas con 150 g/l de butóxido de piperonilo. Las ventajas de este insecticida radica en no presentar actividad residual a largo plazo ya que contiene piretrinas que son biodegradables y fotolábiles, ya que se degradan con la luz ultravioleta. Se calcula que con la dosis utilizada en este trabajo sus efectos biológicos residuales pueden durar menos de 24 h. Diez árboles para cada especie fueron muestreados en la temporada de sequía (Febrero, 2000) y lluvias (Agosto, 2000), dando un total de 20 árboles/especie. Los artrópodos que caían del dosel fueron colectados en diez charolas de plástico (cada una con un área de 0.32 m<sup>2</sup>) colocadas de forma aleatoria por debajo del dosel. Asimismo, el dosel de los individuos seleccionados no se traslapaba con el de ningún otro árbol. Los arbustos y herbáceas que se encontraban por debajo del dosel de los árboles seleccionados fueron eliminados para evitar la colecta de artrópodos asociados a estas especies vegetales. Los artrópodos ahí colectados fueron conservados en alcohol al 70%, excepto los organismos adultos de Lepidoptera, que fueron conservados en bolsas de papel glassine. En cada muestra los artrópodos colectados fueron separados por grupo taxonómico, morfoespecie y fueron contados en el laboratorio.

La cobertura (*Cob*) del árbol se calculó tomando en cuenta la siguiente ecuación:  $Cob = (d_1 + d_2/4)^2 \pi$ , donde:  $d_1$  = diámetro mayor del follaje del árbol, y  $d_2$  = diámetro perpendicular al anterior.

## **B. Análisis estadísticos**

Un análisis de varianza anidado (ANOVA) fue empleado para probar el efecto de la especie de árbol, del árbol individual y estación (lluvias y sequía) sobre la densidad de artrópodos asociados al dosel (Zar, 1999). Las densidades de artrópodos fueron transformados con logaritmos ( $X' = \log X + 1$ ).

Las diferencias en la composición de artrópodos entre diferentes especies hospederas fue probada usando un análisis de escala multidimensional no paramétrico (NMDS, por sus siglas en inglés) basado sobre la presencia y ausencia de 614 taxa de artrópodos. NMDS es una técnica de ordenación robusta para analizar comunidades (Clarke 1993), y ha sido empleada para estudiar la composición de la comunidad de artrópodos (Dungey *et al.*, 2000; Wimp *et al.*, 2004; 2005; Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a). NMDS fue empleada para crear una matriz de disimilitud entre categorías de hospederos (*Quercus rugosa* y *Q. laurina*) usando el coeficiente de disimilitud de Bray-Curtis (Faith *et al.*, 1987). El análisis de similitud (ANOSIM) fue usado para evaluar las diferencias en la composición de la comunidad de artrópodos entre especies hospederas. El análisis ANOSIM fue empleado para probar diferencias entre grupos usando 1000 reasignaciones aleatorias y determinar cual de las matrices de disimilitud generadas es significativamente diferente (Warwick *et al.*, 1990). La múltiple comparación en ANOSIM fue usada empleando el ajuste de corrección de Bonferroni (Zar, 1999).

La complejidad de la estructura trófica fue medida por la riqueza de especies ( $S$ ), el índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) (Zar, 1984; Magurran, 1988) que se obtendrá a partir de la siguiente ecuación:

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

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

Los índices de diversidad entre comunidades de artrópodos asociados a cada árbol individual (conjunto de poblaciones de diferentes especies asociados a una especie de encino en una comunidad particular) se compararon utilizando pruebas de  $t$  y utilizando el ajuste de Bonferroni para calcular el nivel de confianza correspondiente (Sokal y Rohlf, 1995).

Con los datos obtenidos se obtuvo la similitud entre comunidades e infracomunidades (definida como el conjunto de poblaciones de artrópodos epífitos que coexisten en un árbol individual) utilizando el índice de similitud de Jaccard ( $ISJ$ ) (Southwood, 1978):

$$I.S.J. = \frac{C}{A + B - C} \times 100$$

donde  $C$  es el número de especies que comparten ambas comunidades,  $A$  es el número de especies de la comunidad A, y  $B$  es número de especies de la comunidad B,

El análisis de componentes principales (ACP), fue usado para ordenar árboles individuales basándose en la composición de artrópodos asociados al dosel a nivel de orden. Asimismo, para

conocer el grado de importancia que tienen cada orden de artrópodo en el modelo de ordenación, fueron empleadas correlaciones de *Pearson* ( $r$ ) entre cada variable (orden de artrópodo) y cada componente principal ( $\alpha < 0.05$ ).

Las especies raras fueron definidas como una especie representada por menos de cuatro individuos en la colección.

## VI. RESULTADOS

### A. Composición de artrópodos asociados al dosel

En total, fueron colectados 12,371 individuos de artrópodos, 10,148 en la estación de lluvias y 2,223 durante la estación de sequía.

La comunidad de artrópodos del dosel en *Quercus rugosa* y *Q. laurina* están conformados por 614 morfoespecies contenidas en 27 ordenes: Araneae, Arthropleona, Astigmata, Coleoptera, Cryptostigmata, Dermaptera, Diptera, Entomobryidae, Hemiptera, Homoptera, Hymenoptera, Hypogastruridae, Isoptera, Isotomidae, Lepidoptera, Mecoptera, Mesostigmata, Neuroptera, Opiliones, Orthoptera, Pseudoscorpiones, Psocoptera, Prostigmata, Sminthuridae, Symphypleona, Thysanoptera, y Trichoptera (nomenclatura basada en Borror *et al.*, 1992; Evans, 1992).

En general, el número de morfoespecies fue menor en la estación de sequía en comparación con la estación de lluvias. Los árboles hospederos de *Q. rugosa* soportan la mayor riqueza de especies en ambas estaciones (sequía = 48, lluvias = 294, total = 315), por su parte *Q. laurina* reportó las menores riqueza de especies en ambas estaciones (sequía = 36, lluvias = 156, total = 208) (Tabla 1).

Tabla 1. Índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) y riqueza de especies ( $S$ ) de la comunidad de artrópodos asociados al dosel de *Quercus laurina* y *Quercus rugosa* en el Parque Ecológico de la Ciudad de México.

especie	individuo	estación				total	
		sequía		lluvias			
		$H'$	S	$H'$	S	$H'$	S
<i>Q. rugosa</i>	1	2.4	15	4.0	46		
	2	2.0	13	3.4	38		
	3	2.5	19	3.0	32		
	4	2.4	17	3.9	16		
	5	1.9	10	4.1	58		
	6	2.7	13	4.2	37		
	7	2.0	32	3.7	42		
	8	1.8	16	3.1	29		
	9	2.2	17	3.3	39		
	10	2.3	35	4.0	47		
	total	3.1	48	4.8	294	5.2	315
<i>Q. laurina</i>	1	2.8	33	3.4	35		
	2	3.0	23	3.6	47		
	3	2.7	19	3.3	29		
	4	2.9	23	3.4	33		
	5	3.0	22	3.5	44		
	6	3.1	20	3.7	55		
	7	2.8	19	3.3	42		
	8	2.8	28	3.2	47		
	9	2.4	18	3.5	39		
	10	2.6	20	3.3	35		
	total	3.3	36	4.0	156	4.5	208

La abundancia relativa de morfoespecies agrupada a nivel de ordenes de artrópodos cambió entre estaciones (lluvias y sequía) y entre especies (*Q. laurina* y *Q. rugosa*) (Fig. 1). Durante la estación de sequía, Entomobryidae, Cryptostigmata y Prostigmata fueron los órdenes más importantes en *Q. laurina* pero en *Q. rugosa*, Cryptostigmata, Hymenoptera y Homoptera fueron los órdenes que

presentaron la mayor abundancia relativa. En la estación de lluvias, Entomobryidae, Cryptostigmata y Prostigmata fueron los órdenes más comunes en ambas especies.

