



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**NIVELES DE INFESTACIÓN POR AGALLAS Y
MINAS FOLIARES EN ENCINOS (*QUERCUS* SPP.)
DEL SISTEMA VOLCÁNICO TRANSVERSAL DE
MICHOCÁN, MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

CAROLINA CEBALLOS HERNÁNDEZ



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. ZENÓN CANO SANTANA
CIUDAD DE MÉXICO**

2017



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.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a...

Mi madre por su amor y apoyo incondicional.

Mi abuelo por enseñarme el amor al mar, el trabajo y el estudio.

El pueblo de México que, a pesar del tirano gobierno que tiene, de la pobreza, de su sacrificio y su ignorancia -más no falta de inteligencia-, sustenta su máxima casa de estudios, en la cual viví y conocí seres y lugares mágicos.

El Dr. Zenón Cano Santana por ser amigo de los estudiantes, dignificar la educación y enseñanza en México.

El proyecto con clave IN205796 “Ecología y genética de la relación entre *Quercus* spp. y sus insectos minadores y formadores de agallas” otorgado por PAPIIT-UNAM a Dr. Ken Oyama y Zenón Cano Santana. A Ricardo León Rico, Pauline Mur y Juana Martínez Sánchez que trabajaron en él, brindándome los datos para realizar este trabajo. Agradezco también el apoyo técnico brindado por el Biól. Marco Antonio Romero-Romero.

El Laboratorio de Interacciones Ecológicas en la Facultad de Ciencias y los estudiantes que le dan vida. Al profesor Iván Castellanos-Vargas por el apoyo técnico que me brindó durante mi estancia en él y ser parte del jurado.

La Dra. Susana Valencia Ávalos, la M. en C. Irene Pisanty Baruch y el Dr. Omar Ávalos Hernández por sus aportaciones valiosas al trabajo y formar parte del jurado.

ÍNDICE

RESUMEN	5
I. INTRODUCCIÓN	7
1.1. Los encinos (<i>Quercus</i>)	7
1.1.1. <i>Origen y distribución.</i>	7
1.1.2. <i>Morfología, clasificación y ecología.</i>	8
1.1.3. <i>Importancia.</i>	10
1.2. Las agallas	11
1.2.1. <i>Interacción planta–insectos endófagos.</i>	11
1.2.2. <i>Las agallas.</i>	12
1.2.3. <i>Organismos formadores de agallas y tipos de agallas.</i>	13
1.2.4. <i>Las avispas agalladoras cinípidas.</i>	14
1.2.5. <i>Usos de las agallas.</i>	15
1.3. Las minas	16
1.4. Antecedentes	17
1.5. Justificación	18
II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	20
III. REGIÓN DE ESTUDIO	22
3.1. El estado de Michoacán	22
3.2. El Sistema Volcánico Transversal	22
IV. MÉTODO	27
4.1. Muestreo	27
4.2. Análisis de datos	28
V. RESULTADOS	30
5.1. Variación en la incidencia de agallas	30

5.2. Variación en la incidencia de minas	32
5.3. Morfotipos de agallas y minas	36
5.4. Posición de agallas y minas en las diferentes caras de las hojas de encino	40
5.5. Correlación entre agallas y minas	42
5.6. Área infestada y tamaño de las hojas	43
5.7. Correlación de los factores abióticos con las variables estudiadas	43
5.8. Morfología de agallas, minas y hojas infestadas	43

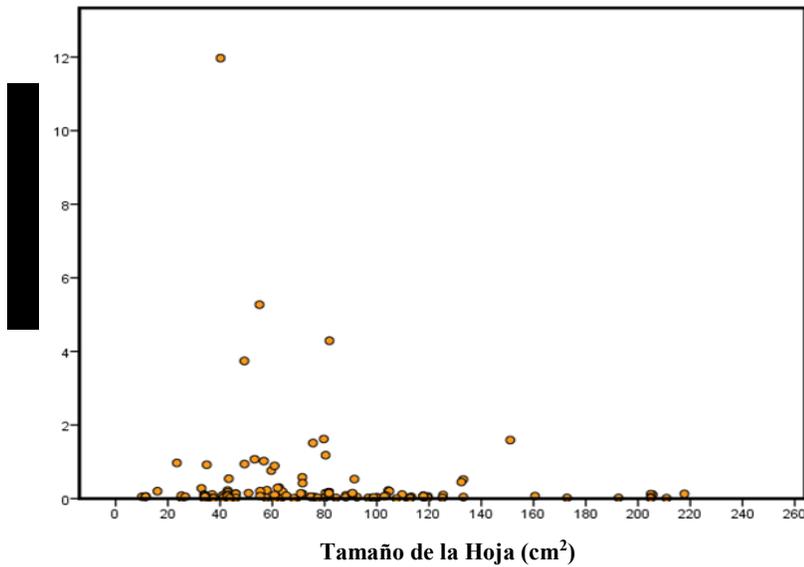


Figura 10. Relación entre el área de las agallas y el área estimada de las hojas de encinos del SVT de Michoacán (México). No hay relación entre los dos parámetros.

VI. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	48
6.1. Variación de la infestación por insectos endófagos	48
6.2. Morfotipos de agallas y minas	51
6.3. Posición de agallas y minas en las hojas de encino	53
6.4. Relación entre los niveles de infestación de agallas y minas	53
6.5. Niveles de infestación y rasgos de las hojas	54
6.6. Papel de los factores abióticos	55
6.7. Bondad de los métodos y perspectivas de estudio	56
6.8. Conclusiones	57

LITERATURA CITADA	60
APÉNDICE 1	72
APÉNDICE 2	73
APÉNDICE 3	74
APÉNDICE 4	75
APÉNDICE 5	77

Ceballos-Hernández, C. 2017. Niveles de infestación por agallas y minas foliares en encinos (*Quercus* spp.) del Sistema Volcánico Transversal de Michoacán. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 78 pp.

RESUMEN

Los niveles de infestación que sufren las plantas por parte de diferentes especies de insectos parásitos dependen principalmente de la especie del vegetal hospedero. Los encinos son sistemas excelentes para estudiar la interacción que mantienen las plantas con los insectos agalleros y minadores que las parasitan, debido a la gran diversidad de especies y la especialización que tienen con este tipo de insectos parásitos. En este trabajo se determinó la incidencia por agallas y minas foliares de encinos (*Quercus* spp.) en 15 localidades del Sistema Volcánico Transversal (SVT) en Michoacán (México) y la relación entre los porcentajes de incidencia de estas estructuras.

Este estudio tiene como finalidad aportar una línea de conocimiento básico sobre las interacciones de los insectos agalladores y sus hospederos en México.

Para ello en abril de 1997, se realizó una colecta de 194 a 1500 (promedio: 850) hojas de 3 a 5

árboles de cada especie registrada en 15 localidades. Posteriormente, se separaron y contaron las hojas con minas, con agallas y las sanas. Se estimó el área de la hoja, mina y agalla, y se registró la posición en la hoja de las mismas. Se encontraron 20 especies de encinos, de las cuales 11 presentaron minas y, de ellas, siete presentaron también agallas. Se encontró una alta variación entre especies y entre localidades en la incidencia de hojas infestadas por esas estructuras. Las agallas registraron una incidencia que varió entre 0 y 14.4% de las hojas. Las especies más infestadas fueron *Q. sideroxylla* en El Madroño (con 14.4%), seguida de *Q. obtusata* en La Escalera (con 12.9%), mientras que *Q. laurina* en El Madroño y San Juan Parangaricutiro no presentaron infestación por agallas, en tanto que *Q. rugosa* en El Madroño registró 0.3% y *Q. deserticola* en Jiquilpan tuvo una incidencia de 0.4%. *Quercus peduncularis* presentó ocho morfotipos de agallas.

Por otro lado, la incidencia de minas varió entre 1.0 y 29.9%. Las especies con mayor porcentaje de infestación fueron *Q. peduncularis* en Santa Clara (con 29.9%), *Q. tuberculata* en Pino Real (14.2%) y *Q. peduncularis* en Parque José María Morelos (13.9%), y los que tuvieron la menor incidencia fueron *Q. deserticola* en Jiquilpan y *Q. crassipes* en El Madroño (ambos con 1.0%). Cada especie de encino registró entre cero y ocho morfotipos para agallas, y entre uno y dos morfotipos de minas. No hubo una correlación significativa entre el porcentaje de infestación de minas y el de agallas, lo que sugiere que no hay competencia ni facilitación entre estos dos gremios de insectos.

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Los encinos (*Quercus*)

1.1.1. Origen y distribución. Los encinos son plantas arbustivas y arbóreas del género *Quercus*, que es el más numeroso de la familia Fagaceae (Romero *et al.*, 2015). Esta familia tiene una distribución mundial amplia con preferencia por las zonas templadas y subtropicales del hemisferio norte (Bello y Labat, 1987). La distribución y la alta diversidad de encinos sugiere que tiene un origen asiático (Jones, 1986). La bellota es característica de los encinos y se registra en un género nativo del suroeste de Asia nombrado *Lithocarpus*, conocidos comúnmente como encinos piedra (Heathcoat, 2009). Además, los linajes más antiguos pertenecen a los encinos del continente asiático (Hubert *et al.*, 2014).

El género *Quercus* en particular tiene la distribución geográfica más amplia, con 500 especies en el mundo, así como numerosas descripciones de variedades e híbridos naturales (Govaerts y Frodin, 1998; Romero *et al.*, 2015). Se distribuyen a lo largo del continente americano desde Canadá hasta Colombia, en la parte nororiental de África, en la India, el archipiélago de Indonesia, Nueva Guinea (Nixon, 1993) y Europa (Ferris *et al.*, 1997). El alcornoque (*Quercus suber*) es la especie más representativa del bosque esclerófilo mediterráneo en Europa (Bennett *et al.*, 1991).

En México se distribuyen principalmente en las zonas montañosas que albergan bosques templados (Valencia-A., 2004). De hecho, estas plantas se encuentran en todos los estados del país, a excepción de Yucatán y Quintana Roo (Romero *et al.*, 2015). México es considerado un segundo centro de diversificación de encinos, después de Asia, y los encinares conforman ecosistemas significativos y primordiales del país por su gran diversidad de especies (Bocco *et al.*, 2000; Romero *et al.*, 2015). Sostiene el 90% de las especies del continente americano, 109 de las cuales son endémicas al país (Valencia-A., 2004). Esto se debe a que el país ofrece múltiples condiciones físicas como la topografía, variabilidad del suelo, clima y vegetación (Bello y Labat, 1987; Valencia-A., 2004). En el noroeste de

México particularmente en la Sierra Madre Oriental se concentran la mayor diversidad de bosques de encinos y de encino-pino (Nixon, 1993).

Lamentablemente, grandes extensiones de bosques donde habitaban los encinos han sido destruidas, mientras que en otras tantas sus bosques presentan daños de diferentes grados (Romero *et al.*, 2015). En el periodo de 1993-2002 se destruyeron *ca.* 370,000 ha de bosque templado (SEMARNAT, 2015) en el país. El Sistema Volcánico Transversal (SVT) es considerado junto con la Sierra Madre del Sur y la Sierra Madre de Chiapas, como las regiones templadas con mayor amenaza (Aguilar *et al.*, 2000). Varias especies de encinos se consideran amenazadas debido a su distribución restringida y a su abundancia baja (Romero *et al.*, 2015). Tan solo en Michoacán, en un periodo de 18 años (1975-1993) se perdieron 513,644 ha de bosques templados, lo que significa 28.5×10^3 ha/año con una tasa anual de deforestación de 1.8% (Bocco *et al.*, 2000).

