



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Análisis de la depredación pre-dispersión de bellotas en dos especies
de *Quercus* (Fagaceae) del bosque tropical seco en Amatlán,
Morelos, México.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A :

Víctor Jorge Taracena Morales



**DIRECTOR DE TESIS:
Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders
2015**

Ciudad Universitaria, D. F.



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.

HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos del alumno

Taracena
Morales
Víctor Jorge
55-1850-7888
Universidad Nacional Autónoma de
México
Facultad de Ciencias
Biología
308285628

2. Datos del tutor

Dra.
María del Consuelo
Bonfil
Sanders

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Zenón
Cano
Santana

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Ek
del Val
de Gortari

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Jorge Arturo
Meave
del Castillo

6. Datos del sinodal 4

Dr.
Carlos
Martorell
Delgado

7. Datos del trabajo escrito

Análisis de la depredación pre-
dispersión de bellotas en dos
especies de *Quercus* (Fagaceae) del
bosque tropical seco en Amatlán,
Morelos, México.

43 p.
2015

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue realizada gracias al apoyo del Programa UNAM – DGAPA – PAPIIT IN218612.

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias por brindarme el conocimiento y las herramientas necesarias para la realización de esta tesis y para mi futuro como profesionista.

A mi tutora de tesis, la Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders. Porque siempre me cuidaste más allá de lo que se preocupa una asesora por su alumno. Porque sin tu constante apoyo y atención, esta tesis no hubiera podido ser terminada (o me hubiera tardado mucho más en lograrlo). Eres de las mejores tutoras que alguien puede tener.

Al Dr. Josep María Espelta, por proponernos el proyecto que ahora presento como mi tesis. Gracias por todo el apoyo y orientación sobre este tema tan interesante y contribuir en la realización de mi tesis.

A mis sinodales, el Dr. Zenón Cano, la Dra. Ek del Val, el Dr. Jorge Meave y el Dr. Carlos Martorell por tomarse el tiempo de revisar y contribuir a mejorar mi tesis con sus comentarios y correcciones.

Al Dr. Pedro E. Mendoza, al M. en C. Bruno Barrales, a la Biól. Diana Cervantes, al Biól. Alfredo Vázquez, a Daniel Cornú y a mis amigos Edday Farfán, María Fernanda de Alba, María Fernanda Martínez, Esteban Santacruz, Alí Segovia, Mildrette Vázquez, Erick Muñoz y Valeria Petrone por su apoyo en campo y en el laboratorio. Gracias por su compañía, las risas, sus comentarios, las historias, las aventuras, la comida, el café y las galletas que nos tocó compartir durante la realización de mi tesis.

A Karla Bilbatúa por proporcionar los datos para el mapa de la localidad y a Leonardo Calzada por su realización.

A mis profesores del taller, Jorge Meave, Teresa Valverde, Eduardo Pérez, Carlos Martorell, Jaime Zúñiga e Hibraím Pérez, por compartir conmigo su pasión por la ecología y orientarme a lo largo de los cuatro niveles del taller.

A mis profesores que contribuyeron en mi formación como biólogo, sobre todo a Jorge Rojas y Alma Martínez, quienes después de ser mis profesores pasaron a ser muy buenos amigos. Durante su clase me contagiaron su amor y pasión por las plantas y por ustedes las llevo en el corazón y en mi línea de investigación.

A mis compañeros, tanto del laboratorio como del taller, Karina Villa, Olivia Tabares, Jazmín Sánchez, Nabila S. Subaie, Rodrigo Muñoz, Yazmín Miranda, Gonzalo Martínez, Alí Segovia, Valeria Petrone e Irene Zapata por todos los consejos, risas, comilonas y momentos que vivimos juntos. También a Leonardo Calzada quien, aunque no es parte del taller ni del laboratorio, fue un gran compañero durante la realización de mi tesis junto con Rodrigo Muñoz; espero que nuestras metas y proyectos se vuelvan realidad.

A mis mejores amigos, Franco Palacios, Víctor Guerra, Pelu H. Ruíz, Anayansi Sierralta, Abán D'acosta, Karina Santiago, Paloma Araneda y Manuel Casariego, por vivir los mejores momentos de mi licenciatura con ustedes, por estar siempre conmigo en las buenas y en las malas, de mi tesis y de mi vida. Tengo la certeza de que esta amistad seguirá por muchos años más, sin importar qué hagamos ni dónde nos encontremos.

A Saúl Luna, quien me acompaña desde que nos conocimos en secundaria y que juntos nos hemos visto crecer y lograr nuestras metas. Te agradezco tu infinita amistad y espero sigamos siendo amigos durante muchos años más.

A mis amigas de la preparatoria Atzin Pineda, Arantxa López Vallejo, Montse Cortés y Némesis Rodríguez con quienes compartí el sueño de titularme como biólogo un día. Por todas las risas y cosas que hicimos durante nuestro último año en la prepa y por lo que nos depara en el futuro. A mis profesores Juan Hernández y Cosme Aguilar, que sus clases me enamoraron de la biología, pero sobre todo a la profesora Patricia Jiménez Gandera quien fue la primera persona quien me motivó a estudiar biología. Sin tu apoyo tal vez no hubiera estudiado esta hermosa carrera y hubiera terminado en otro lado.

A mi familia, mi mamá Margarita Morales, mi hermana Paloma Taracena, mi padre Jorge Taracena, mi abuela Tania Cisneros -que en paz descanse- y a mi madrina Tatis Cervantes. A lo largo de mi vida siempre estuvieron ahí para apoyarme en todo lo que necesitaba. Gracias por todo. No hubiera podido llegar tan lejos sin su amor y cariño que siempre fueron parte de mis motivantes para seguir adelante.

Si siguiera esta lista, no terminaría nunca porque, a lo largo de mi vida y mi licenciatura, tuve la suerte de convivir con muchas personas increíbles que me quieren y se preocupan por mí. Personas de quienes aprendí algo y que forman parte de mis recuerdos de la carrera y de mi formación como biólogo y como persona.

Gracias a todos.

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
I. INTRODUCCIÓN.....	2
1.1. DEPREDACIÓN PRE-DISPERSIÓN DE SEMILLAS.....	2
1.2. DEPREDACIÓN PRE-DISPERSIÓN DE BELLOTAS POR GORGOJOS.....	4
II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....	8
III. MÉTODOS.....	10
3.1. ÁREA DE ESTUDIO	10
3.2. SISTEMA DE ESTUDIO	12
3.3. TRABAJO DE CAMPO	14
3.4. TRABAJO DE GABINETE	14
3.5. ANÁLISIS DE DATOS.....	15
IV. RESULTADOS	18
V. DISCUSIÓN.....	27
VI. CONCLUSIONES.....	34
VII. REFERENCIAS.....	36
VIII. ANEXOS.....	43

Citar esta tesis como: Taracena, V. 2015. Análisis de la depredación pre-dispersión de bellotas en dos especies de *Quercus* (Fagaceae) del bosque tropical seco en Amatlán, Morelos, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 43 pp.

RESUMEN

La depredación pre-dispersión ocurre antes de que el fruto o semilla se desprenda de la planta. En los encinos (género *Quercus*) esta depredación la realizan, entre otros, las larvas de gorgojos (Coleoptera: Curculionidae) que consumen de manera endógena a la bellota. Se ha propuesto que el tamaño de la bellota es un factor decisivo en la depredación, ya que las semillas grandes pueden saciar al depredador antes de que consuma al embrión; sin embargo son también más llamativas, están más tiempo expuestas a la depredación y pueden albergar a más de una larva –fenómeno conocido como superinfestación. En este trabajo se analizaron las diferencias en la depredación pre-dispersión de bellotas en *Quercus magnoliifolia* y *Q. glaucoides*, especies de encinos dominantes en Amatlán, Morelos. Se recolectaron en total 2,076 bellotas de ambas especies durante 2013; se estimó su volumen y a lo largo de un mes se registró la salida y el peso de las larvas de cada bellota. Con los datos obtenidos se construyeron modelos lineales generalizados mixtos para analizar el efecto de la especie y del tamaño de la bellota en la probabilidad de que una semilla sea infestada y en el grado de superinfestación. También se analizó el efecto de la especie de encino, el tamaño de la bellota y la superinfestación en la supervivencia de la semilla y el tamaño de la larva.

Se encontró que el tamaño de las bellotas y el porcentaje de bellotas depredadas por gorgojos fue significativamente mayor en *Q. magnoliifolia* ($4.27 \pm 2.02 \text{ cm}^3$; 38.3 %) que en *Q. glaucoides* ($1.22 \pm 0.50 \text{ cm}^3$; 25.0 %). La probabilidad de infestación, el grado de superinfestación y la supervivencia de la semilla aumentaron con el tamaño de la bellota en ambas especies. Las variables analizadas no tuvieron efecto significativo en el tamaño de la larva, probablemente debido a la presencia de larvas de varias especies de gorgojos en las dos especies de encinos. Los resultados permiten concluir que las especies de *Quercus* estudiadas responden de manera diferente a esta depredación: aunque *Q. magnoliifolia* tuvo un mayor porcentaje de bellotas depredadas que *Q. glaucoides*, la supervivencia del embrión después de la depredación fue mayor que en *Q. glaucoides*, cuyas bellotas más pequeñas escaparon a la depredación, aunque en la mayoría de las bellotas infestadas el embrión se perdió.

I. INTRODUCCIÓN

Uno de los procesos más relevantes para la permanencia de los bosques es su regeneración. Este es un proceso ecológico multifacético, pues comprende diferentes etapas del desarrollo de las plantas, como la producción, la dispersión y la germinación de las semillas, el establecimiento de las plántulas, así como la floración y la fructificación de los individuos adultos (Johnson et al., 2002). Los requerimientos para la regeneración pueden diferir entre especies, ya que la producción de semillas, el éxito en la germinación y la resistencia de plántulas e individuos jóvenes a diferentes tipos de estrés varían entre especies (Larsen y Johnson, 1998). Antes de su dispersión, la cantidad de frutos y semillas viables en una población puede verse afectada por la abscisión prematura o la herbivoría de las flores, las limitaciones en la polinización o la fertilización, la abscisión de frutos inmaduros y la depredación pre-dispersión de los frutos y semillas (Crawley, 2000; Fukumoto y Kajimura, 2000; Johnson et al., 2002; Swiecki y Bernhardt, 2006; Siepielski y Benkman, 2008).

1.1. Depredación pre-dispersión de semillas

La depredación pre-dispersión es el consumo total o parcial de semillas, que ocurre antes de que se desprendan de la planta. Es llevada a cabo por insectos pequeños especializados respecto a la especie vegetal que depredan o el tipo de recurso que consumen (Crawley, 2000; Siepielski y Benkman, 2008; Espelta, et al., 2009a, b). Estos insectos suelen desarrollarse por completo, o sólo en algunas etapas, en el interior de la semilla, donde consumen de manera parcial o total los cotiledones y, en algunos casos, el eje embrionario, matando a la semilla (Janzen, 1971; Crawley, 2000; Jiménez et al., 2005; Espelta et al., 2009b). Este tipo de depredación puede reducir la adecuación de las plantas al limitar el número de semillas viables que producen los individuos adultos. Las diferencias en el impacto que tiene este tipo de depredación entre distintas especies puede deberse a diferencias en la abundancia de las semillas o en la capacidad de éstas para disminuir la infestación por insectos, mediante diferentes mecanismos de defensa

(físicos o químicos) o de tolerancia a la depredación (Bonal et al., 2007). Estas diferencias pueden modificar el reclutamiento y determinar la abundancia relativa de las especies que coexisten en una comunidad (Crawley, 2000; Espelta et al., 2009b).