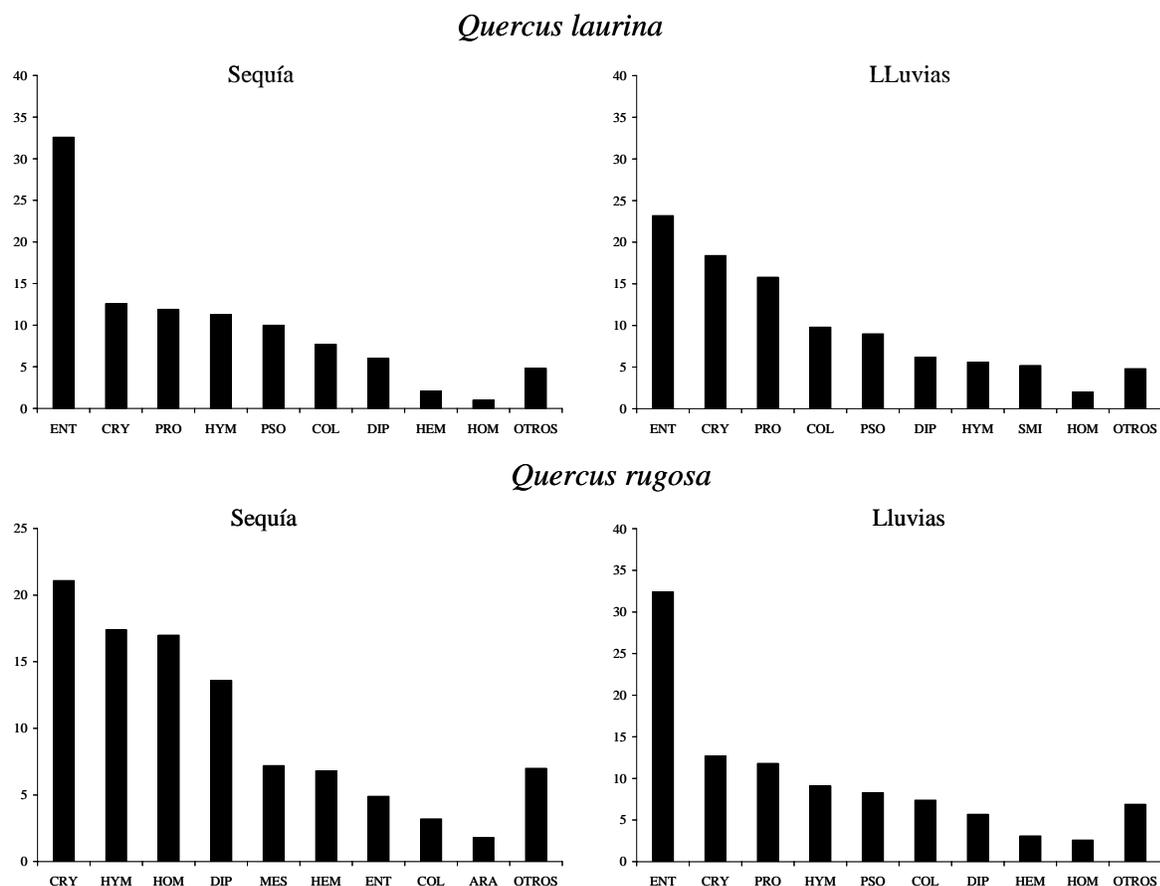


Figura 1. Riqueza relativa de especies de artrópodos asociados a *Quercus laurina* y *Q. rugosa* en el Parque Ecológico de la Ciudad de México. ENT = Entomobryidae (Collembola), PRO = Prostigmata (Acari), CRY = Cryptostigmata (Acari), HYM = Hymenoptera, PSO = Psocoptera, COL = Coleoptera, DIP = Diptera, HEM = Hemiptera, HOM = Homoptera, SMI = Sminthuridae (Collembola), MES = Mesostigmata (Acari), ARA = Araneae, Otros = Arthropleona, Astigmata, Dermaptera, Hypogastruridae, Isoptera, Isotomidae, Lepidoptera, Mecoptera, Neuroptera, Opiliones, Orthoptera, Pseudoscorpiones, Symphypleona, Thysanoptera, y Trichoptera.

Se encontró que *Seira* sp. y *Lepidocyrtus* sp. fueron los géneros más representativos contenidos en Entomobryidae. Por otro lado, *Camisia* sp., *Phaulappia* sp., y *Scheloribates* sp. fueron los más abundantes en Cryptostigmata. Además, *Andricus* sp. y *Synergus* sp. fueron los más representativos en Hymenoptera. Finalmente, el género *Heliria* sp. y *Platycotis* sp. fueron los más abundantes en el orden Homoptera.

En general, se encontraron diferencias significativas en la composición de artrópodos entre especies hospederas (ANOSIM  $R = 0.4817$ ,  $n = 39$ ,  $P < 0.001$ , Fig. 2), mostrando que las comunidades asociadas a cada especie hospedera son significativamente diferentes una de otra. Asimismo, las diferencias entre categorías fueron significativamente diferentes después de correlacionar el valor crítico de alfa por incrementar el error tipo II ( $P < 0.02$  para todas las comparaciones): *Quercus laurina* vs. *Q. rugosa* en la estación de lluvias,  $R = 0.5408$ ,  $P < 0.001$ ; y en la estación de sequía,  $R = 0.4483$ ,  $P < 0.001$ .

### **B. Densidad de artrópodos asociados al dosel**

La densidad de especies de artrópodos asociados al dosel difirió significativamente entre especies hospederas ( $F = 115.45$ , g.l. = 1,  $P < 0.001$ ), entre estaciones ( $F = 185.2$ , g.l. = 1,  $P < 0.001$ ), entre árboles hospederos individuales ( $F = 3.43$ , g.l. = 36,  $P < 0.001$ ). Además, en la interacción especie  $\times$  estación ( $F = 8.69$ , g.l. = 1,  $P < 0.001$ ) hubo diferencias significativas. En general, las menores densidades de artrópodos se registraron en la estación de sequía en comparación con la de lluvias. *Quercus rugosa* soportó las más bajas densidades de artrópodos (media $\pm$ E.E. individuos m<sup>-2</sup>) en ambas estaciones (sequía = 29.7 $\pm$ 4.3, lluvias = 312.2 $\pm$ 56.2), por su parte *Q. laurina* registró las mayores densidades (sequía = 45.2 $\pm$ 5.2, lluvias = 406.7 $\pm$ 43.6) (Tabla 2).