Las plantas del género *Quercus* presentan una gran variabilidad morfológica intraespecífica, hibridación entre especies y polimorfismo en troncos, hojas, flores y frutos, lo cual dificulta muchas veces la identificación taxonómica o el número exacto de especies (Zavala, 1998; Valencia-A., 2004; Medina-García *et al.*, 2000). También hay dificultad por la gran cantidad de nombres sinónimos involucrados (Romero Rangel *et al.*, 2015). A pesar de la incertidumbre que lo anterior implica, según cálculos recientes México alberga 161 especies de *Quercus* (Valencia-A., 2004).

1.1.2. Morfología, clasificación y ecología. En su gran mayoría, los encinos se presentan de forma arbórea, y pueden alcanzar alturas de 10 a 15 m, aunque se llegan a registrar árboles hasta de 40 m; sin embargo, algunas especies son arbustivas con alturas de entre 0.40 y 2.5 m (Medina García *et al.*, 2000; Romero *et al.*, 2015). Los encinos tienen por fruto una bellota (Johnson *et al.*, 2002), la cual está parcialmente protegida y sostenida por una cúpula (Romero *et al.*, 2015), generalmente con escamas (Bello y Labat, 1897). Son angiospermas longevas y de crecimiento lento, y pueden ser perennifolios o caducifolios (Zavala, 1998). Las hojas en su mayoría son pecioladas (Bello y Labat, 1987), tienden a ser

duras o coriáceas (Medina-García *et al.*, 2000), glabras (sin tricomas) o pubescentes (con tricomas), y pueden presentar o no papilas y ámpulas en la epidermis del envés (Romero *et al.*, 2015). Son monoicos, pues producen flores femeninas y masculinas en el mismo árbol de 1 a 2 mm (Medina-García *et al.*, 2000). Las flores femeninas son solitarias o en pequeños grupos, en tanto que las masculinas se agrupan en inflorescencias colgantes llamadas amentos (Medina-García *et al.*, 2000).

La temperatura media anual y la precipitación óptima para los encinos se encuentran entre 15 y 24°C y entre 800 y 1400 mm, respectivamente, y requieren humedad elevada (Medina-García *et al.*, 2000). No obstante, en México, más del 95% de las especies se distribuyen en una altitud de entre 1,200 y 2,800 m (Zavala, 1998).

El género *Quercus* se subdivide en seis secciones: (1) *Lobatae* (encinos rojos), (2) *Protobalanus* (encinos intermedios), (3) *Quercus* (encinos blancos), (4) *Cyclobalanopsis*, (5) *Cerris* y (6) *Ilex*; los primeros tres son los encinos que se distribuyen exclusivamente en América, *Cyclobalanopsis* se distribuye solamente en el este de Asia, en tanto que los dos últimos se distribuyen únicamente en Europa (Hubert, 2014). El tipo de polinización para el género es anemófila (Medina-García *et al.*, 2000).

El grupo intermedio comprende sólo cinco especies perennes, las cuales se localizan en el suroeste de Estados Unidos y en el noroeste de México (Johnson *et al.*, 2002). Los encinos blancos están extensamente distribuidos en todo el hemisferio norte (Johnson *et al.*, 2002). Su bellota madura en una temporada y su testa es glabra en la superficie interior del pericarpo (sin tricomas), las hojas son usualmente redondeadas y no aserradas (Medina-García *et al.*, 2000). Los encinos blancos y del grupo intermedio se caracterizan por presentar oclusiones en los vasos llamadas tílides (células conductoras de agua) de la madera vieja, a diferencia de los encinos rojos donde las oclusiones están ausentes. Estas cavidades confieren mayor resistencia a la madera de los encinos blancos e intermedios que a la de los encinos rojos (Johnson *et al.*, 2002).

Los encinos rojos, en particular, se localizan exclusivamente en el hemisferio occidental con una

distribución de norte a sur desde Canadá hasta Colombia (Medina-García *et al.*, 2000). Su testa es conspicuamente tomentosa (con tricomas o aterciopelado) en la superficie interior del pericarpo (Romero *et al.*, 2015). Las hojas son lobuladas, puntiagudas, y frecuentemente son aserradas (Johnson *et al.*, 2002). Las hojas son muy útiles para la clasificación de especies en cuanto a su consistencia, forma, número y morfología de las nervaduras. La presencia de aristas indica si es de la sección *Lobatae* (que posee aristas) o de la sección *Quercus* (si posee mucrones) (Romero *et al.*, 2015). En México el 50% de encinos pertenecen a la sección *Quercus*, 47% son de *Lobatae* y 3% de *Protobalanus* (Valencia-A., 2004).

1.1.3. Importancia. Los encinos tienen una gran importancia ecológica y económica (Tovar-Sánchez *et al.*, 2013). Por una parte, son muy apreciados por la multitud de beneficios para los humanos (Arizaga *et al.*, 2009), ya que el tamaño, duración, resistencia y durabilidad de su madera, su alto rendimiento de frutos, su habilidad de rebrotar y su uso en la alimentación le permiten ser apreciado económica y culturalmente por la sociedad (Morris y Perring, 1974). Por otra parte, estas plantas ofrecen albergue a una gran cantidad de seres vivos silvestres, entre los que se encuentran plantas pequeñas, plantas epífitas, hongos, insectos, arañas, reptiles, aves y mamíferos (Monroy-Vilchis *et al.*, 2011; Burney *et al.*, 2012), los cuales hallan en sus tejidos alimento y abrigo en las cuatro estaciones del año (Johnson *et al.*, 2002; Medina-García *et al.*, 2000). También hay algunas especies que brindan sustancias azucaradas (ligamaza) colectadas por las abejas productoras de miel (Arizaga *et al.*, 2009). Por todo lo anterior, estas plantas son consideradas como *especies fundadoras* (*sensu* Dayton, 1972; Whitham *et al.*, 2006), las cuales estructuran una comunidad creando y brindando condiciones localmente estables para otras especies, que a su vez modulan procesos ecosistémicos fundamentales (Tovar-Sánchez *et al.*, 2013).

Los encinos tienen gran valor para el humano, pues de ellos se obtiene madera para combustible, construcción naval, minería, rieles de ferrocarril y muebles; bellotas para el forraje de cerdos y para hacer harina para consumo humano; corteza para extraer taninos usados para curtir pieles, tiras de madera para tejer cestas; carbón vegetal para uso doméstico y la fundición de minerales, entre otros usos (Johnson *et*

al., 2002; Arizaga *et al.*, 2009). Estas plantas tienen un aprovechamiento maderable tan importante que se les considera especies prioritarias para su conservación y estudio (Molina, 2008).

Los encinos son clave para la economía de algunas regiones del estado de Michoacán debido a que con ellos se produce celulosa, papel, artesanías, productos primarios maderables y no maderables (como raíces, frutos y fibras usadas como alimento y medicina) y, además, conforma paisajes de alto valor recreativo y paisajístico (Valencia-A., 2004).

Los bosques que están conformados por encinos son cruciales para la recuperación de suelos erosionados y programas de reforestación (Bello y Labat, 1987), lo cual les otorga una importancia ecológica y económica (Valencia-A., 2004). En suma, los servicios ecosistémicos de los encinos de sustentar vida silvestre, biodiversidad y estética del paisaje contribuye directamente a mejorar la calidad de la vida humana (Johnson *et al.*, 2002).

1.2. Las agallas

1.2.1. Interacción planta–insectos endófagos. Los insectos herbívoros se categorizan en general como defoliadores, minadores, agalleros y chupadores de savia (Brown, 1985). La diversidad de interacciones entre angiospermas y sus herbívoros y polinizadores se conduce por la radiación rápida de plantas con flor establecida con la diversificación de insectos (Suchan y Álvarez, 2015).

El dosel de los árboles mantiene una gran variedad de artrópodos, los cuales tienen importancia ecológica en los ecosistemas boscosos, por ser el grupo más diverso, además de sus varias funciones como depredadores, polinizadores, parásitos, y recicladores de nutrientes y materia orgánica (Samways, 1994). En particular, el dosel de los encinos sostiene una gran diversidad de organismos, cuyo componente principal son los artrópodos, por su abundancia y diversidad (Nadkarni *et al.*, 2004). La estructura y funcionamiento de la comunidad de artrópodos asociados a los encinos depende de la distribución geográfica de la especie de encino y de la dominancia del dosel (Tovar-Sánchez *et al.*, 2013).

La diversidad genética en plantas puede también afectar la comunidad de organismos que allí viven, especialmente si la planta es considerada especie fundadora (Whitham *et al.*, 2006).

1.2.2. Las agallas. El desarrollo de agallas es una asociación de parasitismo muy compleja en la naturaleza, pues constituyen el resultado de la interacción entre planta e insecto, en la que el segundo tiene ventaja por ganar control y redireccionar el crecimiento y la fisiología del órgano vegetal atacado (Shorthouse *et al.*, 2005). Las agallas son un crecimiento atípico y patológico de las células, tejidos u órganos de las plantas provocado por hipertrofia (sobrecrecimiento) e hiperplasia (proliferación celular) de un órgano o un tejido, a partir de la reacción específica de la presencia o actividad de un organismo parásito (Many *et al.*, 1964; Nieves-Aldrey, 1988). En este caso, la planta produce la agalla respondiendo a un estímulo externo de un organismo invasor, el cual obtiene recursos y protección (Shorthouse *et al.*, 2005).

Cada especie inductora genera una agalla distinta anatómicamente y fisiológicamente (Shorthouse *et al.*, 2005). Las agallas se inducen en diferentes órganos vegetales, y en el caso de los cinípidos (Hymenoptera) que atacan a los encinos, el 70% ataca las hojas, el 21% las ramas, el 7% las yemas y solamente dos especies (*Callirhytis protobalanus* y *C. sonoreae*) se encuentran en bellotas; asimismo, hasta el momento se conoce que sólo las especies *Andricus burnetti* y *Biorhiza innocens* pueden producir agallas en más de un órgano de encino (Pujade-Villar *et al.*, 2009).

Las agallas se relacionan con otros organismos huéspedes, lo cual es descrito en detalle por Nieves-Aldrey (1988). Se pueden presentar como: 1) agallas secundarias (construcción de una agalla interior), 2) inquilinos parásitos (que se alimentan del tejido de las agallas), 3) visitantes accidentales (que no se encuentran comúnmente asociados a la agalla), 4) hongos patógenos (que invaden a la planta hospedera a través de la agalla), y 5) organismos fungívoros (que se alimentan del hongo localizado al interior de la agalla).

Otros inquilinos son herbívoros que no se alimentan directamente de la agalla, en tanto que otros

atacan los tejidos de las agallas comiéndosela o degradándola (Dilek-Sanver y Hawkins, 2000).

1.2.3. Organismos formadores de agallas y tipos de agallas. Las agallas pueden ser producidas por virus, bacterias, hongos, protozoarios, algas, rotíferos, nemátodos, ácaros e insectos (áfidos, dípteros e himenópteros) (Many *et al.*, 1964; Nieves-Aldrey, 1998). Tienen gran variabilidad de tipos, formas y complejidad, además de encontrarse en un gran número de especies de plantas hospederas (Morris y Perring, 1974; Raman, 2011). Las agallas inducidas por insectos son diferentes a las provocadas por bacterias y hongos (Krassilov, 2008). Cerca del 90% muestran simetría radial o bilateral (Raman, 2011) y se estima que hay 13,000 especies de insectos inductores de agallas en todo el mundo (Dilek-Sanver y Hawkins, 2000; Stone y Schönrogge, 2003; Raman *et al.*, 2005), de los cuales un 98% se asocia con angiospermas (Raman *et al.*, 2005).