Muchos depredadores pre-dispersión no consumen las semillas por completo. En algunos casos se ha mostrado que los tejidos de reserva presentes en las semillas grandes permiten saciar al depredador antes de que el eje embrionario sea consumido (Mack, 1998; Bonal et al., 2007; Espelta et al., 2009a, b). En estos casos, el fenómeno de saciación no evita el consumo de las semillas, pero sí reduce las consecuencias negativas de la depredación (Bonal et al., 2007). A pesar de estas evidencias, el efecto del tamaño de la semilla en la depredación pre-dispersión no está del todo claro, ya que, aunque se ha planteado que las semillas grandes tienen mayor probabilidad de sobrevivir a la depredación pre-dispersión, también se ha propuesto que pueden sufrir mayor depredación pre-dispersión que las semillas pequeñas por dos razones. En primer lugar, y de acuerdo con la teoría del forrajeo óptimo, el depredador tiene preferencia por semillas grandes respecto a las pequeñas (Charnov, 1976); en segundo lugar, porque las semillas más grandes pueden albergar tanto insectos de talla grande como pequeña (Mucunguzi, 1995; Bonal y Muñoz, 2008, 2009).

No sólo la depredación pre-dispersión ejerce una presión selectiva sobre el tamaño de la semilla, ya que existen otras disyuntivas (*trade-offs*) que enfrentan las plantas. Por ejemplo, se ha planteado que la producción de semillas grandes implica una disminución en el número de semillas producidas, ya que no es posible maximizar simultáneamente el tamaño y la cantidad de semillas (Fenner y Thompson, 2005). Por ejemplo, se ha observado que en *Quercus ilex* y *Q. humilis*, especies que coexisten en el norte de España, la producción de un gran número de bellotas es un mecanismo más efectivo contra la depredación pre-dispersión que la producción de bellotas grandes. En este caso, las diferencias en el número y el tamaño de bellotas pueden resultar en diferencias en el reclutamiento de las especies que coexisten (Espelta et al., 2009b).

La abscisión de hojas, frutos o semillas infestadas por insectos es otro mecanismo de defensa que impide la inversión de más recursos de la planta en estructuras que han sufrido daño por depredación (Yu et al., 2003). La abscisión de los frutos y la supresión de su crecimiento pueden ahorrar recursos que de otra manera se desperdiciarían en semillas infestadas o no viables (Bonal y Muñoz, 2008). Por ejemplo, se ha reportado que el crecimiento de las bellotas de *Quercus ilex* se detiene y se abortan cuando son infestadas, lo que causa que los frutos infestados sean en promedio más pequeños que los frutos sanos. En este caso, la abscisión de frutos y semillas puede reducir el impacto negativo de los insectos granívoros en los años siguientes, al constreñir el crecimiento de las larvas, disminuyendo así la supervivencia y fecundidad de los gorgojos (Bonal y Muñoz, 2008).

Otro factor que puede influir en los niveles de depredación pre-dispersión de las semillas es la temporalidad en la producción de los frutos en relación con la reproducción de sus depredadores (Espelta et al., 2009a). Por ello, la interacción entre el tamaño de la semilla, la fenología reproductiva del árbol y las características de los depredadores es compleja y debe ser considerada en conjunto para evaluar el resultado ecológico de la depredación de semillas por insectos (Espelta et al., 2009a).

1.2. Depredación pre-dispersión de bellotas por gorgojos.

En el género *Quercus* (encinos, robles), la mayor parte de la depredación pre-dispersión se debe a los gorgojos (Coleoptera: Curculionidae) del género *Curculio* y *Conotrachelus*, cuyas hembras ovipositan en las bellotas poco antes de que alcancen la madurez (Jiménez et al., 2005). Existen además otros depredadores como las polillas del género *Cydia* (Lepidoptera: Tortricidae) y las avispas formadoras de agallas (Hymenoptera: Cynipidae) que depredan en menor proporción a las bellotas (Johnson et al., 2002).

Se piensa que las especies pequeñas de gorgojos pueden atacar tanto a las bellotas grandes como a las pequeñas y llevar a cabo la infestación antes de que lo hagan las

especies de mayor tamaño (Espelta et al., 2009a). Por lo tanto, el tamaño relativamente pequeño de algunas especies de gorgojos puede estar asociado con un nicho trófico más amplio que el de las especies más grandes, en las que el tamaño de la bellota es un factor decisivo para la elección del hospedero. Esta selección de las bellotas de acuerdo con el tamaño y la fenología puede determinar cuáles especies de curculiónidos atacan a las distintas especies de *Quercus* que coexisten en una localidad (Espelta et al., 2009a; Bonal et al., 2011).

La disponibilidad de semillas para la oviposición de estos insectos varía con las fases de la fenología de la planta y del fruto (Jiménez et al. 2005, 2008; Bonal y Muñoz, 2008). El número de bellotas infestadas y la densidad larvaria pueden fluctuar significativamente entre años debido a variaciones en las condiciones climatológicas, a las relaciones con otros carpófagos o la disponibilidad de frutos (Jiménez et al., 2008). Sin embargo, los niveles de infestación de las bellotas por estos gorgojos pueden ser muy altos, por ejemplo, entre 95 y 100 % de los árboles portadores de frutos de *Quercus ilex* de la península ibérica se encuentran infestados por *Curculio elephas* (Jiménez et al., 2008).

En México los pocos datos disponibles muestran que la infestación de bellotas también puede ser muy alta. Acosta et al. (2006) evaluaron la supervivencia de una cohorte de 1,735 bellotas de *Quercus mexicana* durante cuatro meses y encontraron que 540 semillas (31.1 %) murieron a causa de la depredación realizada por cuatro especies de gorgojos del género *Curculio*, siendo éste el factor más importante de la mortalidad de la cohorte. Sólo 57 bellotas resultaron sanas al final del periodo, en tanto que el resto murieron a causa de otros depredadores o agentes patógenos. Por su parte, González-Salvatierra et al. (2014) encontraron que 70 % de las bellotas de una población de *Q. polymorpha* eran inviábiles y de éstas, casi todas (96.3 %) estaban infestadas por insectos, en su mayoría larvas del género *Curculio*.

Las larvas de *Curculio* terminan su desarrollo dentro de la semilla. Este hecho puede constreñir el tamaño final de la larva (Bonal y Muñoz, 2008, 2009), ya sea porque la oviposición se lleve a cabo en semillas pequeñas (Espelta et al., 2009) o porque la

abscisión de bellotas antes de que alcancen su madurez impide que las larvas alcancen su tamaño máximo (Yu et al., 2003; Bonal y Muñoz, 2008, 2009). Aunque las hembras suelen ovipositar sólo una larva por bellota, cuando el número de bellotas sin infestar disminuye, una bellota puede albergar más de una larva, debido a la oviposición de varias hembras. Este fenómeno se conoce como superinfestación. El riesgo de superinfestación se incrementa con el tiempo, pues el número de hembras aumenta a lo largo de la temporada, mientras que el número de bellotas sin infestar decrece (Bonal y Muñoz, 2008). Cuando se presentan altos grados de superinfestación, el tamaño de las larvas decrece, debido a la competencia entre ellas por el alimento, que es más limitado mientras más pequeña sea la bellota (Bonal y Muñoz, 2008).

Por lo tanto, el tamaño de la bellota y la superinfestación son factores determinantes del tamaño de la larva (Bonal y Muñoz, 2008, 2009). Se ha mostrado en algunas especies de gorgojos que el tamaño de la larva es un factor clave en su historia de vida, y que está fuertemente relacionado con la supervivencia durante la diapausa, el tamaño del adulto y el potencial de fecundidad de la hembra (Bonal y Muñoz, 2008; Bonal et al., 2011).

Las bellotas dañadas por larvas de insectos pueden germinar si el eje embrionario (el hipocótilo y la radícula de la semilla) han sobrevivido cuando el consumo cesa, por lo que el impacto de éste en el establecimiento (i. e., la germinación y el crecimiento inicial) de las plántulas puede estar mediado por el tamaño de la semilla (Fukumoto y Kajimura, 2000). Por ejemplo, un estudio previo demostró que las semillas grandes de dos especies de encinos mexicanos, *Quercus rugosa* y *Q. laurina*, tienen una mayor probabilidad de germinar y producir una plántula viable cuando pierden la mitad de sus cotiledones que las semillas pequeñas que sufren una pérdida equivalente (Bonfil, 1998).

A la fecha, hay muy pocos estudios que analicen la depredación pre-dispersión por curculiónidos en las especies mexicanas de *Quercus*: un ejemplo de éstos son los estudios de Acosta et al. (2006) y González-Salvatierra et al. (2014) antes mencionados. Además, debido a que esta interacción tiene consecuencias importantes para las poblaciones de

estos coleópteros y para las de los encinos, es relevante analizarla y establecer si existe una mayor infestación por gorgojos en ciertas especies de encinos, las posibles causas de dichas diferencias, y las consecuencias que tiene la variación en el tamaño de las semillas desde la perspectiva tanto del insecto como de la planta.

Asimismo, la diversidad de especies del género *Curculio* en México y su interacción con las diferentes especies de *Quercus* que depredan no es bien conocida. En el único estudio publicado sobre este género de escarabajos se describen alrededor de 27 especies para México y Centroamérica, y se reporta que una misma especie de gorgojo puede encontrarse en diferentes especies de encinos (Gibson, 1977), lo que sugiere que la interacción entre estos grupos biológicos no es muy específica. Por ello, es relevante estudiar el impacto de la depredación pre-dispersión por gorgojos en las distintas especies y poblaciones de *Quercus* que coexisten en una misma localidad, y el papel que tiene el tamaño de la semilla en esta interacción.

El fenómeno de la depredación pre-dispersión ha sido muy poco estudiado en los encinos mexicanos, y resulta relevante conocerlo para ahondar en el conocimiento de dicha interacción en distintos contextos. También resulta útil para incrementar el conocimiento de la biodiversidad y funcionamiento de los bosques templados de México, e integrar la información obtenida en el diseño de planes de manejo apropiados para dichos bosques. Por lo tanto, en este estudio nos planteamos analizar la interacción de dos especies de encinos (*Q. magnoliifolia* y *Q. glaucooides*) con los insectos que consumen sus bellotas.

II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general de este trabajo es analizar los niveles de depredación pre-dispersión de bellotas en dos especies de encinos (*Quercus magnoliifolia* y *Q. glaucoides*) dominantes en los encinares secos del centro de México.

Los objetivos particulares que se formulan para este estudio son los siguientes:

1. Cuantificar la depredación pre-dispersión en estas dos especies y analizar su relación con el tamaño de las bellotas.
2. Evaluar si la superinfestación difiere entre especies, y el papel que tiene el tamaño de las bellotas en esta diferencia.
3. Determinar si la probabilidad de que una semilla sobreviva a la depredación depende de la especie de encino, del tamaño de las bellotas o de la superinfestación de las mismas.
4. Determinar la relación entre el peso de la larva al emerger, el tamaño de la bellota y la superinfestación, y si esta relación difiere entre las especies de encinos.

Para ello se formularon las siguientes hipótesis y predicciones:

1. Las hembras de gorgojos seleccionan bellotas grandes para ovipositar, porque tienen más recursos disponibles para que las larvas se alimenten. Por lo tanto, el porcentaje de infestación será mayor en la especie cuyas bellotas sean más grandes, y al interior de una especie, la probabilidad de que una bellota sea infestada se incrementará con el tamaño.
2. Las bellotas más grandes tienen recursos energéticos suficientes para alimentar a dos o más larvas sin que estas compitan por el alimento. Por lo tanto se espera que el grado de superinfestación sea mayor en la especie con bellotas más grandes y que, al interior de una especie, el número de larvas dentro de una bellota sea mayor en las grandes que en las pequeñas.

3. Las bellotas más grandes pueden saciar a la(s) larva(s) antes de que consuman el eje embrionario, lo que permite que la semilla sobreviva a la depredación. Por lo tanto, la probabilidad de que una semilla sobreviva a la depredación será mayor mientras más grande sea la bellota y/o el grado de superinfestación sea menor. Asimismo, en la especie con bellotas más grandes será menor la depredación del eje embrionario y la consecuente muerte de la semilla.
4. El tamaño final de la larva puede estar limitado por la cantidad de recursos disponibles y la competencia por alimento. Por lo tanto, las larvas tendrán un mayor tamaño cuando se desarrollen en la especie con bellotas más grandes, en bellotas grandes que en pequeñas al interior de una especie y sin la presencia de otras larvas en la misma bellota.