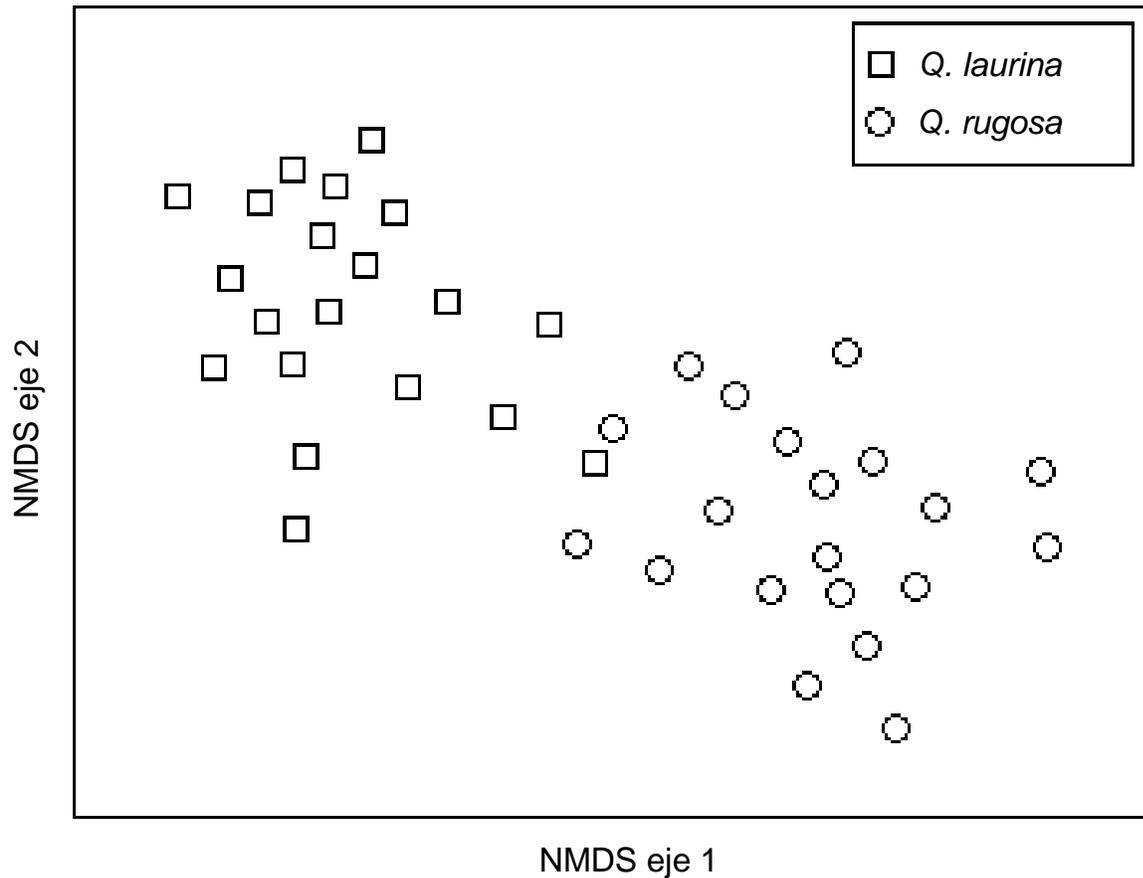


Figura 2. Diferencias en la composición de la comunidad de artrópodos entre los encinos hospederos *Quercus laurina* y *Q. rugosa*. Cada punto es una representación bi-dimensional (eje 1 y eje 2) de la composición de especies de artrópodos basados en una escala multidimensional no paramétrica (NMDS). La distancia entre puntos refleja una matriz de disimilitud utilizando el coeficiente de disimilitud de Bray-Curtis (Faith *et al.*, 1987). Los puntos más cercanos reflejan comunidades de artrópodos que tienen una mayor similitud en composición, comparados con los puntos que están más alejados.

Tabla 2. Densidad ( $\text{ind}/\text{m}^2 \pm \text{e.e.}$ ) de artrópodos epífitos del dosel de *Quercus laurina* y *Q. rugosa* en el Parque Ecológico de la Ciudad de México, en colectas realizadas en la estación de sequía (febrero, 2000) y lluvias (agosto, 2000).

individuo	<i>Quercus laurina</i>		<i>Quercus rugosa</i>	
	sequía	lluvias	sequía	lluvias
1	34.4±7.2	237.2±25.3	33.5±6.7	332.3±24.2
2	23.1±6.3	355.1±36.2	18.0±5.7	206.1±41.1
3	50.7±10.1	412.0±23.1	29.4±7.5	257.4±30.5
4	61.3±9.5	506.8±42.5	27.8±8.6	426.7±46.4
5	47.4±11.6	483.2±36.7	45.3±9.4	313.2±54.8
6	34.0±7.4	532.4±22.4	21.5±5.5	405.0±14.4
7	73.4±5.3	508.3±26.4	22.3±6.3	356.7±39.4
8	41.8±9.1	437.5±24.0	30.4±7.4	289.2±27.5
9	59.3±8.7	312.6±22.4	42.9±8.6	226.4±45.2
10	26.3±9.5	281.4±26.2	25.6±9.1	309.3±44.5
Total	45.2±5.2 (a)	406.7±43.6 (A)	29.7±4.3 (b)	312.2±56.2 (B)

En ambas estaciones (lluvias y sequía) la densidad promedio de cada orden de artrópodos mostró diferencias entre árboles hospederos usando los Análisis de Componentes Principales (Fig. 3). En la estación de sequía, el PC1 explicó aproximadamente 67.6% de la variación entre árboles y los órdenes de artrópodos que presentaron la mejor correlación positiva con este componente fueron: Mesostigmata ( $r = 0.85$ ,  $F = 67.4$ ,  $P < 0.01$ ) y Araneae ( $r = 0.75$ ,  $F = 24.8$ ,  $P < 0.01$ ). Además, los Psocoptera mostraron una correlación negativa y significativa con este componente ( $r = -0.92$ ,  $F = 72.1$ ,  $P < 0.01$ ). El PC2 explicó 21.3% de la variación y los órdenes de artrópodos correlacionados positiva y significativamente fueron: Homoptera ( $r = 0.78$ ,  $F = 65.4$ ,  $P < 0.01$ ), e Hymenoptera ( $r$

= 0.76,  $F = 61.7$ ,  $P < 0.01$ ). Por su parte, Hemiptera ( $r = -0.88$ ,  $F = 43.3$ ,  $P < 0.01$ ), y Dermaptera ( $r = -0.77$ ,  $F = 12.4$ ,  $P < 0.01$ ) mostraron una negativa y significativa correlación con este componente. Por otro lado, para la estación de lluvias el PC1 explicó 75.9% de la variación y los órdenes mejor correlacionados con este componente fueron: Prostigmata ( $r = 0.82$ ,  $F = 62.4$ ,  $P < 0.01$ ), Lepidoptera ( $r = 0.75$ ,  $F = 21.5$ ,  $P < 0.01$ ), y Sminthuridae ( $r = 0.70$ ,  $F = 19.1$ ,  $P < 0.01$ ). El PC2 explicó 14.3% de la variación y los órdenes mejor correlacionados fueron: Psocoptera ( $r = 0.90$ ,  $F = 39.3$ ,  $P < 0.01$ ), Homoptera ( $r = 0.82$ ,  $F = 28.3$ ,  $P < 0.01$ ), y Hemiptera ( $r = 0.78$ ,  $F = 16.6$ ,  $P < 0.01$ ).

### **C. Diversidad de artrópodos asociados al dosel**

*Quercus laurina* y *Q. rugosa* registraron los mayores valores de riqueza y diversidad de especies durante la estación de lluvias (Tabla 1). Durante la estación de sequía la diversidad no difirió significativamente entre especies (*Q. laurina* = 3.1, *Q. rugosa* = 3.3). En la estación de lluvias y para el total (lluvias + sequía), la diversidad difirió significativamente entre *Q. rugosa* (lluvias = 4.0, total = 4.5) y *Q. laurina* (lluvias = 4.8, total = 5.2), siendo esta última especie quién presentó el mayor índice de diversidad. En general, los hospederos de *Q. laurina* registraron la mayor riqueza de especies en ambas estaciones y para el total (Tabla 1).