La habilidad de producir agallas corresponde a un estilo de vida complejo que inicia con un estímulo químico por parte de los insectos (Dilek-Sanver y Hawkins, 2000; Maldonado *et al.*, 2013), los cuales son especialistas hacia determinadas plantas (Shorthouse *et al.*, 2005). Los inductores de agallas de este grupo de artrópodos han evolucionado independientemente entre los siete órdenes siguientes: Diptera (familias Anthomyiidae, Cecidomyiidae, Chloropidae, Fergusoninidae y Tephritidae), Homoptera (Aphididae y Pemphigidae), Hymenoptera (Cynipidae, Tanaostigmatidae y Tenthredinidae), Coleoptera, Hemiptera, Thysanoptera y Lepidoptera (Cosmopterygidae) (Dilek-Sanver y Hawkins, 2000). Los grupos más estudiados son los áfidos (Homoptera: Aphididae), los mosquitos (Diptera: Cecidomyiidae), las moscas de sierra (Hymenoptera: Tenthredinidae) y las avispas cinípidas (Hymenoptera: Cynipidae) (Shorthouse *et al.*, 2005). En estos casos, ante la presión causada por el insecto se llevan a cabo mecanismos fisiológicos mediados por los rasgos genéticos de la planta que inducen la formación de la agalla (Raman, 2011).

Las poblaciones de insectos inductores de agallas que se establecen dependen de la planta hospedera, de las comunidades, de los factores de la comunidad vegetal como la riqueza, la densidad y

la composición de especies que determinan la diversidad de insectos inductores de agallas (Santos *et al.*, 2014).

Una característica importante de los inductores de agallas es su especificidad frente al género o especie de la planta hospedera. Inducen las agallas en un único órgano de la planta, pueden presentarse en raíces, tallos, yemas, hojas, flores y frutos (Nieves-Aldrey, 1988). Cerca del 90% de agallas que producen los insectos herbívoros se dan en hojas de dicotiledóneas, el desarrollo de la agalla comienza desde una única célula metaplástica o un grupo de ellas (Raman, 2011).

Las agallas se pueden clasificar en cuanto a su forma, estructura y localización sobre la planta (Riess, 1956). Se dividen en abiertas (con presencia de una apertura hacia el exterior) y cerradas (totalmente aisladas del exterior) (Pérez, 1999). Las primeras son producidas por organismos que poseen estructuras bucales succionadoras como los áfidos, psílidos y cóccidos, mientras que las segundas son producidas por organismos con estructuras bucales masticadoras como himenópteros, coleópteros, lepidópteros y dípteros (Riess, 1956). Igualmente, se dividen en monotálamicas (con sólo una cavidad larval en su interior) y politalámicas (cuando presentan varias cavidades larvales), mientras que, por otro lado, hay las llamadas cataplasmas o indeterminadas, en las que no existe diferenciación en el tejido, por lo que no tienen forma definida y generalmente son producidas por hongos y bacterias (Riess, 1956).

Entre los insectos secundarios se cuentan organismos de los siguientes órdenes y familias: Thysanoptera, Hemiptera (familia Tingidae), Homoptera (Cercopidae, Cicadellidae, Psyllidae, Aphididae, Eriosomatidae, Adelgidae, Phylloxeridae, Coccidae, Kermidae, Asterolecaniidae, Diaspididae y Eriococcidae), Lepidoptera (Tortricidae y Gelechiidae), Coleoptera (Apionidae), Diptera (Cecidomyiidae, Tephritidae y Chloropidae) (Nieves-Aldrey, 1988).

1.2.4. Las avispa agalladoras cinípidas. Los organismos formadores de agallas más comunes de los encinos son los himenópteros de la familia Cynipidae (Aguilar y Boecklen, 1992; Pujade-Villar *et al.*, 2009). Esta familia cuenta con 754 géneros y 1,400 especies distribuidas por todo el mundo (Ronquist,

1999). Se trata de pequeñas avispa (entre 1-6 mm), de coloración variable pero nunca metálica (Medianero, 2011), de cuerpo rugoso y áspero que poseen alas con tres celdas cubitales más o menos completas (Fullaway, 1911). Sus huevos contienen compuestos irritantes para las células vegetales que a consecuencia de su presencia experimentan un crecimiento anormal (Cornell y Washburn, 1979). Posteriormente, las enzimas secretadas por la larva continúan estimulando el crecimiento anormal de células almacenadoras de almidón, que proveerán de reservas a la avispa en desarrollo (Cornell y Washburn, 1979; Taft y Bissing, 1988). Los taninos de las plantas cumplen la función de proteger a las avispa de otros organismos herbívoros y hongos (Kostoff y Kendall, 1929). La mayoría de cinípidos presentan un ciclo alternante de generaciones (Pujade-Villar *et al.*, 2009), en el que existe una fase sexuada en la que surgen machos y hembras que emergen en primavera o verano, seguida de otra asexuada en la que sólo nacen hembras que emergen en otoño-invierno o al principio de la primavera y producen agallas de mayor tamaño que las de la fase sexual y con una textura más dura o leñosa (Evans, 1972).

En México se conocen 157 especies de cinípidos recolectados en más de 30 especies de encino; no obstante, la mayor diversidad de estos organismos se encuentra en la región Neártica de Estados Unidos y México, con 600 especies descritas (Melika y Buss, 2002).

1.2.5. Usos de las agallas. Las agallas han tenido diversos usos a lo largo de la historia humana. En la época grecorromana, naturalistas como Hipócrates, Plinio y Teofrasto estudiaron la interacción planta-insecto formador de agallas, y encontraron en estas estructuras múltiples usos medicinales, entre los que se encuentran aliviar diarreas, tratar inflamaciones bucales y curar hemorroides (Csóka, 1997). Otras tienen utilidad para la alimentación humana, como es el caso de las cecidias de *Salvia pomifera* de la Isla de Creta (Nieves-Aldrey, 1998). Se ha documentado que las agallas producidas por el cinípido *Andricus gallaetinctoriae* fueron utilizadas en el siglo XVII en el sur de Europa para curtir pieles, así como para la fabricación de una tinta muy fina que ha servido para teñir el cabello y las telas, por tener una cantidad

alta de ácidos tánicos (Larew, 1987). También se conocen otros usos tradicionales por su utilización en el adorno corporal, tatuajes y fabricación de joyería por parte de tribus de África Oriental y la Amazonia (Nieves-Aldrey, 1998).

1.3. Las minas

Las minas son canales de alimentación dentro del parénquima o la epidermis de las plantas provocadas por las actividades de alimentación de larvas de insectos herbívoros (Hering, 1951). Hay insectos minadores de las hojas y taladradores o barrenadores de tallos y madera que para alimentarse permanecen en movimiento entre los tejidos vegetales (Nieves-Aldrey, 1988). La mina provee alimentación y vivienda a la larva que, para protegerse mejor, se aísla del exterior bajo la epidermis o al menos bajo la pared celular, que permanecen sin ser dañadas (Hering, 1951). Las minas, a diferencia de las agallas, no involucran una diferenciación activa y el crecimiento de los tejidos vegetales (Stone y Schönrogge, 2003). Por tanto, las minas, no son el resultado del crecimiento anormal inducido por un agente externo de la planta (Nieves-Aldrey, 1988), sino que son producidas por el comportamiento parásito de insectos pertenecientes a los órdenes Lepidoptera, Coleoptera, Hymenoptera y Diptera (Krassilov, 2008). En este caso, el insecto hembra deposita sus huevos en la superficie de la lámina foliar y la mina termina asemejándose a una sucesión de burbujas en la superficie de la hoja, cada una ocupada por una larva diferente que consumen completamente la clorofila (desde la cutícula superior a la inferior) (Monteiro *et al.*, 2012). La larva penetra el tejido foliar de la planta dejando la cutícula intacta, excepto los agujeros de la entrada y salida; no obstante, la planta reacciona produciendo heridas en la periferia de la mina, aunque los efectos pueden propagarse en diferentes zonas de la hoja y causar muerte celular o deformidades morfológicas lejos de la mina (Monteiro *et al.*, 2012).

Las plantas que presentan minas pueden ser pteridofitas, gimnospermas y angiospermas (Riess *et al.*, 1952), en tanto que los depredadores de los insectos minadores son principalmente aves y hormigas,

pero también ácaros, crisopas, avispas y escarabajos (Krassilov, 2008).

1.4. Antecedentes

En el siglo XVII el científico italiano Malpighi fue el primero en descubrir la relación causa-efecto entre un insecto y su agalla (Nieves-Aldrey, 1998). Mucho tiempo después, en el siglo XX, el botánico holandés Martinus Beijerinck asoció por primera vez el proceso de formación de una agalla como respuesta a la acción de la larva que está en su interior (Iterson *et al.*, 1940). Posteriormente, Folliot (1964) desarrolló la ciencia de la cecidología, disciplina que estudia las cecidias o agallas de las plantas (Mani, 1992). A partir de este momento se generó una explosión de estudios como los de Houard (1925-1933) que publicó la colección de agallas en el laboratorio entomológico del Museo de Historia Natural en París, además de los de Buhr (1964) que continuó el inventario de Houard. Felt (1940) estudió fósiles de agallas del Mioceno en Europa en un total de 4,000 plantas y encontró 14 distintos artrópodos posibles formadores de agallas. Mani (1964), por su parte, estudió la ecología de los insectos formadores de agallas, en tanto Docters van Leeuwen (1982) encontró más de 1,400 agallas diferentes en Alemania. Posteriormente, Ananthakrishnan (1984) investigó sobre las estrategias adaptativas en los insectos cecidógenos y formadores de minas. Meyer (1987) analizó las plantas hospederas y los tipos de insectos formadores de agallas en Alemania, en tanto que Redfern y Askew (1992) publicaron el libro *Plantas con Agallas* y Shorthouse y Rohfritsch (1992) brindaron datos sobre la morfología del desarrollo de los cinípidos.

Los estudios de la última década han documentado como la diversidad genética en las plantas afectan la comunidad de especies asociadas (Whitman, 2006). Por ejemplo, Tovar-Sánchez y Oyama (2006) registraron que la diversidad genética de los encinos explica cerca del 78% de la diversidad de la comunidad de insectos endófagos; y Holden *et al.* (2015) estudiaron los tipos de agallas en California en cuanto a la distribución de plantas nativas con presencia de avispas agalladoras. En el estudio realizado

por Cuevas-Reyes *et al.* (2004) se encontraron diferentes órdenes de artrópodos inductores de agallas y se encontró una correlación significativa entre la riqueza de insectos agalladores con la riqueza de las plantas parasitadas.

Para la región de este estudio, en 1997 se llevó a cabo el proyecto con clave IN205796 “Ecología y genética de la relación entre *Quercus* spp. y sus insectos minadores y formadores de agallas” otorgado por PAPIIT-UNAM a los doctores Ken Oyama y Zenón Cano Santana, el cual se dividió en varias investigaciones, entre las que destacan los trabajos de Mur (2003) que se realizó en la misma salida de campo de este estudio aquí presentado, así como el de Tovar Sánchez *et al.* (2006).

1.5. Justificación

Los estudios realizados sobre insectos formadores de agallas, se enfocan en las funciones ecológicas y evolutivas, al igual que en las bases bioquímicas de la inducción (Lawson *et al.*, 2013). Un tema que necesita desarrollarse más es la interacción que tienen las formaciones de agallas con otros organismos parásitos, así como la relación de los niveles de infestación de agallas y minas en cuanto a si hay beneficio o afectación, o si su relación es neutral. A pesar de la gran diversidad de insectos inductores de minas (10,000 especies de minadores foliares) (Connor y Taverner, 1997), se han realizado relativamente pocos estudios en detalle, y aún menos estudios han tratado sobre la historia de vida y la ecología de estos organismos (Monteiro *et al.*, 2012). Desde los estudios de Kinsey (1936, 1937, 1938) hasta la actualidad poco se sabe, y no se ha avanzado sustancialmente en el conocimiento de los cinípidos de México (Pujade-Villar *et al.*, 2009). El tema de diversidad y abundancia de insectos agalleros y minadores es reciente en la investigación en el país y no hay información taxonómica de las especies de insectos que originan agallas y minas (Romero, 2015).