III. MÉTODOS

3.1. Área de estudio

Localización. La zona de estudio se ubica en el territorio de la comunidad de Amatlán de Quetzalcóatl, poblado perteneciente al municipio de Tepoztlán, en el estado de Morelos, México (Fig. 1). Geográficamente se ubica entre las latitudes extremas 19° 00' 00" y 18° 55' 37.2" N, y las longitudes 99° 00' 43.2" y 99° 03' 28.8" O, en un gradiente altitudinal de 1,600 a 1,950 m s.n.m. (INEGI, 1998).

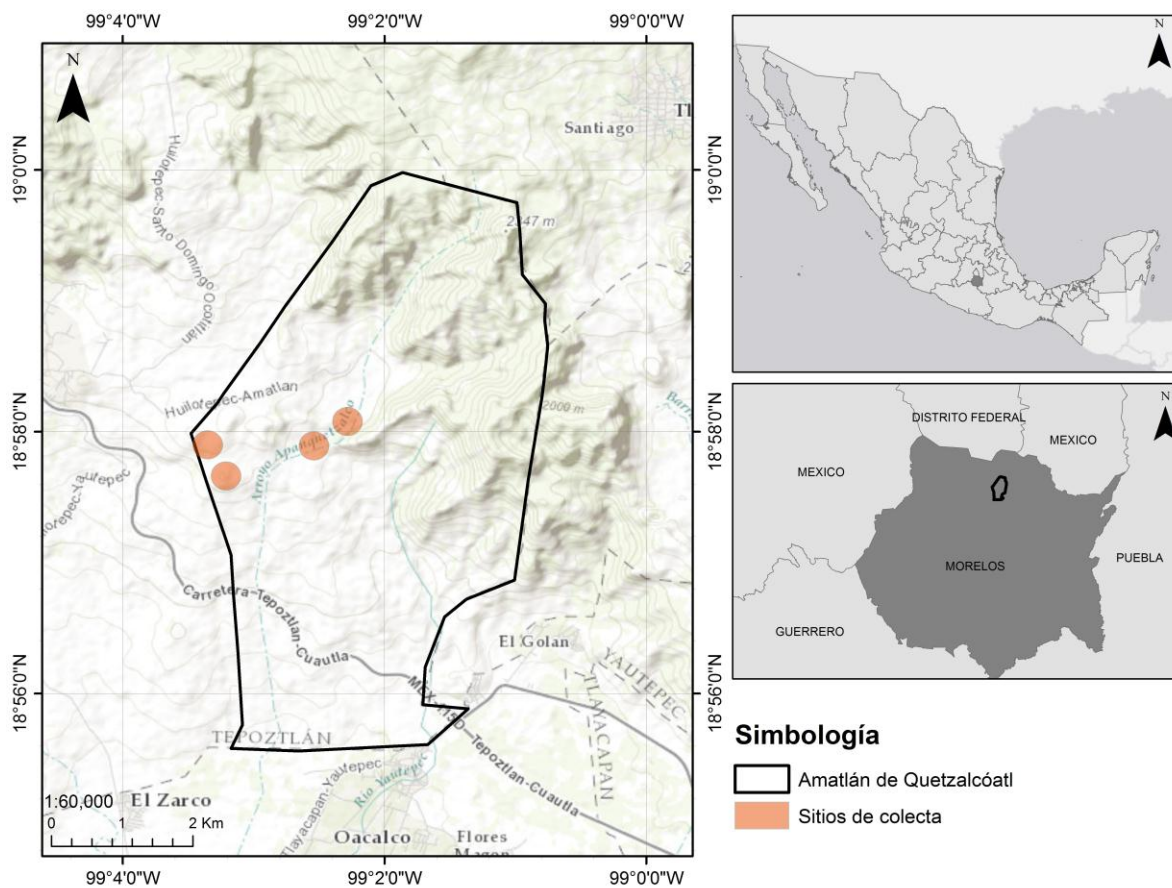


Figura 1. Mapa donde se muestra el territorio de la comunidad de Amatlán de Quetzalcóatl, Tepoztlán, Morelos. Se muestran los sitios donde se recolectaron las bellotas con círculos naranja.

La zona forma parte de la formación geológica de Tepoztlán, compuesta principalmente por detritos volcánicos andesíticos depositados en capas de espesor variable, de 50 cm a más de 10 m (Gómez-Salazar y Chong-de la Cruz, 1985). De manera particular, la localidad se encuentra en su mayoría sobre rocas formadas por depósitos de detritos aluviales (CETENAL, 1975). El feozem háplico es el tipo de suelo más extenso, mientras que el acrisol órítico, litosol, regosol éútrico y vertisol pélico se encuentran en menor proporción (DGG, 1983).

Clima. Según los datos de la estación climatológica de Totolapan (18° 59' 15" N y 98° 55' 12" O), la más cercana a la localidad de Amatlán, en la zona predomina un clima semicálido subhúmedo con lluvias en verano ((A)C(w₂'')(w)a(i')g; García, 1981). La temperatura media anual oscila entre 18 y 22 °C y presenta un régimen de lluvias en verano con una precipitación anual promedio de 1365 mm y canícula en julio-agosto (CONANP, 2008).

Vegetación. En el territorio de Amatlán predominan zonas destinadas a la agricultura de temporal y los pastizales inducidos para la cría de ganado en la partes bajas, sin embargo en las montañas y lomeríos se conservan sitios con bosque de pino-encino, bosque de encino y parches de bosque tropical caducifolio (CETENAL, 1976).

En los encinares que se desarrollan sobre la formación geológica de Tepoztlán se han reportado seis especies de encinos (*Quercus castanea*, *Q. obtusata*, *Q. glabrescens*, *Q. glaucoides*, *Q. laurina* y *Q. rugosa*; Block, 2012). Sin embargo, en recorridos realizados en la zona, registramos la presencia de tres especies más (*Q. splendens* y *Q. candicans* al norte y *Q. magnoliifolia* al sur), lo que da un total de nueve especies registradas hasta la fecha en la zona. De las especies antes mencionadas, *Q. magnoliifolia* y *Q. glaucoides* predominan en el ecotono entre los bosques de encinos y el bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1981), zonas del territorio de Amatlán donde se llevó a cabo el presente estudio.

3.2. Sistema de estudio

El género *Quercus* L. es uno de los más representativos de plantas leñosas en el hemisferio norte y se distribuye ampliamente en América del Norte (Nixon, 1993). México es considerado el centro de diversidad del género en el hemisferio occidental, con 150-160 especies (Rzedowski, 1981; Nixon, 1993; Valencia-A., 2004). El género tiene una distribución amplia en la República Mexicana y constituye el elemento dominante en comunidades propias de varios sistemas montañosos, concentrándose en los del centro y sur del país, como el Eje Volcánico Transmexicano (EVT; Rzedowski, 1981; Nixon, 1993). Los bosques de encino, junto con los bosques de pino, constituyen gran parte de la cubierta vegetal de zonas con climas templados subhúmedos y húmedos (Rzedowski, 1981; Nixon, 1993); estos bosques tienen valor económico a nivel local y proporcionan hábitat a un gran número de especies animales (Rzedowski, 1981; Nixon, 1993).

A pesar de ser considerado como un género de clima templado, algunas especies de encinos se extienden hasta climas tropicales y subtropicales. Exhiben diversas formas de crecimiento, que van desde arbustos bajos y rizomatosos, generalmente en laderas secas y picos de alta montaña, hasta árboles de gran tamaño con raíces provistas de contrafuertes (Nixon, 1993).

El presente estudio se centra en las especies dominantes de los encinares secos de la región de Amatlán, *Q. magnoliifolia* y *Q. glaucoides*, cuyas características principales se describen a continuación, con base en los datos de Valencia-A. (1995):

Quercus magnoliifolia Née. Se distribuye en un amplio gradiente altitudinal, de 170 a 2200 m, formando parte de bosques mixtos, bosques de encino y del ecotono con el bosque tropical caducifolio. Los árboles alcanzan hasta 25 m de alto y presentan hojas con láminas coriáceas, obovadas y grandes (10.4-39 cm de largo por 6-24.5 cm de ancho). Florecen entre marzo y abril, y los frutos maduran relativamente rápido, entre mayo y julio. Esta especie produce bellotas ovoides de gran tamaño, que miden entre 18 y 33.8 mm de largo por 11 a 22 mm de ancho.

Quercus glaucoides M. Martens et Galeotti. Se desarrolla entre 550 y 1900 m, en sitios generalmente semi-cálidos y secos, ocasionalmente húmedos. Predomina en el ecotono entre encinares y bosque tropical caducifolio. Los árboles alcanzan hasta 15 metros de alto; presentan hojas con láminas coriáceas obovadas, elípticas u oblanceoladas de color verde grisáceo (3-17 cm de largo por 2.5-11.7 cm de ancho). Florecen de marzo a mayo y sus frutos maduran de julio a noviembre. Las bellotas de esta especie son elipsoides a ovoides que miden entre 13.2 y 18 mm de largo por 9 a 11.5 mm ancho.

El género *Curculio* se distribuye ampliamente en el Reino Holártico. La mayoría de las especies son depredadoras de semillas durante su etapa larvaria (Hughes y Vogler, 2004; Jiménez et al., 2005; Bonal et al., 2011) y se desarrollan dentro de los frutos de algunas especies de encinos (*Quercus* spp), camelias (*Camelia* spp) y otros árboles de la familia Fagaceae, alimentándose de los cotiledones de las semillas (Soria et al., 1999; Hughes y Vogler, 2004; Jiménez et al., 2005; Bonal et al., 2011). Cuando la larva termina de alimentarse, sale de la semilla y se entierra en el suelo, donde puede pasar en diapausa entre uno y tres años antes de pupar y completar su desarrollo (Jiménez et al., 2005), emergiendo del suelo como adulto.

Las especies de este género, en especial las hembras, presentan extremidades alargadas y rostrum extendido (Hughes y Vogler 2004; Toju y Sota, 2006; Bonal et al., 2011); las mandíbulas se ubican al final de éste y son usadas para perforar un hoyo en la cubierta de la semilla para luego usarlo para introducir un huevo (Desouhant et al., 2000; Bonal y Muñoz 2008, 2009; Bonal et al., 2011). Las hembras del género *Curculio* son capaces de seleccionar a la bellotas por su tamaño, y se distribuyen entre los árboles atendiendo al tamaño del fruto, agregándose en aquéllos que presentan frutos de mayor talla (Soria et al., 2005; Jiménez et al., 2008).

Se ha propuesto que el largo del rostrum es un rasgo adaptativo que determina el tipo de semillas que pueden sujetar y penetrar para la ovoposición (Hughes y Vogler, 2004; Toju y Sota, 2006); sin embargo, Bonal et al. (2011) reportan que el tamaño del cuerpo de *C. elephas* y *C. glandium*, especies que depredan a *Quercus ilex* y *Q. humilis*,

determina el tamaño del fruto en el que pueden ovipositar. Se ha sugerido que otros factores decisivos para la selección de bellotas son la calidad y su grado de madurez (Jiménez, 2003; Jiménez et al., 2008). Las primeras puestas de *C. elephas* comienzan cuando el tamaño medio de las bellotas alcanza el 90 % de su valor final, lo que permite asegurar que las larvas tengan recursos alimenticios suficientes para desarrollarse dentro del fruto (Bonal y Muñoz, 2008; Jiménez et al., 2008).

3.3. Trabajo de campo

Durante mayo y junio de 2013 se llevaron a cabo cuatro salidas para seleccionar árboles de ambas especies que estuvieran fructificando, cuyas copas no se traslaparan con las de otros árboles (i. e., que estuvieran aislados) y en terrenos relativamente planos, con el fin de asegurar que las bellotas que se recolectaran del suelo pertenecieran al árbol seleccionado. Se hizo un seguimiento de cada individuo durante su época de fructificación, descartando aquéllos que abortaron la mayoría de sus bellotas o cuya producción fuera menor de 30 bellotas visibles en el árbol. De los 25 árboles inspeccionados, se eligieron 19 que cumplieron con los criterios que se plantearon; nueve de *Quercus magnoliifolia* y diez de *Q. glaucooides* (Anexo 1).