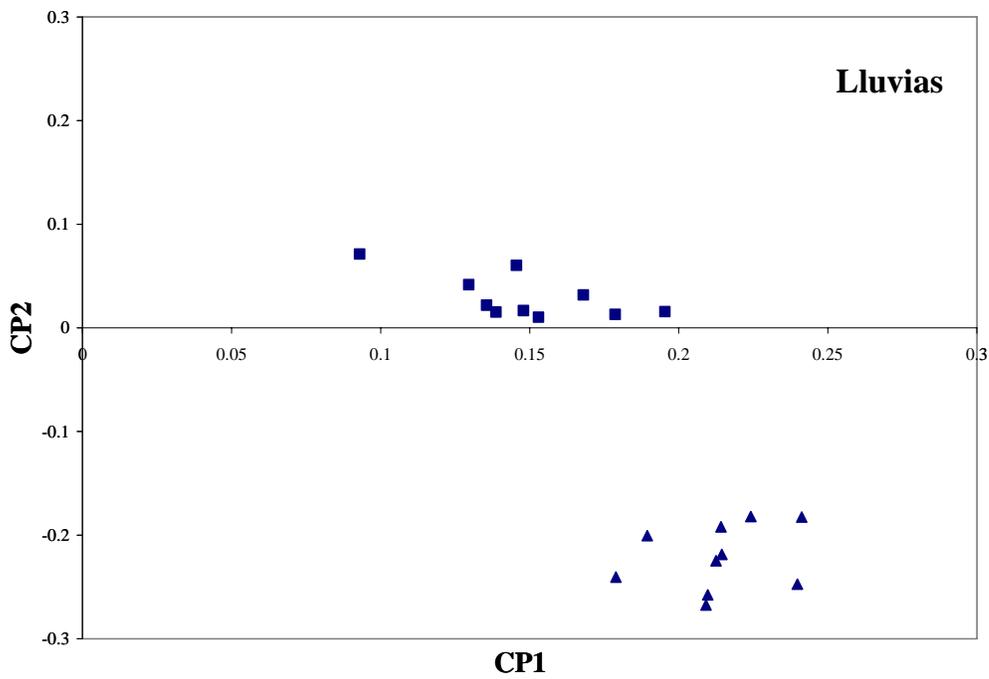
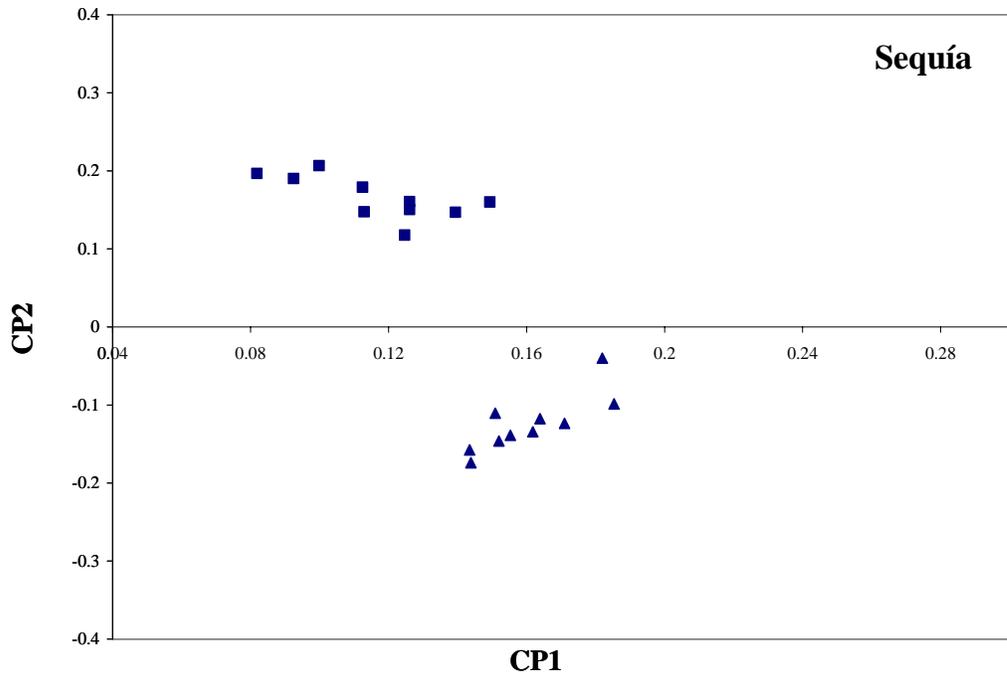
### **D. Abundancia de individuos por especie hospedera**

La Figura 4 muestra la distribución de individuos por especie hospedera. En general, *Q. rugosa* registró el mayor porcentaje de especies raras (sequía = 58%, lluvias = 57%, total = 57%), seguido por *Q. laurina* (sequía = 42%, lluvias = 54%, total = 52%) para ambas estaciones y para el total. Durante la estación de sequía, el orden de artrópodos con mayor número de especies raras en *Q. laurina* fue Lepidoptera y Araneae, mientras que en *Q. rugosa*, Hymenoptera y Araneae. En la

estación de lluvias, el orden de artrópodos en *Q. laurina* fue Diptera y Araneae, por último en *Q. rugosa* fue Lepidoptera y Coleoptera.

### **E. Similitud entre taxas**

En general, el índice de similitud de Jaccard mostró que durante la estación de sequía *Quercus rugosa* y *Q. laurina* comparten 26% de las especies de la comunidad de artrópodos del dosel. Durante la estación de lluvias ellas comparten 28%. Nosotros encontramos una significativa y positiva relación entre la similitud de artrópodos del dosel (índice de Jaccard) y la proximidad geográfica de los árboles hospederos de una especie (*Q. laurina*  $R^2 = 0.779$ ,  $n = 10$ ,  $P = 0.003$ ; *Q. rugosa*  $R^2 = 0.735$ ,  $n = 10$ ,  $P = 0.003$ ).



■ = *Quercus laurina*    ▲ = *Quercus rugosa*

Figura 3. Análisis de componentes principales (PC1 y PC2) en relación con la densidad de órdenes asociados al dosel de *Quercus laurina* y *Q. rugosa* en el Parque Ecológico de la Ciudad de México.

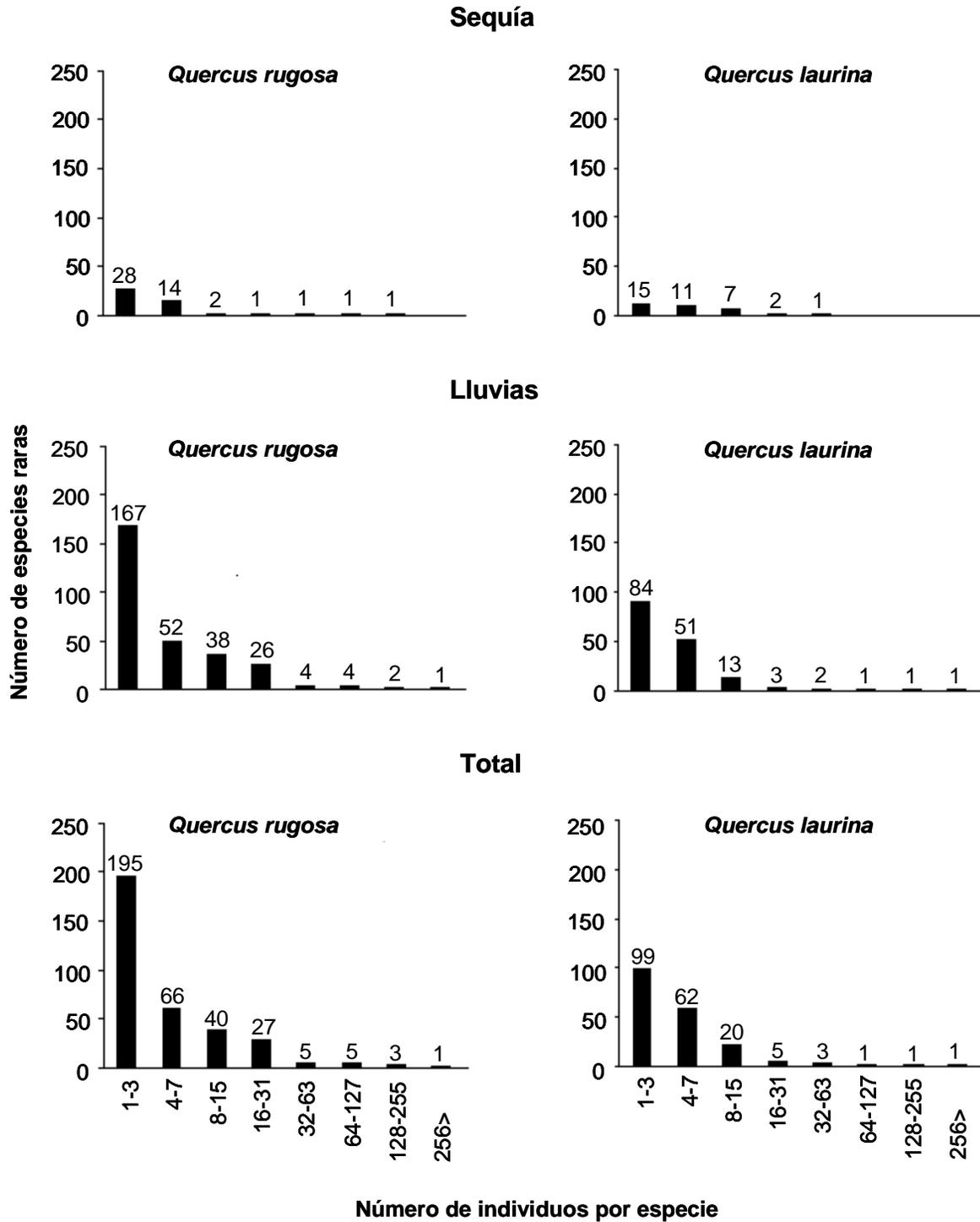


Figura 4. Número de especies por clases de abundancia en colectas por fumigación de *Quercus laurina* y *Q. rugosa* en el Parque Ecológico de la Ciudad de México.