El intento por entender la ecología de las interacciones bióticas es de gran importancia para mejorar la gestión y protección de los bosques de encino. En este sentido, este estudio pretende sumarse a una comprensión más amplia de las interacciones ecológicas, en cuanto a qué tipo de relación existe

entre el encino y los organismos formadores de agallas y minas.

La mayoría de los estudios sobre este tema realizados en el mundo están desarrollados en las regiones tropicales (Medianero *et al.*, 2003), por lo que se deben estudiar más los bosques en las regiones templadas. Específicamente para la región fisiográfica Sistema Volcánico Transversal en el norte de Michoacán no hay estudios que analicen la diversidad de insectos formadores de agallas y minas, además de la interacción entre ellos, los niveles de infestación, ni de los morfotipos de agallas y minas.

II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general de este trabajo es describir las interacciones entre los encinos, los insectos formadores de agallas y los formadores de minas en el Sistema Volcánico Transversal (SVT) en Michoacán. Los objetivos particulares son los siguientes:

1. Determinar la variación entre especies y localidades en los niveles de infestación por agallas y minas de los encinos del SVT de Michoacán.
2. Conocer los tipos diferentes de agallas y minas que hay en las hojas de los encinos de la región.
3. Determinar la relación existente entre los niveles de incidencia por agallas, los niveles de incidencia por minas y el tamaño de las hojas.
4. Determinar la relación que existe entre los niveles de incidencia por agallas, los niveles de incidencia por minas y el tamaño de las hojas con los factores abióticos.
5. Describir las dimensiones y formas de agallas y minas en los encinos registrados.
6. Determinar las preferencias de la cara de la hoja que atacan las agallas.
7. Establecer en qué parte de la hoja (ápice, base o centro) se ubican preferentemente las agallas y las minas.

En este trabajo se formulan las siguientes hipótesis y predicciones:

1. Si la abundancia es diferente en cada localidad y, por otro lado, cada especie tiene diferente morfología foliar, además de que a nivel individuo tiene diferente disponibilidad, apetecibilidad, contenido de nutrientes y agua, se espera que exista una gran variabilidad de los niveles de infestación y de los tipos de agallas y minas en los encinos.
2. Si hay variabilidad en los rasgos defensivos de cada especie de encino y la especialización que tienen con este tipo de insectos parásitos es muy estrecha, entonces los niveles de infestación por minas y agallas dependerán de la especie de encino que estén parasitando.
3. Se espera que la mayor incidencia de minas y agallas sean en el haz, por ser la parte superior de la

hoja es más fácil que los insectos formadores de minas y agallas lleguen por la cara superior, por tener una mayor disponibilidad y encontrarse más expuesta que el envés.

4. Si las agallas y las minas explotan el mismo recurso, se espera que sus niveles de infestación estén inversamente relacionados. Se plantea una competencia por las hojas de encino entre insectos formadores de agallas y los que producen minas, así se descarta la posibilidad de facilitación si estuvieran los nichos traslapados de los insectos formadores de agallas con el de los formadores de minas.
5. Se espera que los niveles de incidencia por agallas y minas sean más altos en encinos de hojas más grandes, ya que disponen mayor espacio para ser parasitados.

III. REGIÓN DE ESTUDIO

3.1. El estado de Michoacán

El estado de Michoacán aloja una yuxtaposición de riquezas culturales y naturales, con una destacable mezcla de condiciones geológicas, geográficas y ecológicas (Gopar-Merino, 2015). Tiene una superficie de 58,994 km² (Cué-Bär, 2007) y representa el 3% de la superficie total del país (INEGI, 2011). Se localiza al occidente de la república mexicana, entre 17° 53' a 20° 24' N y 100° 03' a 103° 45' O (Bello y Labat, 1987). Colinda al noroeste con los estados de Jalisco y Colima, al norte con Querétaro y Guanajuato, al este con el estado de México, al suroeste con el Océano Pacífico y al sureste con Guerrero (Gopar-Merino, 2015).

Tiene una topografía muy compleja que comprende regiones montañosas como la Sierra Madre del Sur y el Eje Volcánico Transversal, además de mantener una intersección entre las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical, que lo convierten en uno de los cinco estados con más diversidad de México (Gopar-Merino, 2015). Además, forma parte de las dos cuencas hidrológicas más importantes del país: la de los ríos Lerma y Balsas (INAFED, 2010).

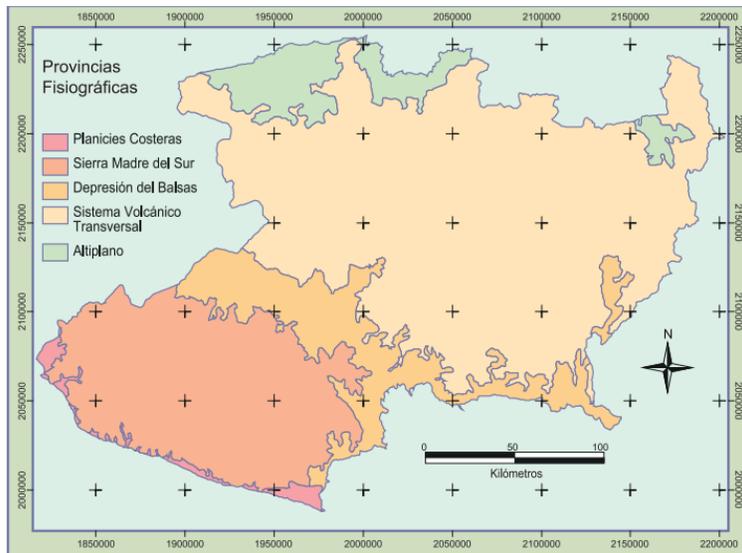
Lo complejo y accidentado del territorio proporciona una variación altitudinal desde el nivel del mar hasta los 3,857 m de altitud del Pico de Tancítaro, lo cual brinda la alta diversidad de climas y tipos de suelo (Villaseñor, 2005). En el estado, los encinos tienen una amplia distribución que va de los 0 a los 3,857 m s.n.m. (Velázquez *et al.*, 2009).

3.2. El Sistema Volcánico Transversal

El Sistema Volcánico Transversal (Figura 1) es una cordillera volcánica del Cenozoico Superior que cruza transversalmente a México a la altura del paralelo 20, y a Michoacán lo atraviesa en su porción norte de este a oeste y está conformado por conos cineríticos (INEGI, 1997).

Este estudio se realizó en la región fisiográfica del Sistema Volcánico Transversal (SVT; *sensu* CONABIO, 2005) del estado (Figura 2). En esta región el tipo de clima es templado con lluvias en verano (Cw) y suelo de tipo Andosol (Villaseñor, 2005). Hay más de mil conos monogenéticos en esta región donde sobresalen el Tancítaro, el Parícutín, la caldera de Los Azufres y el volcán Patamba (Villaseñor, 2005).

En el SVT se encuentran los tres cuerpos de agua de origen tectónico más importantes del país: el lago de Cuitzeo, la ciénega de Zacapu y el lago de Chapala, que en conjunto forman parte de la cuenca del río Balsas y anteriormente mantuvieron una relación muy estrecha entre las culturas prehispánicas (INEGI, 2005). El tipo de vegetación localizado en la zona centro y norte del estado es el bosque de encino, donde hay varias comunidades con diferentes especies y estructura, entre las que encontramos a las xerófitas desarrolladas sobre todo al norte del estado entre los 2000-2600 m, mientras que las comunidades mesófilas y termomesófilas son predominantes del SVT (CONABIO, 2005).



1. Juan Pérez (JP)
2. Los Azufres (LA)
3. San Pedro Jarácuaro (SPJ)
4. Cerro Garnica (CG)
5. El Caracol (EC)
6. La Escalera (LE)
7. Parque José María Morelos (PJMM)
8. Pino Real (PR)
9. San Isidro (SI)
10. El Madroño (EM)
11. Tzintzuntzan (TZ)
12. Nuevo San Juan Parangaricutiro (NSJP)
13. Viejo San Juan Parangaricutiro (VSJP)
14. Santa Clara (SC)
15. Jiquilpan (JI)

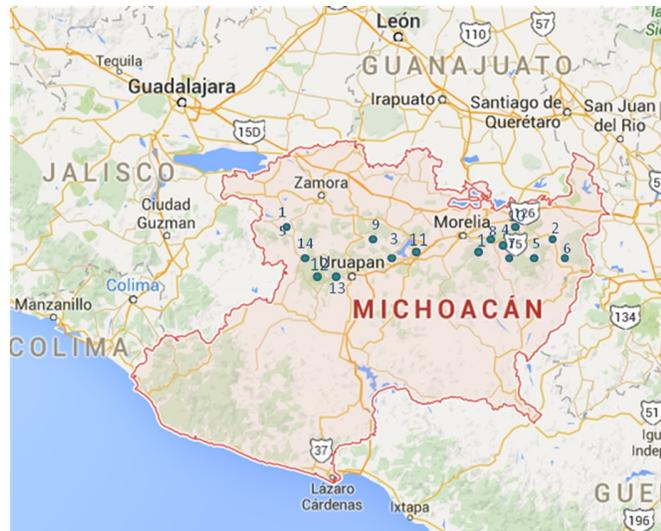


Figura 1. Ubicación de los sitios de muestreo en el Estado de Michoacán.



Figura 2. Ubicación del recorrido realizado a través del Sistema Volcánico Transversal (SVT) del estado de Michoacán (línea azul).

En los 15 sitios visitados se identificaron 20 especies de encinos en total. Las especies de encino encontradas en los bosques visitados en cada localidad se muestran en el cuadro 1. La riqueza de esos encinares varió entre una especie de encino en Cerro de Guernica, La Escalera, San Isidro y Santa Clara y seis especies de encino en El Madroño y El Caracol (Cuadro 1). No todas esas especies fueron colectadas dado que sus copas estaban traslapadas.

Cuadro 1. Veinte especies de encinos registradas en cada una de las 15 localidades visitadas en SVT del Estado de Michoacán. Las abreviaturas significan: CG= Cerro Guernica, EC= El Caracol, EM= El Madroño, Ji= Jiquilpan, JP= Juan Pérez, LE= La Escalera, LA= Los Azufres, NSJP= Nuevo San Juan Parangaricutiro, PJMM= Parque José María Morelos, PR= Pino Real, SI= San Isidro, SPJ= San Pedro Jarácuaro, SC= Santa Clara, Tz= Tzintzuntzan y VSJP= Viejo San Juan Parangaricutiro.

Especie	Localidad														
	CG	EC	EM	Ji	JP	LE	LA	NSJP	PJMM	PR	SI	SPJ	SC	Tz	VSJP
Sección Lobatae															
<i>Q. acutifolia</i>		X													
<i>Q. affinis</i>							X								
<i>Q. crassifolia</i>		X			X		X					X			X
<i>Q. crassipes</i>			X		X						X				X
<i>Q. castanea</i>		X													X
<i>Q. dysophylla</i>					X							X			
<i>Q. laurina</i>			X				X	X						X	
<i>Q. planipocula</i>															X
<i>Q. scytophylla</i>										X					
<i>Q. sideroxylla</i>			X												X
Sección Quercus															
<i>Q. deserticola</i>		X		X					X						
<i>Q. glabrescens</i>				X											
<i>Q. laeta</i>				X					X	X					
<i>Q. martinezii</i>		X													
<i>Q. obtusata</i>		X	X			X				X		X		X	
<i>Q. peduncularis</i>									X				X		
<i>Q. resinosa</i>										X					
<i>Q. rugosa</i>	X		X					X							
<i>Q. subspathulata</i>												X			
<i>Q. tuberculata</i>			X	X					X	X					

IV. MÉTODO

4.1. Muestreo

Se hizo un recorrido por las localidades donde se registran encinos en el SVT entre el 21 y el 26 de abril de 1997. Las localidades visitadas se muestran en la Figura 1.