Entre junio y octubre de 2013 se visitaron periódicamente los árboles seleccionados para recolectar las bellotas caídas al momento de la visita. Se tomó una muestra de bellotas al azar, proporcional a la cantidad de bellotas producidas por el árbol y se registró la fecha de recolección y el árbol del que provenían.

3.4. Trabajo de gabinete

Se midió el largo (desde la base hasta el ápice de la bellota) y el ancho (en la zona más ancha de la bellota y perpendicular al largo), con un vernier digital y se registró el peso de

cada una. Con las medidas de largo y ancho se estimó el volumen de cada bellota usando la siguiente ecuación:

$$V = \frac{4}{3} \pi r_1 r_2^2$$

donde r_1 es el radio del largo de la bellota y r_2 el radio del ancho. A cada bellota se le asignó un número y se colocó en una de las cavidades de un molde de plástico para hacer hielos, de forma que cuando las larvas emergieran, permanecieran en la cavidad y se pudiera saber de cuál bellota provenían; lo cual se facilita debido a que las larvas son ápodas. Las bellotas se mantuvieron en los moldes durante un mes a partir de la recolección y se registró la fecha de emergencia de la larva, su peso y la bellota de la cual salió. Cada larva fue colocada en un microtubo transparente de 2 ml y conservada en alcohol al 96 %.

Transcurrido un mes más, se abrió cada bellota con la finalidad de registrar si quedaba alguna larva (viva o muerta) en su interior, y para limpiar las heces y los restos de bellota para registrar si el eje embrionario había sido consumido, con la finalidad de saber si la semilla había sobrevivido a la depredación. Las bellotas se clasificaron en sanas o infestadas; las infestadas se dividieron en categorías según su depredador: *Curculio* sp., *Cydia* sp., Hymenoptera, *Curculio* + *Cydia* (i.e., las bellotas depredadas tanto por gorgojos como por cidias) e indeterminado (bellotas que fueron depredadas, posiblemente por gorgojos, pero en las que no se registró la salida de la larva). Las larvas se identificaron con base en sus características morfológicas y el tipo de heces.

3.5. Análisis de datos

Mediante un remuestreo de tipo Bootstrap (usando 1,000 iteraciones) se construyeron intervalos de confianza de 95 %, con la finalidad de determinar si había diferencias significativas en el promedio del tamaño de las bellotas entre ambas especies. Se calculó el porcentaje total de bellotas infestadas y el porcentaje de las infestadas por larvas de

Curculio, y de igual manera, por medio de remuestreos de tipo Bootstrap, se calcularon intervalos de confianza de 95 % para determinar si había diferencias significativas entre los porcentajes de infestación totales y por *Curculio*.

Para examinar cada una de las hipótesis formuladas se construyeron modelos lineales generalizados y modelos lineales generalizados con efectos mixtos (GLM y GLMM respectivamente) incluyendo la variable árbol como factor aleatorio. Con base en el criterio de información de Akaike (AIC; Burnham y Anderson, 2004) se seleccionaron aquellos modelos con el menor valor de AIC y $\Delta AIC > 2$ respecto a los otros modelos. En los casos donde la diferencia ΔAIC fue igual o menor a dos, se seleccionó el modelo más simple (i. e., con el menor número de variables). Todos los análisis y modelos fueron construidos en R (versión 3.1.0; R Core Team, 2008), usando los paquetes estadísticos de stats, lme4 y MASS.

Infestación de bellotas. Para probar si la especie de árbol y el tamaño de la bellota influyen en la probabilidad de que una bellota sea infestada, se construyó un GLMM con variable de respuesta binomial (sana, infestada) y como variables explicativas a la especie de encino y el tamaño de la bellota.

Grado de superinfestación. Para probar si la especie de encino y el tamaño de la bellota tienen un efecto sobre el número de larvas que crecen en una misma bellota (grado de superinfestación), se construyó un GLMM con una variable de respuesta binomial negativa (número de larvas por bellota), en función de la especie de encino y el tamaño de la bellota, como variables explicativas.

Supervivencia de la semilla. Para determinar qué efectos tiene la especie, el tamaño de la bellota y el grado de superinfestación en la supervivencia de la semilla (definida por la presencia de un eje embrionario intacto), se construyó un GLMM con variable de respuesta binomial (semilla viva, muerta), y como variables explicativas a la especie de encino, al tamaño de la bellota y al número de larvas por bellota.

Tamaño de la larva. Para analizar el efecto de la especie, el tamaño de la bellota y el número de larvas por bellota (variables explicativas) en el peso promedio de las larvas de una bellota (variable de respuesta), se usó un GLMM con variable de respuesta gaussiana.

IV. RESULTADOS

Se recolectaron un total de 2,076 bellotas, 670 de *Quercus magnoliifolia* y 1,406 de *Q. glaucoides* (Cuadro 1). El tamaño promedio de las bellotas de *Q. magnoliifolia* (4.27 ± 2.02 d.e.) fue significativamente mayor que el de *Q. glaucoides* (1.22 ± 0.50 ; Cuadro 1). De las bellotas recolectadas se obtuvo un total de 1,383 larvas de Curculionidae, 713 provenientes de *Q. magnoliifolia* y 670 de *Q. glaucoides*.

Infestación de las bellotas. El porcentaje total de depredación pre-dispersión fue significativamente mayor en *Q. magnoliifolia* ($91.4 \% \pm 2.1 \%$, promedio \pm I.C. 95 %), que en *Q. glaucoides* ($63.9 \% \pm 2.5 \%$; Fig. 2). La mayoría de las bellotas fueron depredadas por gorgojos, mientras que alrededor de 20 % lo fueron por otros organismos, entre los que sobresalen las larvas del género *Cydia* (Lepidoptera). *Quercus magnoliifolia* presentó un mayor porcentaje de bellotas depredadas por larvas de *Cydia* y por *Cydia* + gorgojos que *Q. glaucoides*; además esta especie tuvo mayor porcentaje de infestación por larvas de himenópteros (avispas) que *Q. magnoliifolia* (Fig. 3).

Cuadro 1. Volumen promedio (\pm d. e.) y número de bellotas recolectadas por árbol y total por especie. El tamaño de la muestra es proporcional a la cantidad de bellotas producida por el árbol; d. e. = desviación estándar.

<i>Quercus magnoliifolia</i>			<i>Quercus glaucoides</i>		
Árbol	n	Volumen (cm ³) promedio \pm d. e.	Árbol	n	Volumen (cm ³) promedio \pm d. e.
M1	45	2.75 \pm 1.04	G1	56	1.10 \pm 0.43
M3	119	3.05 \pm 1.05	G2	162	1.49 \pm 0.48
M4	84	6.04 \pm 1.90	G3	53	0.99 \pm 0.41
M5	75	2.13 \pm 1.06	G5	355	1.36 \pm 0.48
M7	62	3.93 \pm 1.64	G8	56	0.93 \pm 0.35
M8	61	5.32 \pm 1.43	G9	168	1.29 \pm 0.41
M9	43	6.68 \pm 2.27	G10	140	0.98 \pm 0.34
M10	111	4.74 \pm 1.36	G11	70	1.10 \pm 0.48
M11	70	4.66 \pm 1.72	G13	210	0.83 \pm 0.23
Total	670	4.27 \pm 2.02	G14	136	1.59 \pm 0.64
			Total	1,406	1.22 \pm 0.50

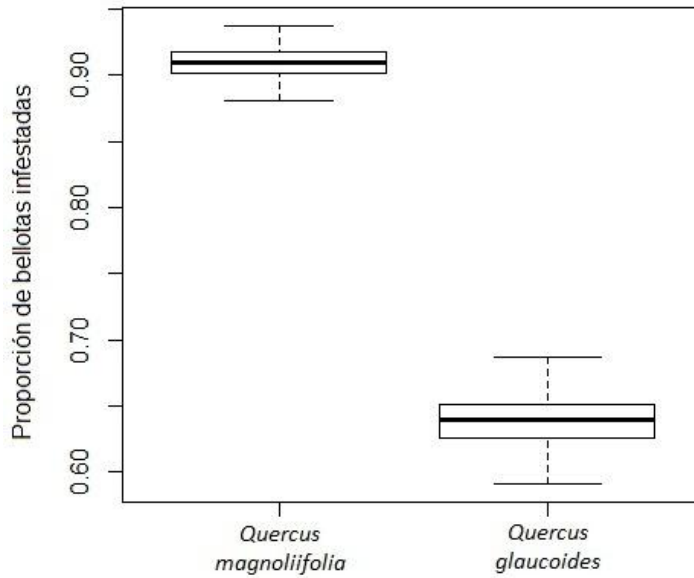


Figura 2. Proporción e intervalos de confianza de la infestación total de bellotas de *Q. magnoliifolia* y *Q. glaucoides*, calculados mediante un remuestreo de tipo Bootstrap. Las líneas gruesas representan la mediana de bellotas depredadas, mientras que los límites superior e inferior de la caja representan el primer y tercer cuartil de la distribución de los datos; los bigotes representan el intervalo de confianza de 95 %.

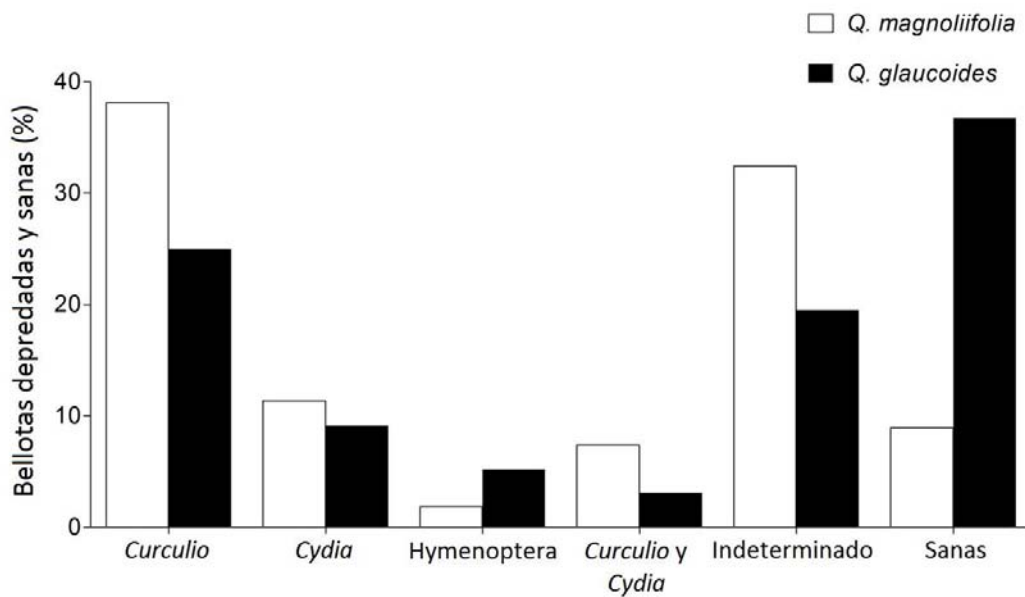


Figura 3. Porcentaje de bellotas infestadas según el tipo de depredador y porcentaje de bellotas sanas en *Quercus magnoliifolia* (n = 670) y *Q. glaucoides* (n = 1,406). La categoría indeterminado (Indet.) representa a bellotas depredadas pero en las que no se pudo registrar la emergencia de ninguna larva.

En el Cuadro 2 se resumen los modelos que se usaron para probar cada hipótesis. Se muestran las variables con las que se construyó cada modelo, su AIC y la diferencia ΔAIC entre cada modelo y el de AIC más bajo.