## VII. DISCUSIÓN

### A. Especies dominantes de artrópodos

Nuestro estudio revela una enorme riqueza y diversidad de especies de la comunidad de artrópodos asociados al dosel del bosque templado de *Quercus*. Fue sorprendente la diversidad y abundancia de artrópodos asociados al dosel de los encinos de *Quercus laurina* y *Q. rugosa* en el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM). Sin embargo, la estructura de la comunidad de artrópodos sobre ambas especies de encinos fue típica a la registrada en otros estudios, estando representada por pocas especies muy abundantes y gran número de especies raras (Majer *et al.*, 1994; Abott *et al.*, 1999; Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a).

Los Acari (ácaros), Collembola (colémbolos) e Hymenoptera (avispas) fueron los grupos dominantes de artrópodos colectados para ambas especies en términos de densidad. Los dos primeros grupos son reportados frecuentemente como dominantes en estudios sobre artropodofauna asociada con diferentes especies de plantas en diferentes regiones (Nadkarni y Longino, 1990; Ozanne, 1996; Watanabe, 1997; Palacios-Vargas *et al.*, 1998; Behan-Pelletier y Walter, 2000; Tovar-Sánchez *et al.*, 2003; Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a). Los microartrópodos, pueden jugar un papel clave en la funcionalidad del ecosistema, por ejemplo, estudios de exclusión muestran que Acaria y Collembola presentan un significativo manejo sobre la descomposición y liberación de nutrientes (Blair *et al.*, 1992).

Se encontró que *Cryptostigmata* (Acari) fue un orden muy abundante en términos de densidad y *Camisia* sp., *Phaulappia* sp., y *Scheloribates* sp. fueron los géneros más representativos en ambas estaciones (lluvias y sequía). Los resultados antes mencionados son apoyados por estudios hechos con fumigaciones de dosel en bosques tropicales deciduos en México (Palacios-Vargas *et al.*,

1999; Serrano, 2000). La composición de artrópodos del dosel de encinos mostró que existen muy pocas especies dominantes (*Camisia* sp., *Phaulappia* sp., y *Scheloribates* sp.), y muchas otras forman pequeñas asociaciones (*Belba* sp., *Ceratozetes* sp., *Oripoda* sp., *Parapirnodus* sp., *Platyliodes* sp., *Scapheremaeus* sp., *Striatoppia* sp., y *Tectocephus* sp.). La coexistencia de especies dominantes y raras, como es el caso con los microambientes de refugio, indican una amplia heterogeneidad del hábitat (Argyropoulou *et al.*, 1994). Asimismo, la alta diversidad de Acari ha sido explicada como la diversificación del hábitat-alimenticio (Luxton, 1972; Kaneko, 1988), y que cada microhábitat arbóreo (i.e., dosel, tronco y epífitas), soporta diferente fauna de Cryptostigmata (i.e., ver Shingeroni *et al.*, 2004).

En las colectas *Collembola* fue otro grupo muy representativo en ambas estaciones (lluvias y sequía). Nosotros encontramos que *Sphaeridia* sp. (Sminthurididae), *Xenylla* sp. (Hypogastruridae) y *Seira* sp. (Entomobryidae), fueron los géneros con mayor abundancia. Los *Collembola* asociados al dosel dependen de la ocurrencia de plantas epífitas, algas, líquenes, y briofitas (Prinzing, 1997). Nosotros sugerimos que la alta abundancia de este grupo, puede ser adjudicado a la acumulación de humus en el dosel de los encinos (i.e., Nadkarni y Logino, 1990; Paoletti *et al.*, 1991; Ulrich y Linsenmair, 2001).

Por otro lado, en el estudio *Hymenoptera* fue dominado por avispas de la familia *Cynipidae*, *Andricus* sp. y *Synergus* sp. fueron los géneros más representativos. Las avispas formadoras de agallas asociadas a los encinos son parásitos obligados y son considerados como órgano-especie-específico; y en México se ha registrado la mayor riqueza de avispas formadoras de agallas, con aproximadamente 700 especies incluidas en 29 géneros (Weld, 1960). En general, *Quercus rugosa* registró significativamente una mayor densidad de avispas en comparación con *Q. laurina*, y ha sido bien documentado que el incremento en el intervalo de distribución geográfica de las especies hospedadas (i. e., Cornell y Washburn 1979; Cornell 1986), está correlacionado con la riqueza de

especies. Aparentemente, este hecho promueve una explicación a los resultados encontrados, porque *Q. rugosa* registra la mayor amplitud de distribución geográfica, así como la mayor riqueza de especies en comparación con *Q. laurina*. Además, se sugiere que la mayor riqueza de insectos sobre *Q. rugosa* puede ser influenciada por diferencias en la estructura del dosel que promueve una mayor diversidad de recursos y un mayor arreglo de nichos; y también, las diferentes sustancias químicas entre taxa hospedero puede afectar fuertemente la resistencia de plantas contra herbívoros (Rowell-Rahier, 1984; Orians y Fritz, 1995; Orians 2000; Osier y Lindroth 2001). En general, debemos esperar que la especie de planta-hospedera con alta concentración de nitrógeno y alta cantidad de taninos que reduzcan la digestibilidad puedan ser más favorables para las avispas de la familia Cynipidae (i.e., Slansky y Scriber, 1985). Actualmente, se están realizando estudios para evaluar la variación de sustancias químicas entre taxa de hospedero y entre estaciones.

## **B. Variación temporal y composición**

Los resultados muestran un efecto significativo de la estacionalidad (lluvia y sequía) sobre las densidades, la riqueza específica y la composición de artrópodos epífitos del dosel de encinos. La variación estacional también se reflejó en la estructura de las comunidades de artrópodos asociados al dosel en donde ocurrieron cambios en los grupos dominantes entre temporadas.

Los cambios estacionales en las condiciones climáticas, muestran un fuerte efecto sobre la vegetación (Synnott, 1985) y probablemente juegan un papel crucial en la dinámica y las asociaciones de la comunidades de artrópodos asociados al dosel. Numerosos estudios sobre las fluctuaciones estacionales de la densidad de la artropodofauna en bosques tropicales (i.e., Frith y Frith, 1985; Kitching y Arthur, 1993; Wagner, 2001) y bosques templados (i.e., Tovar-Sánchez *et*

*al.*, 2003; Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a) revelan un fuerte decremento en la densidad de artrópodos en la estación de sequía.

En general, la variación estacional en la comunidad de artrópodos asociados al dosel muestran un patrón similar en diferentes tipos de bosque, pero lo particular del cambio depende de la especie de árbol hospedero y de las condiciones y recursos locales del bosque. Los árboles hospederos muestran durante la estación de lluvias un incremento en sus recursos (Cytrynowicz, 1991), producción de hojas (Basset, 1996) y alta densidad de epífitas y líquenes (Williamson y Lawton, 1991). Lo antes mencionado favorece un aumento en la diversidad estructural de la planta y consecuentemente una mayor diversidad del hábitat. Asimismo, los cambios estacionales provocan modificaciones en los patrones fenológicos del dosel (i.e. formación de flores, frutos, retoños, hojas nuevas etc.), así como cambios en el microambiente (i.e. cambios climáticos con relación a la temperatura, lluvia, luz, viento etc.) en donde los artrópodos se desarrollan (Roughgarden y Diamond, 1986).