Se escogieron los primeros árboles de cada especie de manera dirigida; tomando como criterio que no tuvieran sus copas traslapadas con otros árboles, para asegurarse que no había mezcla de hojas. No se colectaron datos en las localidades y especies que se registraban en bosques densos, en los cuales las copas de los árboles sí estaban traslapadas. Sólo se tomaron muestras de hojas completas, al pie de los encinos. Por tratarse de una colecta en época de secas, los árboles pierden sus hojas. Se colectaron 194-1500 (en promedio 850) hojas depositadas al pie de 3-5 árboles de cada especie con hojas disponibles en el mantillo de cada localidad visitada. El método de colecta fue como sigue: se ubicaron cuadros de 25×25 cm en los cuatro puntos cardinales (norte, sur, este y oeste) a una distancia del tronco del árbol de 1 m, dentro de los cuales se extrajeron todas las hojas no degradadas del mantillo. Posteriormente, se separaron las hojas sanas de las hojas con agallas y las hojas con minas y se contaron.

Se hicieron mediciones de las dimensiones (largo y ancho) de 1-40 hojas infestadas en cada especie y en cada localidad, según su disponibilidad, pues algunas muestras se extraviaron. Por ello, estas mediciones se hicieron a una muestra de hojas infestadas por agallas y minas de solamente seis localidades (Madroño, Jarácuaro, Santa Clara, Escalera, Jiquilpan y Los Azufres). Por falta de espacio para transportar desde el sitio de muestreo hacia el laboratorio, las hojas sanas no se tomaron en cuenta para estas mediciones. También se midió el ancho y largo de las agallas y del área afectada por las minas. Se calculó el área (A) de las hojas seleccionadas y del tamaño del área (A) afectada por agallas y minas, usando la fórmula:

$$A=\pi ab$$

donde: a es el radio mayor y b es el radio menor, como si la hoja y el área dañada tuviese forma de elipse. Por último, se registró la posición en la cara y la sección de la hoja donde se localiza la infestación.

4.2. Análisis de datos

Se calcularon los porcentajes de infestación tanto de agallas como de minas en cada especie y en cada localidad. Se aplicaron pruebas de ji cuadrada para determinar si la frecuencia a la que se encontraban hojas sanas o infestadas por agallas o minas dependía de la especie (en localidades que registraban datos de más de una especie) y de la localidad (en especies registradas en diferentes localidades). De encontrar diferencias significativas se calcularon los residuos estandarizados (Siegel y Castellan, 1995). Para verificar la relación entre tipo de hojas (infestadas por agallas vs sanas) y la localidad con los datos de *Q. laurina*, se combinaron los datos de El Madroño y San Juan Parangaricutiro para comparar con Los Azufres, pues no fueron útiles los residuos estandarizados. En este último caso se tuvo una tabla de contingencia de 2 (tipos de hoja) \times 2 (localidades: Madroño + San Juan y Los Azufres), a la cual se le aplicó una prueba de ji cuadrada.

Las agallas y las minas fueron clasificadas por su geometría y se tomaron las medidas. Además, se registró el tipo de forma y su posición en la cara (sólo agallas) y la sección de la hoja. Los tipos de forma utilizados en este trabajo se basaron en clasificaciones similares realizadas por Morris y Perring (1974), Nieves-Aldrey (1998), Townsend y Eliason (1998) y Kappelle (2006). Para conocer las diferencias entre la colocación de las agallas en la cara de la hoja, se hizo una prueba de ji cuadrada considerando una frecuencia esperada de 1:1 en cada cara. Para conocer las diferencias entre la posición de las agallas y minas en cada sección de la hoja (ápice, base o centro) se hizo otra prueba de ji cuadrada considerando una frecuencia esperada de 1:1:1 en cada sección. En ambas pruebas, en caso de tener más de 1 grado de libertad y una distribución no aleatoria se calcularon los residuos estandarizados para encontrar las celdas con diferencias significativamente diferentes a las esperadas.

Se realizó una correlación no paramétrica de Spearman entre el porcentaje de infestación de minas y el porcentaje de infestación por agallas, considerando como unidad de muestreo cada especie muestreada en cada localidad ($N=21$ especie-localidades). También se realizó una correlación de Pearson entre el tamaño de la hoja infestada por agallas y el tamaño de las agallas, así como para los tamaños de las hojas infestadas de minas con el tamaño de la mina. Se hicieron otras dos correlaciones de Spearman una entre el tamaño de la hoja infestada con el número de agallas y otra con el número de minas que éstas presentaron.

Se correlacionaron los datos de riqueza (número de morfotipos) e incidencia de agallas y minas (porcentaje de hojas infestadas en cada especie-localidad) con los datos de precipitación (mm) y temperatura ($^{\circ}\text{C}$) anuales, así como con la altitud de la localidad. Los datos de precipitación y temperatura anuales se obtuvieron de García (1988) ubicando los datos de las estaciones más cercanas a cada localidad. Las estaciones estuvieron ubicadas entre 2.2-20 km de la localidad, excepto en el caso de Jiquilpan cuya estación más cercana estuvo ubicada a 46.2 km, pero a una misma altitud (Figura 1).

Se hizo una correlación de Spearman entre el tamaño de las hojas infestadas de encino y las variables físicas de: altitud, precipitación y temperatura de cada localidad.

V. RESULTADOS

5.1. Variación en la incidencia de agallas

Los encinos registraron un porcentaje de infestación de hojas por agallas que varió entre especies y localidades (Figura 3), pues se registró 0% en *Q. laurina* tanto en El Madroño como en San Juan, en tanto que el valor más alto se registró en *Quercus sideroxylla* en El Madroño (14.4%). Otros valores altos se registraron en *Q. obtusata* en La Escalera y San Pedro Jarácuaro (12.9 y 11.6%, respectivamente), en tanto que *Q. dysophylla* en Juan Pérez registró 12.7%. Por otro lado, otros bajos porcentajes de infestación se encontraron en *Q. rugosa* en El Madroño (0.3%), seguida de *Q. deserticola* en Jiquilpan (0.4%) (Cuadro 2). Se encontró que la frecuencia con la que se registran hojas de distinto tipo (infestadas vs sanas) en una especie particular de encino depende significativamente de la localidad en cuatro casos estudiados (prueba de ji cuadrada: *Q. deserticola*, $\chi^2 = 25.90$, g.l.=1, $P < 0.005$; *Q. peduncularis*, $\chi^2 = 6.26$, g.l.=1, $P < 0.025$; *Q. tuberculata*, $\chi^2 = 7.43$, g.l.=1, $P < 0.01$; *Q. laurina*, $\chi^2 = 24.34$, g.l.=2, $P < 0.005$), excepto en *Q. obtusata* ($\chi^2 = 0.38$, g.l.=1, $P > 0.5$). La frecuencia de hojas infestadas por agallas en *Q. deserticola* fue significativamente más alta en Parque José María Morelos (5.3%) que en Jiquilpan (0.4%); en *Q. peduncularis* fue más alta en Santa Clara (9.9%) que en Parque José María Morelos (4.1%); en *Q. tuberculata* fue más alta en Pino Real (4.7%) que en Jiquilpan (1.8%); en tanto que en *Q. laurina* fue más alta en Los Azufres (0.4%) que en El Madroño y Nuevo San Juan Parangaricutiro (0% en ambos casos) ($\chi^2 = 24.34$, g.l.=1, $P < 0.005$) (Cuadro 2; Figura 3).

Por otro lado, se encontró que la frecuencia a la que se registran las hojas de distinto tipo (infestadas y sanas) en una localidad particular depende significativamente de la especie (prueba de ji cuadrada: Jarácuaro, $\chi^2 = 6.30$, g.l.=1; $P < 0.025$; Pino Real, $\chi^2 = 7.73$, g.l.=1, $P < 0.01$; Jiquilpan, $\chi^2 = 5.42$, g.l.=1, $P < 0.025$ y para Parque José María Morelos, $\chi^2 = 18.76$, g.l.=2, $P < 0.005$) (Figura 3). En este contexto, la frecuencia de hojas infestadas por agallas en Jarácuaro es más alta en *Q. obtusata* (11.6%) que en *Q. subspathulata* (5.4%), para Pino Real es más alta en *Q. tuberculata* (4.7%) que en *Q.*

scytophylla (1.8%), para Jiquilpan es más alta en *Q. tuberculata* (1.8%) que en *Q. deserticola* (0.4%) y para Parque José María Morelos es más alta en *Q. deserticola* (5.3%) que en *Q. peduncularis* (4.1%). y en *Q. laeta* (1.7%) (Cuadro 2 y Figura 4).