Cuadro 2. Modelos lineales (GLMM y GLM) usados para probar cada hipótesis. Se resaltan los modelos seleccionados. En la hipótesis de superinfestación y supervivencia de la semilla, el ΔAIC es menor a dos, por lo que se seleccionó el modelo más simple, i.e., con menos parámetros.

Hipótesis	Modelos lineales (GLMM y GLM)	AIC	ΔAIC
Infestación	(sana, infestada) = Tamaño × especie + árbol	1216.9	0
	(sana, infestada) = Tamaño × especie	1399	183.1
Grado de superinfestación	Número de larvas = Tamaño × especie	1879.4	0
	Número de larvas = Tamaño × especie + árbol	1880.1	0.7
Supervivencia de la semilla.	Supervivencia de la semilla = Tamaño × especie × núm. larvas	622.9	0
	Supervivencia de la semilla = Tamaño × especie × núm. larvas + árbol	623.2	0.3
Peso de la larva	Peso de la larva = Tamaño × especie × núm. larvas + árbol	-3,264.8	0
	Peso de la larva = Tamaño × especie × núm. larvas	-3,183.9	80.9

El porcentaje total de bellotas infestadas por larvas del género *Curculio* fue significativamente mayor en *Q. magnoliifolia* (38.3 % \pm 5.4 % I.C. 95 %) que en *Q. glaucoides* (25.0 % \pm 3.0 %; Fig. 4). La variación intraespecífica en el porcentaje de bellotas infestadas fue similar en *Q. glaucoides* (valor mínimo 13.21 %, máximo 50 %, d. e. = 3.7) y en *Q. magnoliifolia* (valor mínimo 15 %, máximo 54.04 %, d. e. = 3.5). En el modelo GLMM construido para calcular la probabilidad de que una bellota sea infestada, la interacción entre la especie de encino y el volumen de la bellota fue significativa (Cuadro 3), lo que indica que el efecto del tamaño no es el mismo en ambas especies.

Como se muestra en la Figura 5, en *Q. magnoliifolia* la infestación por gorgojos se mantuvo alta a lo largo de todo el intervalo de tamaños, con un ligero descenso en los más grandes. Por el contrario, en *Q. glaucoides*, cuyas bellotas son más pequeñas, la probabilidad de infestación se incrementó notablemente con el tamaño, y fue mucho menor en las bellotas más pequeñas (Fig. 5); es evidente también el intervalo más pequeño del tamaño de la bellota en esta especie.

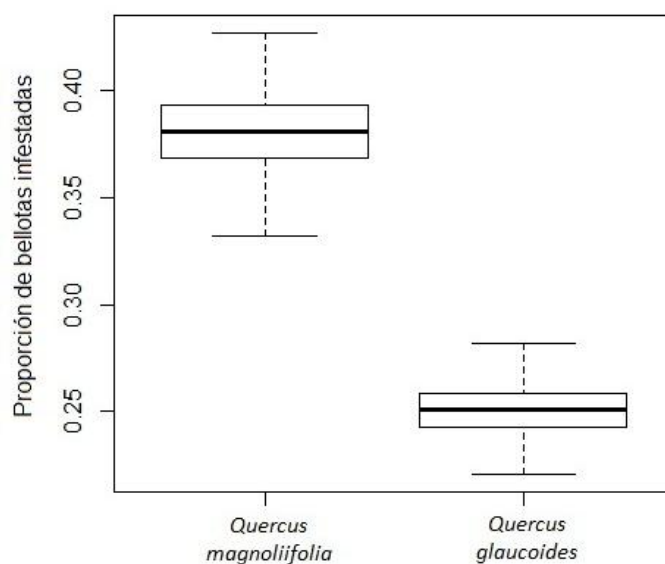


Figura 4. Proporción e intervalos de confianza de la infestación de bellotas por larvas del género *Curculio* en *Q. magnoliifolia* y *Q. glaucoides*, calculados mediante un remuestreo de tipo Bootstrap. Las líneas gruesas representan la proporción de bellotas depredadas, mientras que los límites superior e inferior de la caja representan el primer y el tercer cuartil de la distribución de los datos respectivamente, y los bigotes el intervalo de confianza de 95 %.

Cuadro 3. Resultados del GLMM para determinar el efecto del tamaño de la bellota y la especie de encino sobre la probabilidad de infestación de las bellotas.

	Coefficientes	Error estándar	Valor z	P
Tamaño de bellota	1.440	0.205	7.031	< 0.001
Especie	3.850	0.733	5.253	< 0.001
Tamaño × especie	-1.537	0.230	-6.680	< 0.001

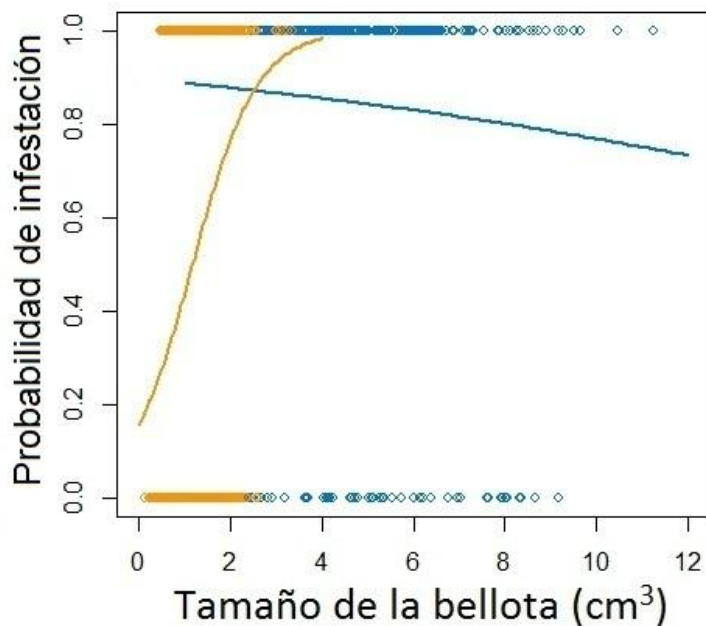


Figura 5. Relación entre el tamaño y la probabilidad de infestación de la bellota. *Quercus magnoliifolia* está representada por líneas y puntos azules, y *Q. glaucooides* por líneas y puntos naranjas.

Grado de superinfestación. De las bellotas de *Q. magnoliifolia* depredadas por gorgojos, más de la mitad (54.8 %) presentó superinfestación, con la presencia de entre dos y 12 larvas en la misma bellota, mientras que en *Q. glaucooides* esta cifra fue bastante menor (39.6 %), siendo seis el número máximo de larvas por bellota de esta especie. Sin embargo, la gran mayoría de las bellotas de *Q. magnoliifolia* albergaron como máximo seis larvas, y sólo en 4% de ellas se presentaron más de seis.

Se encontró un efecto significativo del tamaño de la bellota y su interacción con la especie, y marginalmente significativo de la especie sobre el grado de superinfestación de una bellota (Cuadro 4). En ambas especies el número de larvas por bellota aumentó conforme se incrementó el tamaño de la bellota, pero la pendiente fue mayor en *Q. glaucooides* que en *Q. magnoliifolia* (Figura 6).

Cuadro 4. Resultados del GLMM para determinar el efecto del tamaño de la bellota y la especie de encino en el grado de superinfestación de las bellotas.

	Coefficientes	Error estándar	Valor z	P
Tamaño de bellota	0.345	0.076	4.528	< 0.001
Especie	0.296	0.162	1.822	0.077
Tamaño × especie	-0.225	0.079	-2.852	0.006

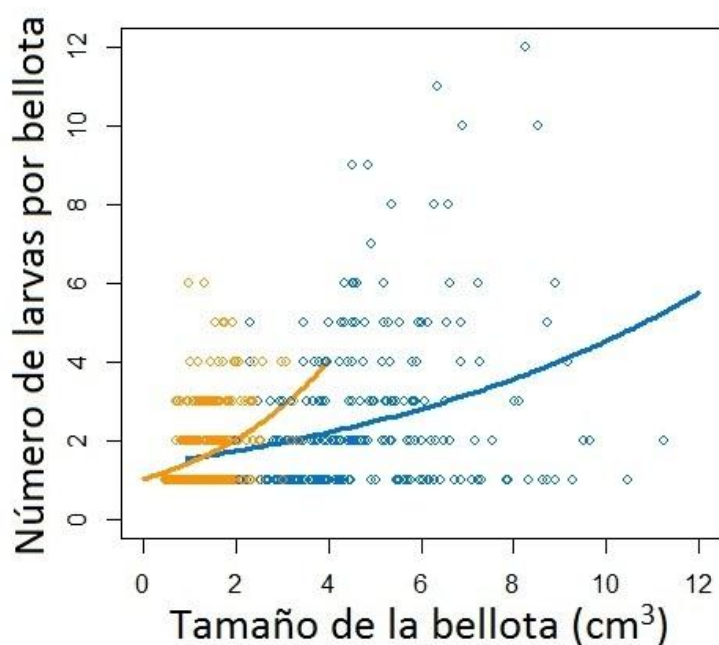


Figura 6. Relación entre el tamaño de la bellota y el grado de superinfestación (número de larvas en una misma bellota). *Q. magnoliifolia* está representada por líneas y puntos azules, y *Q. glaucooides* por líneas y puntos naranjas.

Supervivencia de la semilla. En *Q. magnoliifolia* 70 % de las semillas sobrevivieron a la depredación por gorgojos (no hubo daño en el eje embrionario), mientras que en *Q. glaucoides* sólo sobrevivió 23.1 %. Algo similar sucede si se considera a las bellotas que presentaron larvas tanto de *Curculio* como de *Cydia*, ya que de éstas sobrevivieron tres cuartas partes (74.5 %) en el caso de *Q. magnoliifolia* (n = 47) y sólo un poco más de la quinta parte (20.6 %) en *Q. glaucoides* (n = 34).

En el modelo para analizar la supervivencia de la semilla se incluyeron los datos de las bellotas depredadas únicamente por gorgojos, tanto las que tuvieron una sola larva como las que tuvieron dos o más. El tamaño de la bellota y la interacción entre éste y la especie fueron significativos, pero no lo fueron el número de larvas por bellota, la especie de encino, la interacción tamaño de bellota × número de larvas, o la interacción de tercer grado (Cuadro 5).

En ambas especies la supervivencia de la semilla aumentó con el tamaño de la bellota, pero la pendiente es pronunciada en el caso de *Q. glaucoides* y más suave en *Q. magnoliifolia* (Fig. 7). Es de notarse que en ambas especies la probabilidad de supervivencia de la semilla es superior a 50 % en bellotas con un volumen ligeramente menor a 2 cm³, mientras que es de 80 % en bellotas con volumen > 2 cm³ en *Q. glaucoides* y ≥ 5 cm³ en *Q. magnoliifolia*.

Cuadro 5. Resultados del GLMM para determinar el efecto del tamaño de la bellota, la especie y el número de larvas por bellota en la probabilidad de que sobreviva la semilla a la depredación.