La precipitación es un parámetro que sufre modificaciones considerables en los bosques templados mexicanos durante los cambios estacionales. Asimismo, es un factor que influye tanto en las condiciones como en los recursos alimentarios que utilizan los artrópodos asociados al dosel. Por ejemplo, se ha observado que los distintos componentes de la vegetación responden de manera particular con un crecimiento estacional a la variación en la precipitación, mientras que los arbustos responden a la variación en escalas de décadas o grandes periodos de tiempo de variación climática, los pastos y herbáceas lo hacen en semanas (Wiens, 1986). El nivel en que la estructura de hábitat o la composición florística se modifique con respecto a las variaciones climáticas, está en función de la forma de crecimiento de la vegetación, por lo que se debe esperar una mayor respuesta en un hábitat desértico dominado por pastos que en un hábitat dominado por especies perennes (Wiens, 1986), es decir, las áreas dominadas por plantas perennes (bosques, selvas,

manglares, etc.) cambian menos drásticamente la dominancia de sus especies entre temporadas, por lo que la respuesta a los cambios de humedad en la temporada de lluvias se ve reflejada principalmente en el incremento en el follaje de las especies.

Durante la estación de lluvias existe un aumento en la abundancia relativa, la riqueza específica y la diversidad de las comunidades de artrópodos del dosel (i.e., Tovar-Sánchez *et al.*, 2003; Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a). Lo anterior como resultado de una serie de factores que se producen con la precipitación, en primera lugar, existe un incremento en la humedad relativa durante esta temporada en todo el ambiente incluyendo el suelo, estimulando el crecimiento de la vegetación y la germinación de semillas, tanto de plantas anuales como de perennes. Por otro lado, se ha observado que el aumento en la humedad de la hojarasca estimula que los artrópodos que habitan en la hojarasca como los colémbolos tengan que emigrar al dosel de los árboles en busca de un hábitat con menos humedad (Palacios-Vargas com. per.). En segundo lugar, el incremento del follaje del dosel de los árboles durante la temporada de lluvias trae como consecuencia una mayor abundancia y diversidad de artrópodos fitófagos, lo anterior se puede atribuir a la variedad de recursos que ofrecen los árboles (i.e., formación de hojas con mayor concentración de nitrógeno, menor dureza, con menor cantidad de fibras y menor concentración de metabolitos secundarios) (Miller y Miller, 1986; Chapman y Joern, 1990). Estudios recientes sugieren que los insectos fitófagos que se alimentan en un bosque templado lo hacen con mayor frecuencia sobre las hojas jóvenes, las cuales son más abundantes durante la temporada de lluvias (Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a), debido a que estas presentan un menor número de fibras, así como una reducción en la cantidad de taninos y resinas que pueden reducir su digestibilidad en los insectos (Feeny, 1976; Cates y Rhoades, 1977; Rhoades, 1979). Por ejemplo, Feeny (1970) evaluó la variación temporal en la calidad nutricional que presentan las hojas de *Quercus robur*, encontrando que en la estación de lluvias las hojas presentan una mayor concentración de agua, proteínas, así como una menor

concentración de taninos, lo cual hace más apetitosas las hojas para los insectos fitófagos. Asimismo, Feeny sugiere que lo antes mencionado puede ser uno de los factores que permita a las especies fitófagas ser temporalmente específicas.

Por último, el incremento de los insectos fitófagos incrementa la posibilidad de que los depredadores puedan alimentarse de éstos, y por lo tanto las poblaciones de depredadores pueden incrementarse.

### **C. Conservación de artrópodos**

Frecuentemente los especialistas en conservación se dan cuenta que sus conocimientos sobre artrópodos son muy limitados a pesar de que éstos son los principales integrantes de cualquier ecosistema terrestre dada su abundancia relativa y diversidad de especies (Martín-Piera, 1998). Así mismo, los parámetros que suelen emplearse para conservación están destinados a proteger paisaje o grandes vertebrados (generalmente especies carismáticas), mientras que los artrópodos escapan a su efecto, principalmente por presentar un tamaño pequeño, por desconocer el papel ecológico que pueden llegar a tener (i. e., polinizadores, depredadores, detritívoros, parasitoides, etc.), desconocer su existencia, etc. Por lo anterior, si se pretende preservar la diversidad biológica, no es posible ignorar a los artrópodos (Pyle *et al.*, 1981).

Si los artrópodos son considerados el grupo más diverso sobre la Tierra, es evidente que cuando se habla de extinción de especies o pérdida de biodiversidad nos referimos casi por completo a los artrópodos. Sin embargo, es difícil determinar con precisión el número de especies extintas cuando la mayoría de éstas ni siquiera se han descrito. May *et al.* (1995) propusieron que la tasa de extinción anual oscila entre las 10,000 y 25,000 especies, es decir, de 24 a 72 especies diarias. La deforestación es una de las causas de este alarmante incremento de la extinción de especies.

La Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos (1992) sugiere que estos bosques se han eliminado en un 35% de su distribución original, lo cual, concuerda con lo reportado por Toledo y Ordoñez (1993) quienes señalan que la deforestación, agricultura, ganadería, asentamiento humanos, entre otros, han eliminado el 37% de la vegetación original de las zonas templadas, dejando solamente el 63% forestado.

Los artrópodos no solamente son importantes en los ecosistemas terrestres por la alta diversidad y abundancia relativa que presentan, sino, por el papel ecológico que desempeñan en éstos. Por ejemplo, Swank *et al.* (1981) reportan que los efectos que producen los artrópodos defoliadores sobre el dosel de los árboles son (a) decremento en la producción de madera pero incremento en la producción de hojas, (b) alto incremento del mantillo, (c) incrementos de nitrógeno por la caída de hojarasca durante el periodo de defoliación e (d) incremento significativo en la cantidad de nutrientes disponibles (especialmente nitrógeno) en la capa superficial del suelo. Por su parte, Risley y Crossley (1988) y Risley (1986) reportan que las hojas verdes que se caen como resultado de la defoliación contienen una mayor concentración de nitrógeno que las hojas viejas que se encontraban en el suelo, por lo tanto, se sugiere que estas hojas son más apetecibles para los organismos descomponedores. Por lo anterior, se puede sugerir que los artrópodos herbívoros del dosel promueven el ciclaje de nutrientes.

Lo antes mencionado nos proporciona información para entender el papel que pueden tener los disturbios en el Parque Ecológico de la Ciudad de México, principalmente los asentamientos humanos los cuáles han sido hasta el momento incontrolables. Cabe recordar que *Quercus laurina* y *Q. rugosa* son especies dominante de este bosque y que los disturbios pueden tener un efecto negativo provocando una disminución en la diversidad, abundancia relativa y riqueza de las especies de artrópodos asociados al dosel. Asimismo, Tovar-Sánchez (1999) y Tovar-Sánchez y Oyama (2006a) mencionan que si la localidad está determinando los grupos dominantes de

artrópodos epífitos del dosel, es necesaria la conservación de un mayor número de bosques con características contrastantes.

Por último es importante la conservación de estos bosques ya que posee todo un mosaico de microhábitats en el dosel para la fauna de artrópodos que no se pueden repetir en ningún otro tipo de bosque. Por ejemplo, Winchester y Ring (1996) encontraron datos que sugieren que los microhábitats explotados por los artrópodos de dosel no se repiten en ningún otro sitio del bosque que fue examinado.