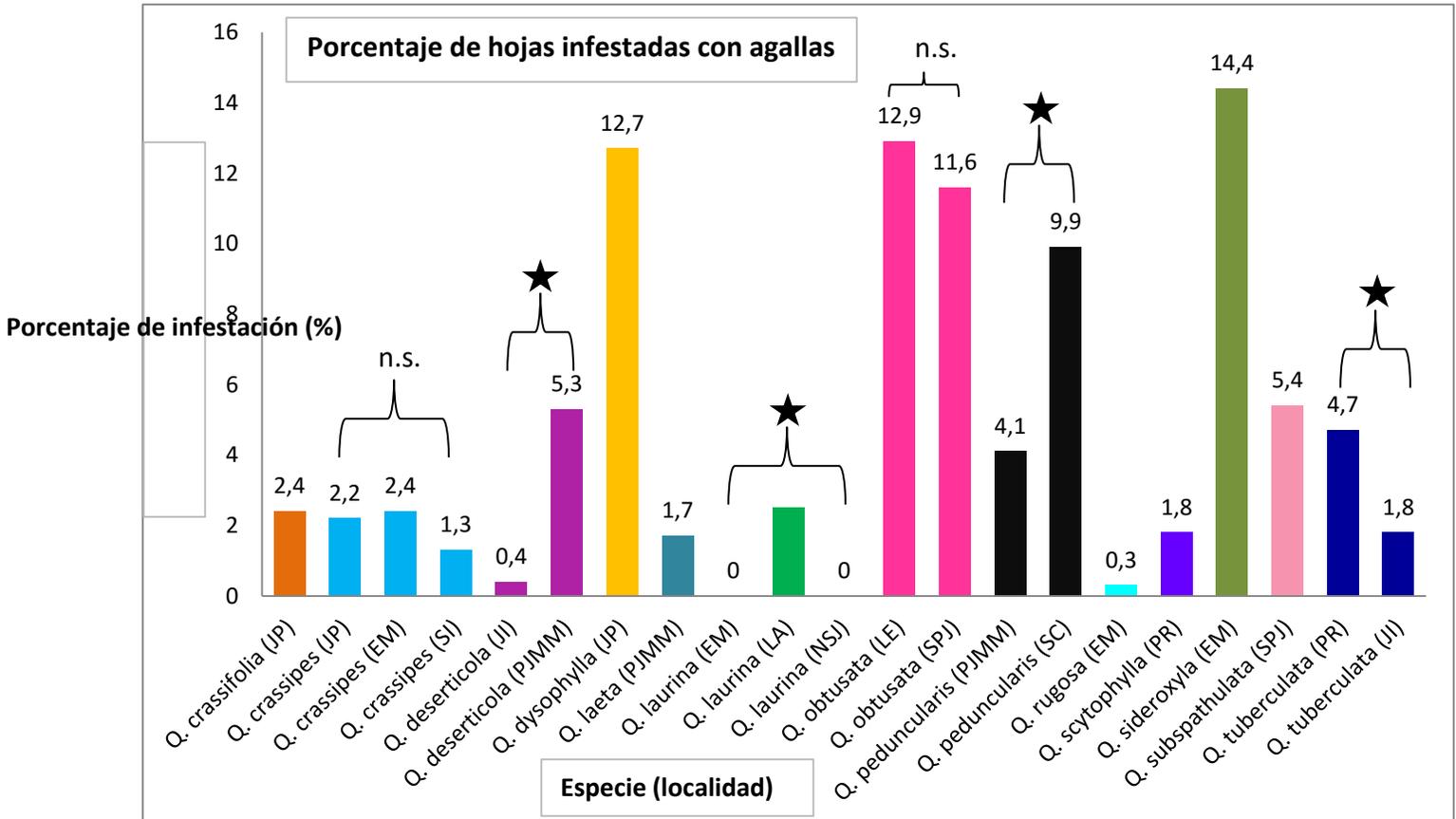


Figura 3. Variación del porcentaje de infestación de hojas por agallas en diferentes especies de encinos distribuidos en distintas localidades del Sistema Volcánico Transversal de Michoacán. Datos de abril de 1997. Localidades: EM: El Madroño, LE: La Escalera, SPJ: San Pedro Jarácuaro, JP: Juan Pérez, SC: Santa Clara, LA: Los Azufres, PJMM: Parque José María Morelos, PR: Pino Real, SI: San Isidro, NSJ: Nuevo San Juan y JI: Jiquilpan. Cada color denota una especie diferente; el número sobre las barras indican el porcentaje de infestación de agallas. La estrella ($P < 0.05$) indica que las diferencias fueron significativas y la notación “n.s.” ($P > 0.05$) indica que no las fueron, el corchete abarca las especies que fueron comparadas.

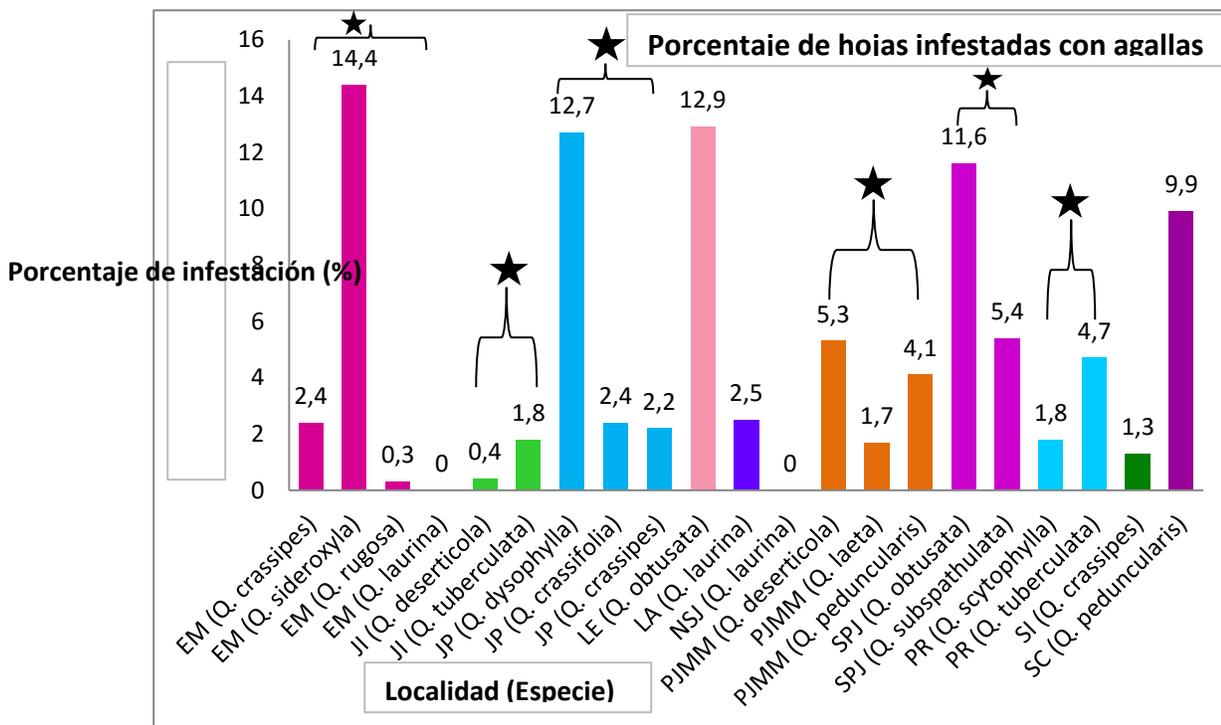


Figura 4. Variación del porcentaje de infestación de hojas por agallas en diferentes localidades del Sistema Volcánico Transversal de Michoacán en distintas especies de encinos. Datos de abril de 1997. Localidades: EM: El Madroño, LE: La Escalera, SPJ: San Pedro Jarácuaro, JP: Juan Pérez, SC: Santa Clara, LA: Los Azufres, PJMM: Parque José María Morelos, PR: Pino Real, SI: San Isidro, NSJ: Nuevo San Juan y Jl: Jiquilpan. Cada color denota una localidad diferente; el número sobre las barras indican el porcentaje de infestación de agallas. La estrella ($P < 0.05$) indica que las diferencias fueron significativas sobre el corchete que abarca las especies que fueron comparadas.

5.2. Variación en la incidencia de minas

Las hojas de los encinos registraron un porcentaje de infestación por minas que varió entre 1 y 29.9%, entre especies asentadas en distintas localidades (Figura 5). *Quercus peduncularis* en Santa Clara registró los mayores niveles de infestación (29.9%), seguido de *Q. tuberculata* en Jiquilpan (14.2%) y continúa *Q. peduncularis* de el Parque José María Morelos (13.9%). En tanto que *Q. obtusata* en San Pedro Jarácuaro registró 11.4%. Por otro lado, los menores porcentajes de infestación se encontraron en *Q. deserticola* en Jiquilpan y *Q. crasipes* en El Madroño (1%), seguidos por *Q. dysophylla* en Juan Pérez (1.8%) (Figura 5).

Los morfotipos de minas registrados fueron de los tipos roncha y serpiente (Cuadro 3). Todas las

especies de encino, excepto *Q. crassipes*, poseen los dos morfotipos de minas. Asimismo, *Q. crassipes* tiene los niveles más bajos de infestación por minas (1%) (Cuadro 2 y 4; Figura 5). Tal como ocurrió para las agallas, se encontró que la frecuencia a la que se registran hojas de distinto tipo (infestadas por minas vs no infestadas por éstas) en una especie particular de encino depende significativamente de la localidad (prueba de ji cuadrada: *Q. deserticola*, $\chi^2 = 25.79$, g.l.=1, $P < 0.005$; *Q. obtusata*, $\chi^2 = 37.14$, g.l.=1, $P < 0.005$; *Q. peduncularis*, $\chi^2 = 19.28$, g.l.=1, $P < 0.005$; *Q. tuberculata*, $\chi^2 = 34.16$, g.l.=1, $P < 0.005$; *Q. laurina*, $\chi^2 = 44.31$, g.l.=2, $P < 0.005$). La frecuencia de hojas infestadas por minas en *Q. deserticola* es más alta en Parque José María Morelos (7%) que en Jiquilpan (1%), en *Q. obtusata* es más alta en San Pedro Jarácuaro (11.4%) que en La Escalera (10.6%), en *Q. peduncularis* es más alta en Santa Clara (29.9%) que en Parque José María Morelos (13.9%), en *Q. tuberculata* es más alta en Pino Real (4.7%) que en Jiquilpan (1.8%) y, por último, en *Q. laurina* es más alta en Nuevo San Juan Parangaricutiro (6.5%) que en El Madroño (2%) y en Los Azufres (1.3%) (Cuadro 2 y Figura 5).

Asimismo, se encontró que la frecuencia a la que se registran hojas infestadas por minas de distinto tipo en una localidad depende significativamente de la especie (prueba de ji cuadrada: Jarácuaro, $\chi^2 = 15.7$, g.l.=1, $P < 0.005$; Pino Real, $\chi^2 = 41.75$, g.l.=1, $P < 0.005$; Jiquilpan, $\chi^2 = 12.49$, g.l.=1, $P < 0.005$; Parque José María Morelos, $\chi^2 = 35.90$, g.l.=2, $P = 0.005$; Figura 6). La frecuencia de las hojas infestadas por minas en Jarácuaro es más alta en *Q. obtusata* (11.4%) que en *Q. subspatulata* (5.4%), en Pino Real es más alta en *Q. tuberculata* (14.2%) que en *Q. scytophylla* (3.3%), en Jiquilpan es más alta en *Q. tuberculata* (4.1%) que en *Q. deserticola* (1%) y en Parque José María Morelos es más alta en *Q. peduncularis* (13.9%) que en *Q. deserticola* (7%) y en *Q. laeta* (1.7%) (Cuadro 2 y Figura 6).

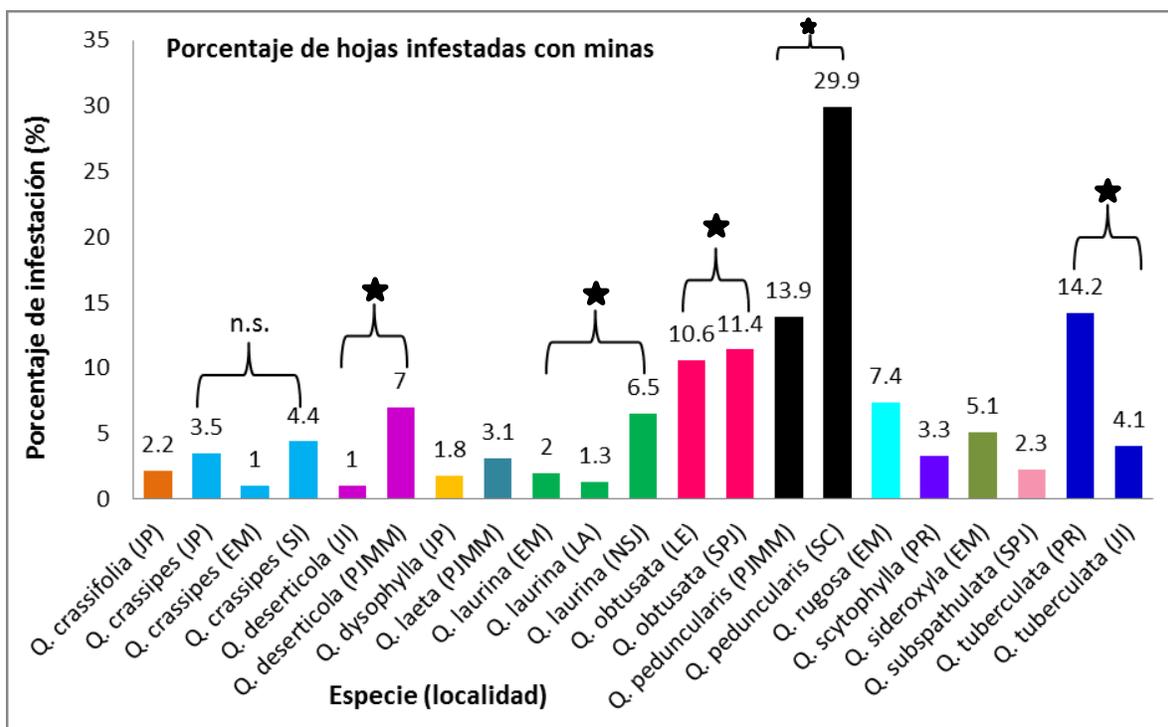


Figura 5. Variación del porcentaje de infestación de hojas por minas en diferentes especies de encinos distribuidos en distintas localidades del Sistema Volcánico Transversal de Michoacán. Datos de abril de 1997. Localidades: EM: El Madroño, LE: La Escalera, SPJ: San Pedro Jarácuaro, JP: Juan Pérez, SC: Santa Clara, LA: Los Azufres, PJMM: Parque José María Morelos, PR: Pino Real, SI: San Isidro, NSJ: Nuevo San Juan y JI: Jiquilpan. Cada color denota una especie diferente; el número sobre las barras indican el porcentaje de infestación de minas. La estrella ($P < 0.05$) indica que las diferencias fueron significativas y la notación “n.s.” ($P > 0.05$) indica que no las fueron, el corchete abarca las especies que fueron comparadas.