	Coefficientes estimados	Error estándar	Valor z	P
Tamaño de bellota	1.707	0.650	2.628	0.009
Especie	2.120	1.128	1.879	0.060
Número de larvas por bellota	0.321	0.603	0.532	0.594
Tamaño × especie	-1.357	0.664	-2.046	0.041
Tamaño × larvas	-0.669	0.391	-1.712	0.087
Especie × larvas	-0.442	0.651	-0.680	0.497
Tamaño × especie × larvas	0.671	0.393	1.70	0.088

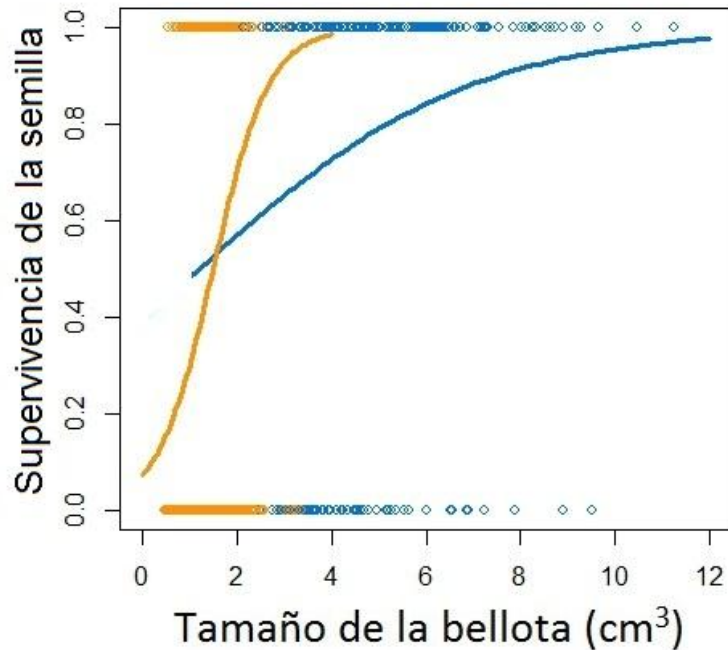


Figura 7. Relación entre el tamaño de la bellota y la supervivencia de la semilla a la depredación (0, no sobrevive, y 1, sobrevive). *Q. magnoliifolia* está representada por líneas y puntos azules, y *Q. glaucooides* por líneas y puntos naranjas.

Tamaño de la larva. El peso promedio (\pm d. e.) de las larvas que emergieron de *Q. magnoliifolia* fue de 37.2 mg (\pm 17.8 mg), mientras que el de las larvas que emergieron de *Q. glaucooides* fue de 29.1 mg (\pm 15.8 mg). Según el modelo desarrollado, ninguna variable tuvo un efecto significativo en el peso de la larva (Cuadro 6), aunque pareciera haber un efecto negativo del número de larvas por bellota (grado de superinfestación; Fig. 8a). Puede observarse que la variación del peso de las larvas fue muy grande, pues para un mismo número de larvas se registraron individuos desde 10 mg hasta 90 mg, especialmente cuando se presentaba una o dos larvas por bellota (Figura 8).

Cuadro 6. Coeficientes y valores de *P* de los factores incluidos en el modelo lineal (GLMM) para estimar el peso de la larva.

	Coeficientes estimados	Error estándar	Valor t	<i>P</i>
Tamaño de bellota	-0.006	0.004	-1.382	0.168
Especie	0.003	0.008	0.446	0.656
Número de larvas por bellota	-0.005	0.003	-1.769	0.077
Tamaño × especie	0.006	0.004	1.337	0.182
Tamaño × larvas	0.002	0.002	1.320	0.187
Especie × larvas	0.003	0.003	0.848	0.397
Tamaño × especie × larvas	-0.002	0.002	-1.055	0.292

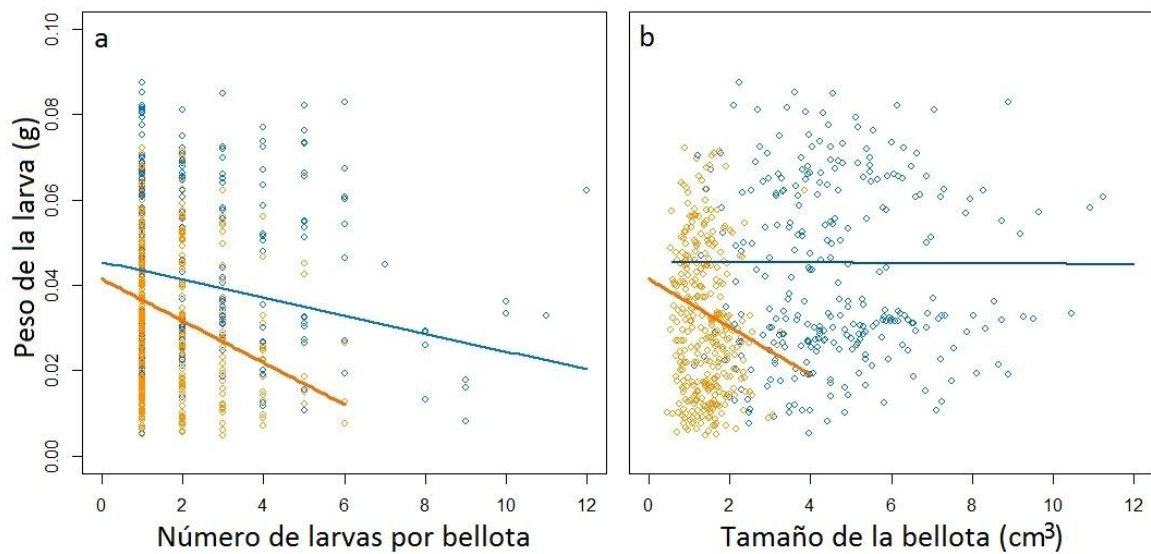


Figura 8. (a) Relación entre el número de larvas por bellota (superinfestación) y el peso final de la larva y (b) el tamaño de la bellota y el peso final de la larva. *Q. magnoliifolia* está representada por el color azul y *Q. glaucooides* por amarillo.

V. DISCUSIÓN

La interacción entre gorgojos y encinos ha sido poco estudiada en México (e. g. Acosta et al., 2006; Díaz-Fleischer et al., 2010; González-Salvatierra et al., 2013), a pesar de que su territorio alberga un gran número de especies de encinos, por lo que es considerado como un centro de diversidad del género. Además de contribuir al conocimiento del funcionamiento de los bosques de encino en México, el presente estudio representa una contribución al conocimiento de la depredación pre-dispersión causada por larvas del género *Curculio* en dos especies de encinos que coexisten en una misma localidad, y al análisis de las diferencias en la probabilidad de infestación y el grado de superinfestación debidas al tamaño de sus bellotas, así como el efecto de esta variable en el tamaño de las larvas y la supervivencia de la semilla.

Infestación de las bellotas. En las dos especies de estudio, los depredadores más comunes fueron las larvas de curculiónidos, mientras que las larvas de lepidópteros e himenópteros representaron menos de 20 % de la depredación total. Aunque no se supo con certeza la identidad del depredador que causó el daño en un alto porcentaje de bellotas (Fig. 3), lo más probable es que éstas hayan sido depredadas por gorgojos, dado el daño ocasionado y el tipo de heces presentes en los cotiledones. En estos casos, las larvas emergieron antes de que las bellotas fueran recolectadas o durante su traslado al laboratorio. Por ello, debe tenerse en mente que los porcentajes atribuidos exclusivamente a gorgojos pueden estar subestimados en ambas especies de encinos.

Aunque en ambas especies la probabilidad de infestación aumentó con el tamaño de las bellotas, el porcentaje de infestación fue mayor en *Q. magnoliifolia* que en *Q. glaucooides*. Esto puede deberse a que las bellotas grandes son más fáciles de ubicar o son más atractivas para los depredadores por la cantidad de recursos que contienen. En algunos estudios con otros depredadores de semillas, como *Ceutorhynchus* sp. (Coleoptera: Curculionidae) que ataca las semillas de *Hormatophylla spinosa* (Brassicaceae) y *Caryobruchus gleditsiae* (Coleoptera: Bruchidae) que consume las de *Sabal palmetto* (Arecaceae), se reporta que los depredadores prefieren las semillas

grandes; sin embargo, a pesar de esta mayor atracción, dichas semillas tienen una mayor adecuación que las pequeñas cuando no son depredadas. Los autores proponen, por tanto, que las diferencias en la depredación y la adecuación son fuerzas que mantienen y promueven la variación en el tamaño de las semillas (Gómez y Zamora, 1994; Moegenburg, 1995).

La preferencia de los depredadores pre-dispersión por semillas grandes también ha sido reportada en *Quercus ilex* y *Q. rotundifolia*, especies depredadas por larvas de *Curculio elephas* (Soria et al., 2005). Sin embargo, como la variación en el tamaño de las bellotas de estas especies es pequeña, los autores sugieren que otros factores pueden influir en la selección de las bellotas, como su calidad y grado de madurez, características que ya habían sido señaladas por Desouhant (1998). En el presente trabajo, la diferencia en el tamaño de las bellotas entre especies es muy grande, y la infestación fue significativamente mayor en la especie con las bellotas más grandes, por lo que el tamaño de la bellota es un factor muy relevante para determinar la elección de las hembras, tanto para *Q. magnoliifolia* como para *Q. glaucoides*.

La probabilidad de infestación fue alta incluso en las bellotas más pequeñas de *Q. magnoliifolia* (Fig. 5), lo que sugiere que en esta especie el tamaño no limita la oviposición. Sin embargo, en las bellotas más grandes la infestación disminuyó ligeramente. Se ha reportado que en algunas especies de *Quercus* el tamaño promedio de las bellotas depredadas suele ser menor que el de las sanas, aparentemente debido a que el crecimiento se detiene y la bellota es abortada cuando comienza a ser depredada (Boucher y Sork, 1979; Bonal et al., 2007; Bonal y Muñoz, 2008). Podría ser que las bellotas sanas de *Q. magnoliifolia* hayan logrado desarrollarse por completo y que por eso tuvieran un tamaño más grande que las infestadas; sin embargo, ambos tipos de bellotas se encontraron al mismo tiempo al pie de los árboles, por lo que sería necesario realizar más estudios para establecer el posible aborto de las bellotas infestadas en esta especie.

Se encontró que en *Q. glaucoides* la probabilidad de que una bellota pequeña sea infestada fue muy baja, pero se incrementó drásticamente con el tamaño hasta alcanzar

casi 100 % en las bellotas más grandes (Fig. 5). Es probable que en esta especie exista un límite inferior de tamaño de la semilla para que ocurra la oviposición. Se ha reportado que el tamaño del hospedero puede condicionar el crecimiento del endoparásito cuando éste se desarrolla por completo en un solo hospedero (Lafferty y Kuris, 2002), y que las hembras del género *Curculio* ovipositan en las bellotas que han alcanzado un tamaño mínimo que permita el crecimiento adecuado de la larva (Bonal y Muñoz, 2008). Por lo tanto, es posible que las hembras eviten ovipositar en las bellotas más pequeñas de esta especie.

Posiblemente, las diferencias entre especies en el tamaño de las bellotas no sea el único factor responsable de las diferencias observadas en los niveles de infestación, pero sí el más conspicuo. Debido a que la fenología de la fructificación difiere también en las dos especies de encinos, es posible que este factor haya afectado los resultados observados, sobre todo si la abundancia de curculiónidos adultos fuera mayor en junio, cuando fructifica *Q. magnoliifolia*, que en septiembre-octubre, cuando lo hace *Q. glaucooides*. Sin embargo, con la información disponible sólo se puede afirmar que los curculiónidos adultos se presentan durante un periodo de varios meses entre la maduración de las bellotas de *Q. magnoliifolia* y *Q. glaucooides*. Otras variables que pudieron afectar los niveles de depredación pre-dispersión son la concentración y el tipo de nutrientes y de taninos de las bellotas, o el número de bellotas producidas (Weckerly et al., 1989; Desouhant, 1998; Soria et al., 2005; Xiao et al., 2007; Jiménez, et al., 2008; Espelta et al., 2009a). Se ha reportado que varias especies del género *Quercus* presentan años de fructificación masiva, por lo que la diferencia entre la producción y el tamaño de las bellotas a lo largo del tiempo en especies coexistentes puede causar diferencias en la proporción de bellotas infestadas (Maeto y Ozaki, 2003; Espelta et al., 2009b); por ello, es probable que los niveles de depredación pre-dispersión observados en las especies de estudio varíe a lo largo del tiempo.