## VII. CONCLUSIONES

Teniendo en cuenta los objetivos planteados y de acuerdo a los resultados obtenidos, se presentan las siguientes conclusiones:

- a) 614 taxa de artrópodos pertenecientes a 27 órdenes fueron colectados. El estatus taxonómico del árbol hospedero puede ser un importante parámetro en la estructura de la comunidad de artrópodos, y la estacionalidad (lluvias y sequía) no es un factor que pueda modificar su organización
- b) Se encontró que *Cryptostigmata* (Acari) fue un orden muy abundante en términos de densidad y *Camisia* sp., *Phaulappia* sp., y *Schelorbates* sp. fueron los géneros más representativos en ambas estaciones (lluvias y sequía).
- c) El estatus taxonómico del árbol hospedero puede ser un importante parámetro en la estructura de la comunidad de artrópodos.
- d) La mayor riqueza de insectos sobre *Q. rugosa* puede ser influenciada por diferencias en la estructura del dosel que promueve una mayor diversidad de recursos y un mayor arreglo de nichos; y también, las diferentes sustancias químicas entre taxa hospedero puede afectar fuertemente la resistencia de plantas contra herbívoros
- e) Los árboles hospederos de *Q. rugosa* registraron el mayor índice de diversidad y número de especies raras en comparación con *Q. laurina*. Por su parte esta última especie, registro los mayores valores de densidad de artrópodos.
- f) La proximidad geográfica del árbol hospedero de una especie de encino incrementa su similitud de artropodofauna del dosel.
- g) Se sugiere que los árboles de *Q. rugosa* pueden actuar como centro de biodiversidad por la acumulación de artropodofauna con un considerable número de especies raras, los

cuales presentan un amplio número de papeles ecológicos o están involucrados en procesos críticos que mantienen a los ecosistemas boscosos.

- h) La composición de artrópodos del dosel de encinos mostró que existen muy pocas especies, y muchas otras forman pequeñas. La coexistencia de especies dominantes y raras, como es el caso con los microambientes de refugio, indican una amplia heterogeneidad del hábitat. Asimismo, la alta diversidad de Acari ha sido explicada como la diversificación del hábitat y que cada microhábitat arbóreo, soporta diferente fauna de Cryptostigmata.

## IX. LITERATURA CITADA

- Adis, J., Y. D. Lubin y G. G. Montgomery. 1984. Arthropods from the canopy of inundated and terra firma forest near Manaus, Brazil, with critical considerations on the pyrethrum-fogging technique. *Stud. Neotrop. Fauna Envir.*, 19:223-236.
- Basset, Y. 1996. Local communities of arboreal herbivores in Papua New Guinea: predictors of insect variables. *Ecology*, 11:1906-1919.
- Basset, Y. y R. L. Kitching. 1991. Species number, species abundance and body length of arboreal associated with an Australian rainforest tree. *Ecol. Entomol.*, 22: 211-215.
- Basset, Y. y A. H. Arthington. 1992. The arthropod community of an Australian rainforest tree: Abundance of component taxa, species richness and guild structure. *Aust. J. Ecol.*, 17:89-98.
- Barbosa, P. y M.R. Wagner. 1989. *Introduction to Forest and Shade Tree Insects*. Academic Press, Philadelphia. 639 pp.
- Briand, F. 1983. Environmental control of food web structure. *Ecology*, 64: 253-263.
- Burgman, M. A. y M. R. Williams. 1995. Analysis of the spatial pattern of arthropod fauna of jarrah (*Eucalyptus marginata*) foliage using a Mantel correlogram. *Aust. J. Ecol.*, 20:455-457.
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1994. Ambito de hospederos de tres especies de insectos herbívoros de *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae). *Southwest. Entomol.*, 19: 167-172.
- Cano-Santana, Z. 1997. Conservación de las monarcas, desprecio por los plebeyos. *Ciencias*, 46:46-47.
- Cano-Santana, Z., I. Pisanty, S. Segura, P.E. Mendoza-Hernández, R. León-Rico, J. Soberón, E. Tovar, E. Martínez-Romero y L. C. Ruiz. (En prensa). Ecología y conservación de las

áreas naturales del sur de la Ciudad de México: El caso de las áreas naturales y protegidas del derrame del Xitle. Sometido a *Bol. Soc. Bot. Méx.*

Cates, R. G. y D. F. Rhoades. 1977. *Prosopis* leaves as a resource for insects. Pp. 61-83. In: B. B. Simpson (ed.). *Mesquite*. Dowden, Hurchinson and Ross, Stroudsberg, Pennsylvania.

Chapman, R. F. y A. Joern. 1990. *Biology of Grasshoppers*. John Wiley y Sons, New York. 562 pp.

Darveau, M., J. Martel, J. L. Desgranges y Y. Mauffette. 1997. Associations between forest decline and bird and insect communities in northern hardwoods. *Can. J. Forest Res.*, 27:876-882.

Del Río, M. y J. Mayo. 1985. Entomofauna asociada a *Quercus* spp. en la Meseta Tarasca. Boletín Técnico No. 124. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, México. 16 pp.

Diamond, J. y T.J. Case. 1986. *Community Ecology*. Harper & Row, New York. 665 pp.

Elton, C. 1973. The structure of invertebrate populations inside neotropical rain forest. *J. Anim. Ecol.*, 42:55-104.

Erwin, T. L. 1983. Tropical forest canopies: the last biotic frontier. *Bull. Entomol. Soc. Amer.*, 29:14-19.

Erwin, T.L. 1988. The tropical forest canopy: the heart of biotic diversity. Pp. 123-129. In: S.L. Sutton *et al.* (eds.). *Tropical Rainforest Ecology and Management*. Blackwell, Oxford.

Frankie, G. W., J. M. Tucker y B. Welch. 1979. Arthropod fauna of live oak in urban and natural stands in Texas: I. Site descriptions, oak taxonomy, phenology and sampling methods. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 52:71-85.

- García, M. C. 1974. Primer catálogo de insectos fitófagos de México. *Fitófilo* No. 69. Secretaría de Agricultura y Ganadería, México. 176 pp.
- Germán, R. T P. Trejo. 1980. Daños asociados a la entomofauna en una población de encinos. *Rev. Inst. Nac. Inv. Forest.*, 23:51-64.
- Giller, P. S. 1984. *Community Structure and the Niche*. Chapman and Hall, London, 176 pp.
- Guilbert, E., J. Chazeau y L. B. De Larbogne. 1994. Canopy arthropod diversity of New Caledonian forests sampled by fogging: Preliminary results. *Mem. Queensl. Mus.*, 36: 77-85.
- Gut, L. J., W. J. Liss y P. H. Westigard. 1991. Arthropod community organization and development in pear. *Environ. Manage.*, 15:83-104.
- Janzen, D. H. 1973. Host plants as islands. II. Competition in evolutionary and contemporary time. *Am. Nat.*, 107:786-790.
- Karr, J. R. y F. C. James. 1975. Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities. Pp. 258-291. In: M. L. Cody y J. M. Diamond (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Kato, M., T. Inoue, A. A. Hamid, T. Nagamitsu, M. Ben-Merdek, A. R. Nona, S. Yamane y T. Yumoto. 1995. Seasonality and vertical structure of light-attracted insect communities in a dipterocarp forest in Sarawak. *Res. Popul. Ecol.*, 37:59-79.
- Kim, K. C. 1993. Biodiversity, conservation and inventory: why insects matter. *Biodiv. and Conserv.*, 2: 191-214.
- Kitching, R. L., J. M. Bergelson, M. D. Lowman, S. McIntyre, y G. Carruthers. 1993. The biodiversity of arthropods from Australian rainforest canopies: General introduction, methods, sites and ordinal results. *Aust. J. Ecol.*, 18:181-191.