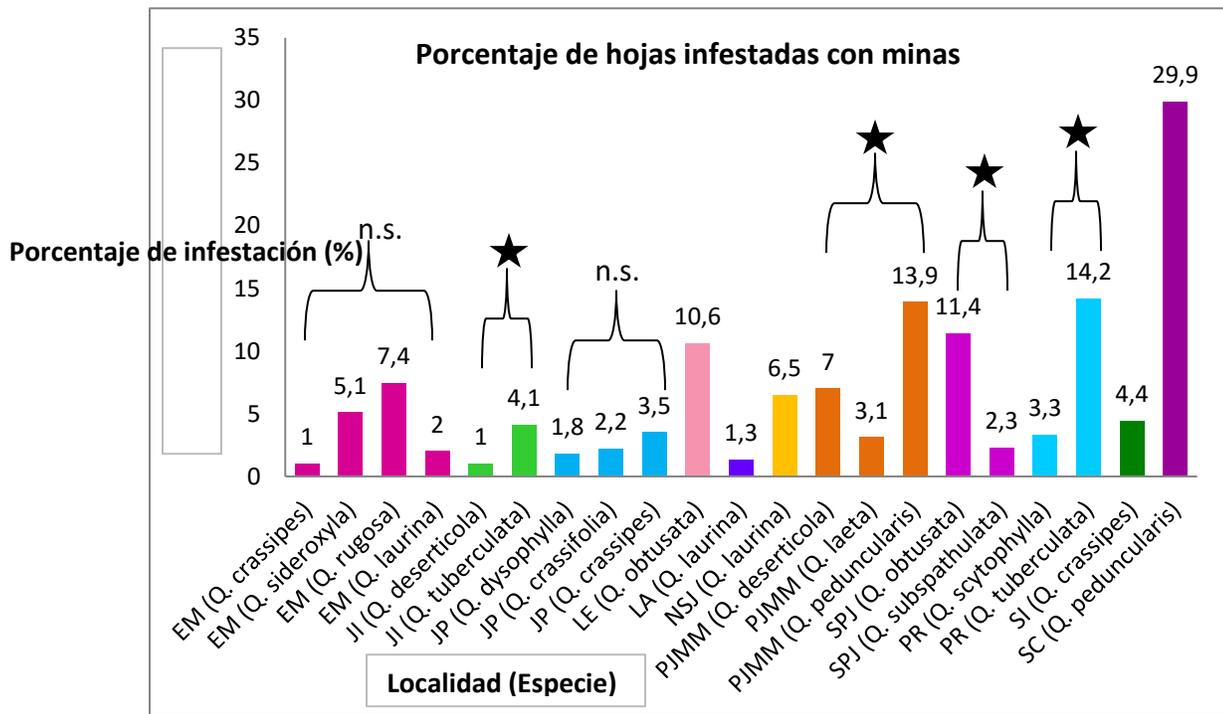


Figura 6. Variación del porcentaje de infestación de hojas por minas en diferentes localidades del Sistema Volcánico Transversal de Michoacán en distintas especies de encinos. Datos de abril de 1997. Localidades: EM: El Madroño, LE: La Escalera, SPJ: San Pedro Jarácuaro, JP: Juan Pérez, SC: Santa Clara, LA: Los Azufres, PJMM: Parque José María Morelos, PR: Pino Real, SI: San Isidro, NSJ: Nuevo San Juan y Jl: Jiquilpan. Cada color denota una localidad diferente; el número sobre las barras indican el porcentaje de infestación de minas. La estrella ($P < 0.05$) indica que las diferencias fueron significativas sobre el corchete que abarca las especies que fueron comparadas.

Cuadro 2. Localidades, porcentaje de infestación de agallas y minas por especie, número de hojas y cantidad de tipos de minas y agallas diferentes.

Localidad	Especie	Agallas (%)	Minas (%)	N	Número de tipos de minas	Número de tipos de agallas
Juan Pérez	<i>Q. dysophylla</i>	12.7	1.8	221	2	3
	<i>Q. crassipes</i>	2.2	3.5	651	2	3
	<i>Q. crassifolia</i>	2.4	2.2	584	2	4
Los Azufres	<i>Q. laurina</i>	2.5	1.3	1500	2	3
San Pedro Jarácuaro	<i>Q. subspathulata</i>	5	2.3	220	2	3
	<i>Q. obtusata</i>	11.6	11.4	405	2	5
La Escalera	<i>Q. obtusata</i>	12.9	10.6	620	2	7
Parque J.M. Morelos	<i>Q. deserticola</i>	5.3	7	241	2	2
	<i>Q. laeta</i>	1.7	3.1	803	2	2
Pino Real	<i>Q. peduncularis</i>	4.1	13.9	194	2	5
	<i>Q. scytophylla</i>	1.8	3.3	571	2	3
	<i>Q. tuberculata</i>	4.7	14.2	558	2	6
San Isidro	<i>Q. crassipes</i>	1.3	4.4	620	2	2
El Madroño	<i>Q. sideroxyla</i>	14.4	5.1	198	2	1
	<i>Q. laurina</i>	0	2	346	2	0
Nuevo San Juan	<i>Q. crassipes</i>	2.4	1	210	1	1
	<i>Q. rugosa</i>	0.3	7.4	615	2	2
	<i>Q. laurina</i>	0	6.5	600	2	0
Santa Clara	<i>Q. peduncularis</i>	9.9	29.9	565	2	8
Jiquilpan	<i>Q. deserticola</i>	0.4	1	687	2	2
	<i>Q. tuberculata</i>	1.8	4.1	561	2	5

5.3. Morfotipos de agallas y minas

El intervalo del número de agallas encontrado por hoja fue de 1-45, en tanto que el de minas fue de uno a ocho por hoja. Por otra parte, los encinos registraron entre uno y ocho morfotipos de agallas (Cuadro 2). Los ocho morfotipos de agallas que se encontraron fueron: cilindro, corcho, costra, manzana, estrella, lenteja, nuez y pisciforme (ver citas en sección 4.2.; Figura 7 y 8). La especie que presentó todas las morfoagallas fue *Q. peduncularis* en Santa Clara. En segundo lugar de incidencia de agallas y de número de morfotipos está *Q. obtusata* en La Escalera, con siete tipos de agallas, que incluyen a todos menos al estrella, seguido por *Q. crassipes* en El Madroño (tres); mientras que *Q. rugosa* (costra), *Q. tuberculata* (pisciforme) y *Q. laurina* (nuez) registraron solamente un morfotipo (Cuadro 2).

Los tipos de minas registrados en 13 especies de encino y 11 localidades registrados fueron roncha

y serpiente (nomenclatura de Morris y Perring, 1974). Todas las especies de encino presentaron del tipo roncha, en tanto que del tipo serpiente la presentan cinco de las diez especies, y sólo en el caso de *Q. laurina* de la localidad de El Madroño no presenta del tipo serpiente mientras que en Los Azufres sí las presentó.

Solamente *Q. peduncularis* en Santa Clara registró todo los morfotipos de agallas y minas. Por otro lado, *Q. laurina*, *Q. sideroxylla* en el Madroño, *Q. subsphatulata* y *Q. laeta* en Jarácuaro sólo poseen un morfotipo de mina (roncha) (Cuadro 3). En cuanto la diferencia de morfotipos por localidad, *Q. obtusata* en La Escalera presentó cinco morfotipos de agallas, mientras que en Jarácuaro presentó sólo uno. En el caso, de *Q. crassipes* en El Madroño presentó tres morfotipos de agallas y ninguno en Los Azufres. Respecto a las minas, *Q. laurina* en El Madroño presentó un morfotipo de minas, pero en Los Azufres presentó ambos morfotipos.

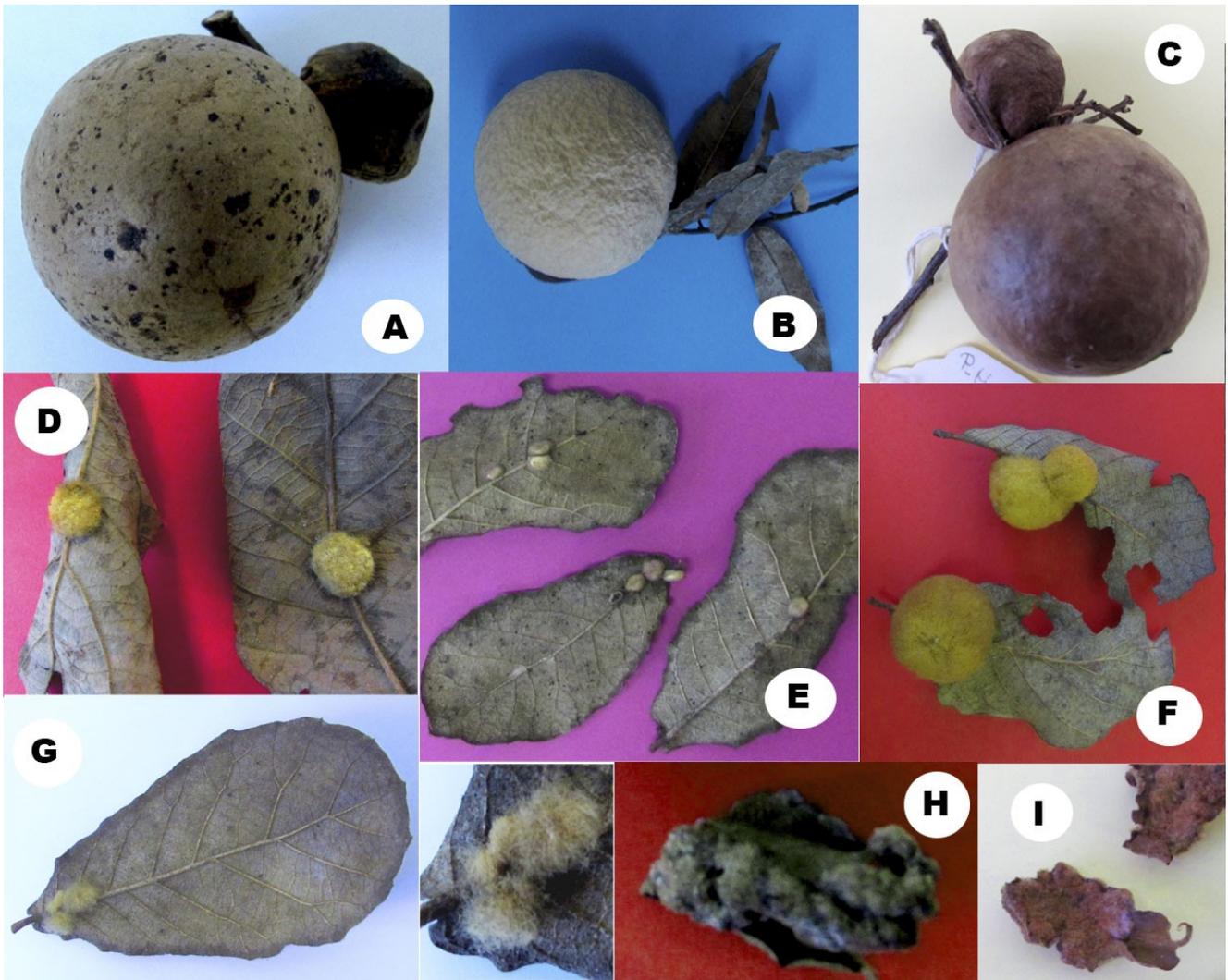


Figura 7. Tipos de agallas foliares con la localidad escrita entre paréntesis. **A, B, C y F:** Agallas esféricas o de manzana. **A:** Agalla esférica lisa (La Escalera). **B:** Agalla esférica rugosa (Nuevo San Juan Parangaricutiro). **C:** Agalla esférica lisa (Santa Clara). **D:** Agalla pisciforme aterciopelada (Santa Clara). **E:** Agalla en forma de lenteja (La Escalera). **F:** Agalla esférica aterciopelada (Santa Clara). **G:** Agalla pisciforme peluda (Santa Clara). **H:** Agalla en forma de cilindro (La Escalera). **I:** Agalla en forma de cilindro (Santa Clara).