El modelo que explicó mejor la probabilidad de infestación incluyó la variable árbol (individuo) como factor aleatorio, lo que muestra que las diferencias entre árboles modifican profundamente el efecto de la depredación pre-dispersión. Éstas pueden incluir

diferencias en la abundancia de bellotas, en la densidad o el grado de aislamiento de los árboles, en su fenología, vigor o salud, tamaño, y otros rasgos morfológicos, anatómicos y fenológicos. Elzinga et al. (2007) reportaron que florecer o fructificar fuera de temporada (poco antes o después que la mayoría de los individuos de la población) disminuye la depredación pre-dispersión de frutos y semillas. Aunque el análisis de la fenología reproductiva estuvo fuera del alcance de este estudio, nuestras observaciones sugieren en que algunos árboles de *Q. glaucooides* que produjeron bellotas maduras antes o después del pico de fructificación tuvieron una infestación por gorgojos baja, y lo mismo sucedió con algunos individuos que tuvieron una producción alta de bellotas. Sin embargo, es necesario realizar más estudios para obtener conclusiones sólidas al respecto. En este sentido, se observó que en *Q. magnoliifolia* la producción de bellotas fue más sincrónica que en *Q. glaucooides*.

Grado de superinfestación. Al igual que en el caso de la infestación, el número de larvas por bellota se incrementó con el tamaño de ésta en ambas especies, lo que indica que las hembras prefieren una bellota grande al ovipositar aunque sea una bellota ya ocupada. Esto se explica porque una bellota grande tiene más reservas, lo que permite que se alimente más de una larva sin que se presente una competencia fuerte por el alimento (Bonal y Muñoz, 2009).

A pesar de que esta tendencia fue positiva en ambas especies, los resultados también muestran una interacción significativa entre el tamaño de la bellota y la especie, la cual se explica porque el número de larvas se incrementó más rápidamente con el tamaño de la semilla en *Q. glaucooides* que en *Q. magnoliifolia* (Fig. 6). Es muy probable que esta respuesta esté mediada por la limitación del tamaño de las bellotas de *Q. glaucooides*, lo que lleva a que la elección se concentre más en las bellotas más grandes, mientras que en *Q. magnoliifolia* parece haber suficientes recursos para varias larvas, por lo que la elección no está tan restringida a las bellotas grandes. En esta especie la alta disponibilidad de recursos en un intervalo de tamaño de semilla relativamente amplio parece imponer menos restricciones en la selección de las hembras de las bellotas ya infestadas, y probablemente permite un desarrollo adecuado de un mayor número de

larvas, ya que se presentaron hasta 12 larvas por bellota, mientras que en *Q. glaucooides* el número máximo registrado fue de seis, y éste sólo se presentó en dos bellotas (0.5 % del total de bellotas infestadas).

Se ha reportado que en algunas especies de depredadores la superinfestación es una respuesta que se presenta cuando la disponibilidad de semillas es limitada, por lo que la abundancia de semillas puede modificar el grado de superinfestación (Fox et al., 1996). En este caso, la producción de bellotas en ambas especies fue menos abundante en 2013 que en años previos (observación hecha por los integrantes de la localidad de Amatlán) y no todos los árboles produjeron bellotas. Es probable que los niveles de superinfestación registrados sean diferentes que en años semilleros, en los que se presenta una mayor producción de bellotas.

Supervivencia de la semilla. La probabilidad de que la semilla sobreviva a la depredación aumentó con el tamaño de la bellota en ambas especies (Fig. 7). En *Q. magnoliifolia* la probabilidad de que el eje embrionario sobreviva a la depredación fue mayor que 40 % incluso en las bellotas más pequeñas, y se incrementó a ≥ 80 % en las bellotas con un volumen ≥ 6 cm³, las cuales representaron 18.8 % del total (Fig. 7). En contraste, las bellotas más pequeñas de *Q. glaucooides* tuvieron una probabilidad muy baja de sobrevivir, y esta probabilidad se incrementó rápidamente con el tamaño, siendo ≥ 80 % sólo en las bellotas con volumen > 2 cm³, las cuales representaron 6.3 % del total. Las cifras de supervivencia de las semillas a la depredación por gorgojos, que fueron de 70 % y 23 % en *Q. magnoliifolia* y *Q. glaucooides* respectivamente, confirman estos resultados.

La saciedad de las larvas antes de que consuman el eje embrionario permite que la bellota pueda germinar incluso si pierde una porción considerable de sus cotiledones. Un estudio previo con *Quercus laurina* y *Q. rugosa* mostró que la germinación y el crecimiento de las plántulas se reducen si se remueve parte de la biomasa de los cotiledones, aunque el efecto es menor en bellotas grandes que en pequeñas (Bonfil, 1998). En nuestro estudio, se mostró que el gran tamaño de las bellotas de *Q. magnoliifolia* favorece la supervivencia del embrión, y es muy probable que las reservas

que permanecen una vez concluido el desarrollo de las larvas permitan la germinación y el crecimiento inicial de las plántulas. En *Q. glaucoides*, por su parte, la probabilidad de que la semilla sobreviva fue menor, pero las bellotas más pequeñas escaparon a la infestación, mientras que la probabilidad de sobrevivir a la depredación, una vez que ésta se presenta, fue mayor en las bellotas más grandes.

En otros estudios se ha reportado que la superinfestación de las bellotas afecta la supervivencia de la semilla, ya que el daño se incrementa, especialmente en las bellotas pequeñas (Bonal y Muñoz, 2009). En este estudio el número de larvas por bellota (grado de superinfestación) no tuvo un efecto significativo (Cuadro 5). Se ha propuesto que la concentración de taninos en los tejidos de la bellota reduce el daño causado por insectos y que puede estar actuando en conjunto con otros factores, como el tamaño de la semilla y el tiempo de germinación, para aumentar su supervivencia (Xiao et al., 2007), pero no hay información disponible sobre los tipos de taninos y su concentración en las especies de estudio. Por otro lado, en este trabajo se evaluó solamente la supervivencia del eje embrionario, sin evaluar la cantidad mínima de reservas en los cotiledones necesaria para la germinación; este último punto es el objetivo de otro estudio que se desarrolla en paralelo a éste (Cervantes, en prep.).

Tamaño de la larva. Ninguno de los factores analizados tuvo un efecto significativo en el tamaño de la larva y sólo parece que el número de larvas por bellota (grado de superinfestación) tuvo un efecto marginalmente significativo (Cuadro 6; Fig. 8). En contraste, Bonal y Muñoz (2009) encontraron que, a tamaños similares de bellotas, el peso de las larvas de *Curculio elephas* disminuye conforme aumenta el número de larvas por bellota y que este efecto es mayor mientras más pequeñas sean las bellotas.

Es probable que la ausencia de un resultado similar en este caso se deba a la gran variación registrada en el peso de las larvas, ya que a tamaños de bellota similares con un mismo número de larvas, se registraron tanto larvas pequeñas como grandes (Fig. 8). Esto puede deberse a que no todas las larvas pertenecen a una misma especie. Un estudio paralelo a éste, en el que se tomó una muestra de las larvas que emergieron de las

bellotas recolectadas ($n = 17$) y se realizó un análisis de DNA mitocondrial, mostró la existencia de siete clados, cuatro de los cuales pertenecen al género *Curculio* y tres al género *Conotrachelus* (Espelta, sin publicar). Estos resultados rebasan los alcances del presente trabajo, pero resultan importantes porque permitirían explicar la falta de significancia de los factores analizados para el tamaño de las larvas.

Consideraciones finales. La depredación pre-dispersión redujo el número de bellotas viables en las poblaciones de ambas especies, ya sea por consumo total o parcial de la semilla. A pesar de que ambas especies son afectadas por este tipo de depredación, su respuesta difiere. *Quercus magnoliifolia* presentó un mayor porcentaje de bellotas infestadas que *Q. glaucoides*; sin embargo, el tamaño grande de sus bellotas permitió que un alto porcentaje sobreviviera a la depredación, lo que sugiere que esta especie escapa a la depredación saciando al depredador antes de que consuma al embrión. Por el contrario, en las bellotas más pequeñas de *Q. glaucoides* no hubo oviposición, por lo que también se salvaron de la depredación, permaneciendo sanas; sin embargo, la mayoría de las bellotas que fueron infestadas no sobrevivieron.

Nuestros resultados, por lo tanto, sugieren que el tamaño de la bellota juega un papel muy importante en los mecanismos de defensa contra la depredación pre-dispersión, y que éste actúa de manera diferente en cada especie. Sin embargo, quedan por analizar otros factores que podrían contribuir a los mecanismos de defensa contra la depredación, como la abundancia en la producción de bellotas, la fenología, la concentración y el tipo de metabolitos secundarios (e. g. taninos) presentes en las semillas, o la variación de estos factores entre individuos de una misma especie.

VI. CONCLUSIONES

Con base en los resultados obtenidos se concluye que:

1. Tanto el tamaño de las bellotas, como el porcentaje de bellotas depredadas por insectos y el porcentaje de bellotas atacado por gorgojos fueron significativamente mayores en *Q. magnoliifolia* que en *Q. glaucoides*.
2. En ambas especies, los depredadores más comunes fueron los gorgojos, aunque los porcentajes atribuidos a éstos pueden ser en realidad mayores a los aquí reportados.
3. La probabilidad de infestación aumentó con el tamaño de las bellotas en ambas especies de encinos; sin embargo el efecto del tamaño difirió entre ellas. El tamaño de las bellotas de *Q. magnoliifolia* no limitó la infestación, mientras que en *Q. glaucoides* las hembras evitaron ovipositar en las bellotas más pequeñas.
4. El grado de superinfestación también se incrementó con el tamaño de la bellota en ambas especies, pero su efecto fue diferente entre ellas. En *Q. glaucoides* estuvo limitado por el tamaño de las bellotas, por lo que la elección se concentró en las más grandes, mientras que en *Q. magnoliifolia* no estuvo restringido por el tamaño de las semillas.
5. La probabilidad de que la semilla sobreviva a la depredación aumentó con el tamaño de la bellota y difirió entre especies; el tamaño de las bellotas de *Q. magnoliifolia* estuvo positivamente relacionado con la supervivencia del eje embrionario, mientras que en las bellotas de *Q. glaucoides* esta relación fue menor.
6. El que el tamaño de la bellota, la especie y el número de larvas por bellota no tuvieran un efecto significativo en el tamaño de las larvas probablemente se debe a la presencia de varias especies de curculiónidos en las dos especies de *Quercus* estudiadas.

Finalmente, nuestros resultados sugieren que el tamaño de la bellota juega un papel importante en los mecanismos de defensa contra la depredación pre-dispersión de las dos especies de *Quercus* estudiadas. Sin embargo, el efecto de esta variable difiere en cada una: *Quercus magnoliifolia* tuvo un mayor porcentaje de bellotas depredadas que *Q. glaucoides*, pero el gran tamaño de sus bellotas permitió una alta supervivencia de las semillas. Por otro lado, el menor tamaño de las bellotas de *Q. glaucoides* permitió que las más pequeñas escaparan a la depredación, sin embargo las que fueron infestadas no sobrevivieron al consumo realizado por las larvas de gorgojos. Estas diferencias en la supervivencia de las semillas a la depredación pueden ser responsables, en parte, de las diferencias en el reclutamiento de especies de encinos que coexisten y de su abundancia relativa en las comunidades. En este sentido, el presente estudio resulta una contribución relevante para comprender mejor la interacción entre gorgojos y encinos.

VII. REFERENCIAS

- Acosta, J., Méndez, J., Zavala, F. y Campos, R. (2006) Mortalidad en bellotas de *Quercus mexicana* Humb. & Bonpl. en el parque estatal Sierra de Tepotzotlán. Universidad Autónoma de Chapingo, Montecillos, Edo. de México. 21 pp.
- Block, S. (2012). Heterogeneidad florística y estructural de los encinares del Parque Nacional El Tepozteco, México. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, D.F.
- Bonal, R., Espelta, J. M. y A. Vogler. (2011) Complex selection on life-history traits and the maintenance of variation in exaggerated rostrum length in acorn weevils. *Oecologia* **167**, 1053-1061.
- Bonal, R. y Muñoz, A. (2008) Seed growth suppression constrains the growth of seed parasites: premature acorn abscission reduces *Curculio elephas* larval size. *Ecological Entomology* **33**, 31-36.
- Bonal, R. y Muñoz, A. (2009) Seed weevils living on the edge: pressures and conflicts over body size in the endoparasitic *Curculio* larvae. *Ecological Entomology* **34**, 304-309.
- Bonal, R., Muñoz, A. y Díaz, M. (2007) Satiation of predispersal seed predators: the importance of considering both plants and seed levels. *Evolutionary Ecology* **21**, 367-380.
- Bonfil, C. (1998) The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany* **85**, 79-87.
- Boucher, D. H. y Sork, V. L. (1979) Early drop of nuts in response to insect infestation. *Oikos* **33**, 440-443.