- Kruger-Oliver y C. McGavin-George. 1998. Insect diversity of *Acacia* canopies in Makomazi game reserve, north-east Tanzania. *Ecography* 21:261-268.
- Kuris, A. M., A. R. Blaustein y J. J. Alió. 1980. Hosts as islands. *Am. Nat.*, 116: 570-586.
- Lawton, J. H. 1982. Vacant niches and unsaturated communities: a comparison of bracken herbivores at sites on two continents. *J. Anim. Ecol.*, 51:573-795.
- Lowman, M. D. y P. K. Wittman. 1996. Forest canopies: Methods, hypotheses and future directions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 27:55-81.
- Mac Arthur R. H. y E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Monographs in Population Biology. Princeton University Press, Princeton. 203 pp.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Princeton. 179 pp.
- Majer, J. D., H. F. Recher y A. C. Postle. 1994. Comparison of arthropod species richness in eastern and western Australian canopies: A contribution to the species number debate. *Mem. Queenst. Mus.*, 36:121-131.
- Martín-Piera, F. 1998. Apuntes sobre biodiversidad y conservación de insectos: dilemas ficciones y ¿soluciones? *Bol. Soc. Entomol. Arg.*, Número extraordinario.
- May, R. M. y W. J. Leonard. 1975. Nonlinear aspects of competition between three species. *SIAM J. Appl. Math.*, 29:243-253.
- Miller, R. J. y A. T. Miller. 1986. *Insect-Plant Interactions*. Springer-Verlag, New York, 342 pp.
- Murillo, R. M., J. G. Palacios-Vargas, J. M. Labougge, E. M. Hentschel, J. E. Llorente, K. Luna, P. Rojas y S. Zamudio. 1983. Variación estacional de la entomofauna asociada a *Tillandsia* spp. en una zona de transición biótica, *Southwest. Entomol.*, 8: 292-312.

- Moran, V. C. y T. R. E. Southwood. 1982. The guild composition of arthropod communities in trees. *J. Anim. Ecol.*, 51:289-306.
- Morse, D. R., N. E. Stork y J. H. Lawton. 1988. Species number, species abundance and body length relationships of arboreal beetles in Bornean lowland rain forest trees. *Ecol. Entomol.*, 13:25-37.
- Nadkarni, N. M. y J. T. Longino. 1990. Invertebrates in canopy and ground organic matter in a neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica*, 22: 286-289.
- Nixon, K.C. 1993. Infrageneric classifications of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Ann. Sci. Forest*, 1: 25-34.
- Ohmart, C. P., L. G. Stewart y J. R. Thomas. 1983. Leaf consumption by insects in three *Eucalyptus* forest types in southeastern Australia and their role in short-term nutrients cycling. *Oecologia*, 59:322-330.
- Ozanne, C. M. P. 1996. The arthropod communities of coniferous forest trees. *Selbyana*, 17:43-49.
- Palacios-Vargas, J. G. 1981. Collembola asociados a *Tillandsia* (Bromeliaceae) en el derrame lávico del Chichinautzin, Morelos, México. *Southwest. Entomol.*, 6: 87-98.
- Palacios-Vargas J. G., G. Castaño-Meneses y J. A. Gómez-Anaya. 1998. Collembola from the canopy of a Mexican tropical deciduous forest. *Pan Pac. Entomol.*, 14: 47-54.
- Palacios-Vargas J. G., G. Castaño-Meneses y A. R. Pescador. 1999. Phenology of canopy arthropods of a tropical deciduous forest in western Mexico. *Pan. Pac. Entomol.*, 75.
- Pyle, R., M. Bentzien y P. Opler. 1981. Insect conservation. *Ann. Rev. Entomol.*, 26: 233-258.
- Reynolds, B. C. y D.A. Crossley Jr. 1997. Spatial variation in herbivory by forest canopy arthropods along an evaluation gradient. *Environ. Entomol.*, 26:1232-1239.

- Recher, H. F., J. D. Majer y S. Ganesh. 1996. Seasonality of canopy invertebrate communities in eucalypt forests of eastern and western Australia. *Aust. J. Ecol.*, 21:64-80.
- Riess, H. C. 1956. Insectos productores de agallas entomocecidias de algunos lugares de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 129 pp.
- Rios-Casanova, L. 1993. Variación espacial y temporal de los artrópodos epífitos del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Rios-Casanova, L. y Z. Cano-Santana. 1994. Análisis cuantitativo de los artrópodos epífitos del Pedregal de San Ángel. Pp. 275-281. In: A. Rojo (comp.). *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. UNAM, México.
- Risley, L. S. 1986. The influence of herbivores on seasonal leaf-fall: premature leaf abscission and petiole clipping. *J. Agric. Entomol.*, 3: 152-162.
- Risley, L. S. y D. A. Crossley Jr. 1988. Herbivore-caused greenfall in the southern Appalachians. *Ecology*, 69: 1118-1127.
- Romero, R. y Z. Rojas. 1986. Contribución al conocimiento de las plagas y enfermedades del género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de México. Memorias del VI Coloquio de Investigación. UNAM-SEDUE, México.
- Romero, R. S. 1993. El género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 151 pp.
- Roughgarden, J. y J. Diamond. 1986. Overview: The role of species interactions in community ecology. Pp. 333-343. In: Diamond y Case (eds.). *Community Ecology*. Harper & Row, New York.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México. 432 pp.

- Rzedowski, J y J. M. Medina. 1981. *Guía Botánica de la Parte Alta de la Sierra de Pachuca*. Sociedad Botánica de México, México. 20 pp.
- Rzedowski, J. y G. C. Rzedowski (eds.). 1991. *Flora Fanerogámica del Valle de México*: Vol. I. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N., México. 403 pp.
- Samways, M.J. 1994. *Insect Conservation Biology*. Chapman & Hall, London. 310 pp.
- Simandl, J. 1993. Canopy arthropods on Scots pine: Influence of season and stand age on community structure and the position of sawflies (Diprionidae) in the community. *For. Ecol. Manage.*, 62:85-98.
- Simpson, G. G. 1969. Species density of North American recent mammals. *Syst. Zool.*, 13:57-73.
- Schoener, T. W. y D. Janzen. 1968. Notes on environmental determinants of tropical versus temperate insect size patterns. *Am. Nat.*, 102:207-224.
- Schowalter, T. D. 1985. Adaptations of insects to disturbance. Pp. 235-252. In: S. T. A. Pickett y P.S. White (eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York.
- Schowalter,, T. D. 1994. Invertebrate community structure and herbivory in a tropical rain forest canopy in Puerto Rico following hurricane Hugo. *Source Biotropical*, 26: 312-319.
- Schowalter,, T. D. 1995. Canopy invertebrate community response to disturbance and consequences of herbivory in temperate and tropical forest. *Selbyana*, 16: 41-48.
- Schowalter, T. D. y D. A. Crossley Jr. 1987. Canopy arthropods and their response to forest disturbance. Pp. 207-218. In: D. A. Crossley y W.T. Swank (eds.). *Forest Hydrology and Ecology at Coweeta*. Springer-Verlag, New York.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1995. *Biometry*. W.H. Freeman, New York. 420 pp.
- Southwood, T. R. E., V. C. Moran y C. E. J. Kennedy. 1982. The richness, abundance y biomass of the arthropod communities on trees. *J. Anim. Ecol.*, 51:635-649.

- Stork, N. E. 1987. Guild structure of arthropods from Bornean rain forest trees. *Ecol. Entomol.*, 12:69-80.
- Strong, D. R. 1974. The insects of British trees: community equilibration in ecological time. *Ann. MO Bot. Gard.*, 61:692-701.
- Strong, D. R., J. H. Lawton y T. R. E. Southwood. 1984. *Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms*. Blackwell, Oxford. 420 pp.
- Swank, W. T., J. B. Waide, D. A. Crossley Jr. y R. L. Todd. 1981. Insect defoliation enhances nitrate export from forest ecosystems. *Oecologia*, 51: 297-299.
- Wiens, J. A. 1986. Spacial scale and temporal variation in studies of shrubsteppe birds. Pp. 154-172. In: J. Diamond y T. J. Case (eds.). *Community Ecology*. Harper & Row, New York.
- Winchester, N. N. y R. A. Ring. 1996. Northern temperature coastal sitkal spruce forest with special emphasis on canopies: Studying arthropods in an unexplored frontier. *Northwest Sci.*, 70:94-103.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. 718 pp.