- Borchert, R., Robertson, K., Schwartz, M. D. y Williams-Linera, G. (2005) Phenology of temperate trees in tropical climates. *International Journal of Biometeorology* **50**, 57-65.
- Branco, M., Branco, C., Merouani, H. y Almeida, M. H. (2002) Germination success, survival and seedling vigour of *Quercus suber* acorns in relation to insect damage. *Forest Ecology Management* **166**, 159-164.
- Burnham, K. P. y Anderson, D. R. (2004) Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research* **33**, 261-304.
- CETENAL, Comisión de Estudios del Territorio Nacional (1975) Cuernavaca: Morelos. Carta geológica. Escala 1:50,000.
- CETENAL, Comisión de Estudios del Territorio Nacional (1976) Cuernavaca: Morelos. Carta uso de suelo. Escala 1:50,000.
- Charnov, E.L. (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* **9**, 129-136.
- Challenger, A. y Soberón, J. (2008). Los ecosistemas terrestres. En Capital natural de México. Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el uso y conocimiento de la Biodiversidad, México, D.F. 87-108.
- CONANP, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (2008). Anteproyecto Programa de Manejo Parque Nacional el Tepozteco.
- Crawley, M. J. (2000) Seed predators and plant population dynamics. In: *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Wallingford, UK 167-181.
- Desouhant, E. (1998) Selection of fruits for oviposition by the chestnut weevil, *Curculio elephas*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **86**, 71-78.

- Desouhant, E., Debouzie, D., Ploye, H. y Menu, F. (2000) Clutch size manipulations in the chestnut weevil, *Curculio elephas*: fitness of ovoposition strategies. *Oecologia* **122**, 493-499.
- DGG, Dirección General de Geografía (1983) Cuernavaca: Morelos. Carta edafológica. Escala 1:50,000.
- Díaz-Fleischer, F., Hernández-Arellano, V., Sánchez-Velázquez, L., Cano-Medina, T., Cervantes-Alday, R. y López Ortega, M. (2010) Investigación preliminar de la depredación de semillas en la germinación de las bellotas de *Quercus candicans* Née. *Agrociencia* **44**, 83-92.
- Elzinga, J. A., Atlan, A., Biere, A., Gigord, L., Weis, A. E. y Bernasconi, G. (2007) Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* **22**, 432-439.
- Espelta, J.M., Bonal, R. y Sánchez-Humanes, B. (2009a) Pre-dispersal acorn predation in mixed oak forests: interspecific differences are driven by the interplay among seed phenology, seed size and predator size. *Journal of Ecology* **97**, 1416-1423.
- Espelta, J.M., Cortés, P., Molowny-Horas, R. y Retana, J. (2009b) Acorn crop size and pre-dispersal predation determine inter-specific differences in the recruitment of co-occurring oaks. *Oecologia* **161**, 559-568.
- Fenner, M. y Thompson, K. (2005) The ecology of seeds. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Fox, C. W., Martin, J. D., Thakar, M. S. y Mousseau, T. A. (1996) Clutch size manipulations in two seed beetles: consequences for progeny fitness. *Oecologia* **108**, 88-94.
- Fukumoto, H. y Kajimura, H. (2000) Effects of insect predation on hypocotyl survival and germination success of mature *Quercus variabilis* acorns, *Journal of Forest Research* **5**, 31-34.

- García, E. (1981). Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Offset. Larios, S. A. México, D. F. 220 pp.
- Gibson, L.P. (1977) Monograph of the genus *Curculio* in the New World (Coleoptera: Curculionidae) Part II. Mexico and Central América. *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America* **10**(4), 52 pp.
- Gómez, J. M. y Zamora, R. (1994). Top-down effects in a tritrophic system: parasitoids enhance plant fitness. *Ecology* **75**, 1023-1030.
- Gómez-Salazar, L.C. y Chong-de la Cruz, I. (1985). Conocimiento y usos medicinales de la flora de Amatlán, Municipio de Tepoztlán, Morelos. Tesis profesional de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, D.F.
- González-Salvatierra, C., Badano, E. I., Flores, J. y Rodas, J. P. (2013) Germinación, infestación y viabilidad en *Quercus polymorpha* (Schltld. & Cham.) tras un año de almacenamiento. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* **19**, 351-362.
- Hughes J. y Vogler, A.P. (2004) The phylogeny of acorn weevils (genus *Curculio*) from mitochondrial and nuclear DNA sequences: the problem of incomplete data. *Molecular Phylogenetic Evolution* **32**, 601-615.
- INEGI, Instituto Nacional de Estadística y Geografía (1998) Cuernavaca: Morelos y Estado de México. Carta topográfica. Segunda edición. Escala 1:50,000.
- Jiménez, A. (2003) Bioecología y control de los principales insectos carpófagos de la encina. Tesis doctoral. Universidad de Sevilla, Sevilla, España. 272 pp.

- Jiménez, A. Soria, F. J., Villagrán, M. y Ocete, E. (2005). Descripción del ciclo biológico de *Curculio elephas* Gyllenhal (1836) (Coleoptera: Curculionidae) en un encinar del sur de España. *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas* **31**, 353-363
- Jiménez, A., López, M.Á., González-Andújar, J.L., Ocete, M.E. y Soria, F.J. (2008) Distribución espacial y mapeo de *Curculio elephas* Gyllenhal en encina (*Quercus ilex*). *Agrociencia* **12**, 35-43.
- Johnson, P.S.; Shifley, S.R.; Rogers, R. (2002). The ecology and silviculture of oaks. Wallingford, Reino Unido: CABI Publishing, CAB International. 507 pp.
- Lafferty, K. D. y Kuris, A. M. (2002) Trophic strategies, animal diversity and body size. *Trends in Ecology and Evolution* **17**, 507-513.
- Larsen, D. R. y Johnson, P. S. (1998) Linking the ecology of natural oak regeneration to silviculture. *Forest Ecology and Management* **106**, 1-7.
- Mack, A.L. (1998) An advantage of large seed size: tolerating rather than succumbing to seed predators. *Biotropica* **30**, 604-608.
- Maeto, K. y Ozaki, K. (2003) Prolonged diapause of specialist seed-feeders makes predator satiation unstable in masting of *Quercus crispula*. *Oecologia* **137**, 392-398.
- Moles, A.T. y Westoby, M. (2004) Seedling survival and seed size: A synthesis of the literature. *Journal of Ecology* **92**, 372-383.
- Moegenburg, S. M. (1996) *Sabal palmetto* seed size: causes of variation, choices of predators and consequences for seedlings. *Oecologia* **106**, 539-543.
- Mucunguzi, P. (1995) Bruchids and survival of *Acacia* seeds. *African Journal of Ecology* **33**, 175-183.

- Nixon, K.C. (1993) El género *Quercus* en México. En: Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. y J. Fa (compiladores). 1998. Diversidad biológica de México: Orígenes y distribución. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 435-448.
- R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org>.
- Rzedowski, J. (1988) Bosque de *Quercus*. En: Vegetación de México. Editorial Limusa, México, pp. 263-282.
- Siepielski, A.M. y Benkman, W. (2008) Seed predation and selection exerted by a seed predator influence tree densities in sub-alpine communities. *Ecology* **89**, 2960-2966.
- Soria, F. J., Cano, E. y Ocete, M.E. (1999) Valoración del ataque de *Curculio elephas* (Gyllenhal) (Coleoptera, Curculionidae) y *Cydia* spp. (Lepidoptera, Tortricidae) en el fruto del alcornoque (*Quercus suber* Linné). *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas* **25**, 69-74.
- Soria, F. J., Jiménez, A., Villagrán, M. y Ocete, M. E. (2005) Relación entre la colonización de la encina por *Curculio elephas* Gyllenhal (Coleoptera, Curculionidae) y el periodo de caída natural de frutos. *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas* **31**, 365-375.
- Swiecki, T. J. y Bernhardt, E. A. (2006) A field guide to insects and diseases of California oaks. USDA Forest Service Pacific Southwest Research Station, Albany, California, EE.UU. 151 pp.
- Toju, H. y Sota, T. (2006) Adaptive divergence of scaling relationships mediates the arms race between a weevil and its host plant. *Biology Letters* **2**, 539-542.

- Valencia-A., S. (1995) Contribución al conocimiento del Género *Quercus* (Fagaceae) en el estado de Guerrero, México. *Contribuciones del Herbario de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.* **1**, 21-143.
- Valencia-A., S. (2004) Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **75**, 33-53.
- Vega-Guzmán, Á., López-García, J. y Manzo-Delgado, L. (2008) Análisis espectral y visual de vegetación y uso del suelo con imágenes Landsat ETM+ con apoyo de fotografías aéreas digitales en el Corredor Biológico Chichinautzin, Morelos, México. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM* **67**, 59-75.
- Weckerly, F.W., Sugg, D.W. y Semlitsch, R.D. (1989) Germination success of acorns (*Quercus*): insect predation and tannins. *Canadian Journal of Forest Research* **19**, 811-815.
- Xiao, Z., Harris, M. K. y Zhang, Z. (2007) Acorn defenses to herbivory from insects: Implications for the joint evolution of resistance, tolerance and escape. *Forest Ecology and Management* **238**, 302-308

VIII. ANEXOS

Anexo 1. Ubicación geográfica y características de los árboles muestreados.

<i>Q. magnoliifolia</i>					
Árbol	Coordenadas	Altitud (m s.n.m.)	DAP (cm)	Altura (m)	Cobertura (m ²)
M1	18° 57' 43.7" N, 99° 03' 14.8" O	1645	89.4	16	129.43
M3	18° 57' 39.7" N, 99° 03' 12.6" O	1653	59.8	16	216.41
M4	18° 57' 39.2" N, 99° 03' 12.3" O	1653	82.8	20	230.56
M5	18° 57' 55.4" N, 99° 03' 21.9" O	1679	48.4	10.5	197.21
M7	18° 58' 02.7" N, 99° 02' 19.3" O	1590	29.3	8	52.90
M8	18° 58' 04.7" N, 99° 02' 17" O	1592	34.1	5.6	68.50
M9	18° 58' 05" N, 99° 02' 16.4" O	1591	63.0	18	204.28
M10	18° 57' 53.9" N, 99° 03' 21.06" O	1670	57.3	16	121.07
M11	18° 57' 53.8" N, 99° 03' 21.6" O	1679	43.9	14	80.93
<i>Q. glaucooides</i>					
Árbol	Coordenadas	Altitud (m s.n.m.)	DAP (cm)	Altura (m)	Cobertura (m ²)
G1	18° 57' 39.7" N, 99° 03' 18.9" O	1638	221.5	7	296.10
G2	18° 57' 39.9" N, 99° 03' 18.5" O	1640	67.8	9	165.00
G3	18° 57' 40.2" N, 99° 03' 18.8" O	1639	37.9	4.5	82.37
G5	18° 57' 55.9" N, 99° 03' 22.5" O	1676	72.3	6	75.80
G8	18° 57' 53.8" N, 99° 02' 34.8" O	1568	30.9	9	40.72
G9	18° 57' 53.9" N, 99° 02' 33.1" O	1572	25.5	6	52.69
G10	18° 57' 53.5" N, 99° 02' 32.4" O	1570	27.1	6	41.98
G11	18° 57' 53.1" N, 99° 02' 33.0" O	1571	20.7	5	22.11
G13	18° 57' 55.5" N, 99° 03' 22.9" O	1680	75.8	8.4	87.76
G14	18° 57' 54.6" N, 99° 03' 22.9" O	1681	43.9	3.5	63.94