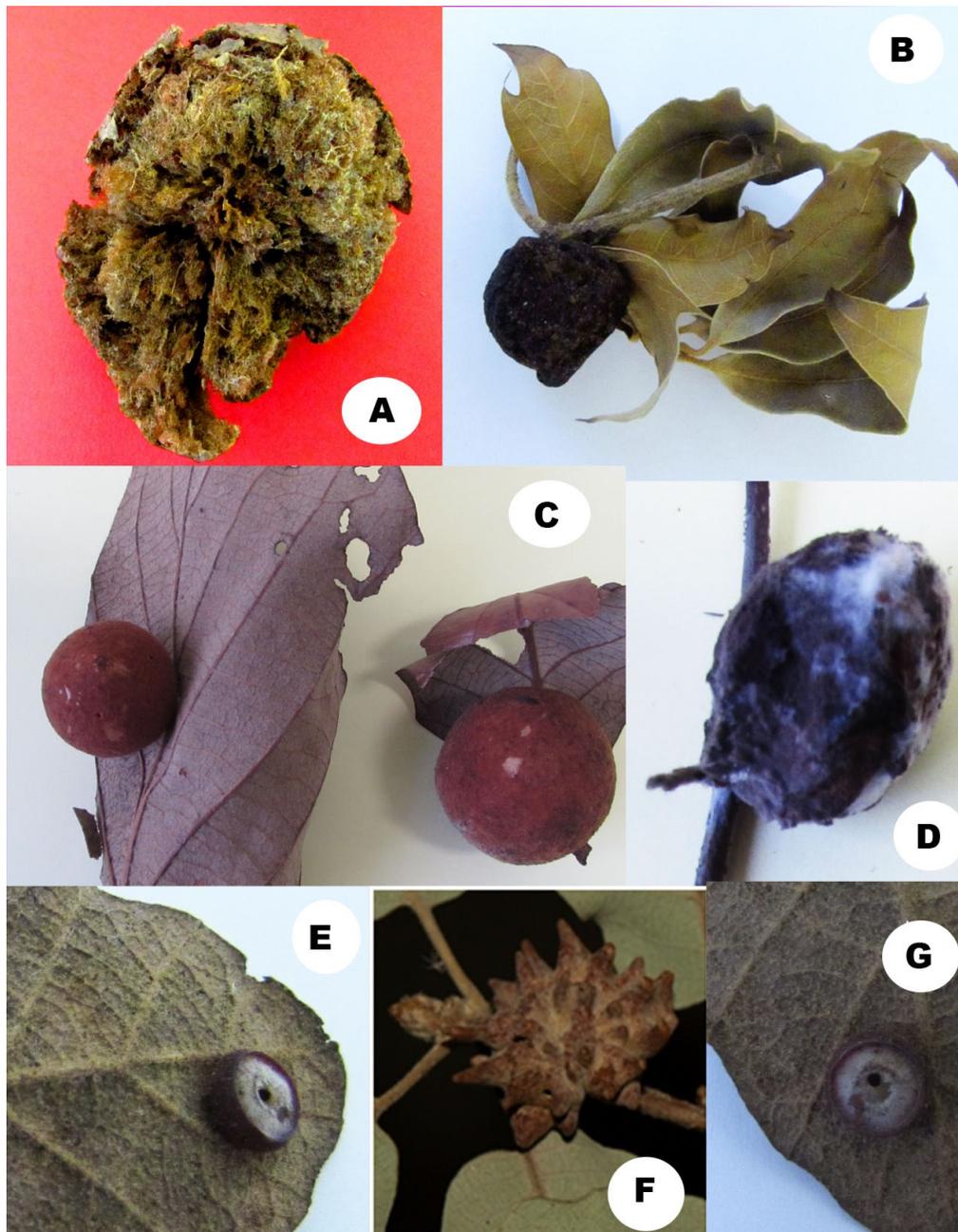


Figura 8. Tipos de agallas con la localidad entre paréntesis. **A:** Agalla en forma de corcho (SC). **B:** Agalla en forma de nuez (SC). **C:** Agalla esférica aterciopelada rojiza (JI). **D:** Agalla en forma de nuez con hongos (SC). **E:** Agalla tipo costra (JI). **F:** Agalla tipo estrella (SC). **G:** Agalla tipo costra (SC).

Cuadro 3. Morfotipos de agallas y minas registrados en cada especie de encino y localidad del Sistema Volcánico Transversal de Michoacán. Cil: cilindro, Cor: corcho, Manz: manzana, Est: estrella, Len: lenteja, Psi: psiciforme, Ron: roncha, Ser: serpiente.

Localidad	Especie	Tipo de Agalla								Tipo de mina	
		Cil	Costra	Cor	Manz	Est	Len	Nuez	Psi	Ron	Ser
El Madroño	<i>Q. crassipes</i>	X	X		X					X	X
Los Azufres	<i>Q. crassipes</i>									X	X
El Madroño	<i>Q. rugosa</i>		X							X	
El Madroño	<i>Q. laurina</i>									X	
El Madroño	<i>Q. sideroxylla</i>									X	
Jarácuaro	<i>Q. obtusata</i>		X							X	X
Jarácuaro	<i>Q. subsphatulata</i>									X	
Jarácuaro	<i>Q. laeta</i>									X	
Santa Clara	<i>Q. peduncularis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
La Escalera	<i>Q. obtusata</i>	X	X		X		X		X	X	X
Jiquilpan	<i>Q. deserticola</i>									X	X
Jiquilpan	<i>Q. tuberculata</i>									X	X
Los Azufres	<i>Q. laurina</i>									X	X

5.4. Posición de agallas y minas en las diferentes caras de las hojas de encino

Las agallas presentan preferencias por infestar alguna cara de la hoja (Tabla 4). *Q. crassipes* de El Madroño tuvo mayor infestación por agallas en el haz, mientras *Q. obtusata* La Escalera lo sufrió en el envés, en tanto que, por otro lado, se registró que la frecuencia observada de agallas infestando ambas caras de la hoja de *Q. peduncularis* en Santa Clara fue significativamente menor a la esperada (considerando el modelo nulo 1:1:1/haz:envés:ambas caras) (Cuadro 4). Los datos detallados de la posición de agallas en distintas caras de la hoja de diferentes especies de encinos en las localidades visitadas se muestran en detalle en el Apéndice 4. De acuerdo con su posición en la hoja, en 22.3% de los casos las agallas se registraron en el ápice, 18% en el centro y 59.6% en la base (Apéndice 4). Las especies que presentaron diferencias significativas en cuanto a la posición de la agalla en la hoja fueron

Q. obtusata en La Escalera, *Q. peduncularis* en Santa Clara y *Q. crassipes* en El Madroño (Cuadro 5). Se registró una frecuencia observada significativamente mayor en el centro de la hoja en *Q. crassipes* de El Madroño; en contraste hubo una frecuencia significativamente mayor en el ápice y significativamente menor en el centro en *Q. obtusata* de La Escalera, pero hubo una mayor frecuencia observada en la base de las hojas de *Q. peduncularis* de Santa Clara (Cuadro 5).

Cuadro 4. Prueba de ji cuadrada para determinar la frecuencia de agallas en distinta cara de las hojas de encinos del SVT de Michoacán. Los signos asociados a las frecuencias observadas denotan si éstas fueron significativamente mayores (+) o menores (-) a las esperadas (prueba de residuos estandarizados). En todos los casos se probó equidistribución 1:1 o 1:1:1, según el caso.

Localidad	Especie	N	Frecuencias observadas					
			Haz	Envés	Ambas caras	χ^2	g.l.	P
El Madroño	<i>Q. crassipes</i>	10	10	0	-	10.00	1	<0.005
La Escalera	<i>Q. obtusata</i>	36	2(-)	24(+)	10	18.61	2	<0.005
Santa Clara	<i>Q. peduncularis</i>	37	18	16	3(-)	10.76	2	<0.005

Cuadro 5. Prueba de ji cuadrada para determinar la frecuencia de agallas en distinta posición (ápice, centro o base) de las hojas de encinos del SVT de Michoacán. Los signos asociados a las frecuencias observadas denotan si éstas fueron significativamente mayores (+) o menores (-) a las esperadas (prueba de residuos estandarizados). En todos los casos se probó equidistribución 1:1:1.

Localidad	Especie	N	Frecuencias observadas				χ^2	g.l.	P
			Ápice	Centro	Base				
El Madroño	<i>Q. crassipes</i>	10	1	8 (+)	1	9.8	2	<0.005	
La Escalera	<i>Q. obtusata</i>	36	29 (+)	1(-)	6	36.18	2	<0.005	
Santa Clara	<i>Q. peduncularis</i>	37	11	7	19 (+)	6.25	2	<0.050	

Por otro lado, las minas de *Q. peduncularis* en Santa Clara y de *Q. obtusata* en La Escalera presentaron preferencias por ubicarse en la base de la hoja, pero las de *Q. crassipes* de El Madroño y *Q. obtusata* de Jarácuaro se distribuyeron uniformemente a lo largo de la misma (Cuadro 6). En los dos primeros casos la frecuencia observada de minas en la base de la hoja fue más alta que la esperada por azar (Cuadro 6). Los datos detallados de la posición de minas en distintas zonas de las hojas de diferentes especies de encinos en las localidades visitadas se muestran en detalle en el Apéndice 5.

Cuadro 6. Prueba de ji cuadrada para determinar la frecuencia de minas en distinta posición (ápice, centro o base) de las hojas de encinos del SVT de Michoacán. Los signos asociados a las frecuencias observadas denotan si éstas fueron significativamente mayores (+) o menores (-) a las esperadas (prueba de residuos estandarizados). En todos los casos se probó equidistribución 1:1:1.

Localidad	Especie	N	Frecuencias observadas					
			Ápice	Centro	Base	χ^2	g.l.	P
El Madroño	<i>Q. crassipes</i>	21	3	8	10	3.71	2	>0.25
Jarácuaro	<i>Q. obtusata</i>	36	13	11	12	0.16	2	>0.95
Santa Clara	<i>Q. peduncularis</i>	75	17	7(-)	51(+)	42.56	2	<0.005
La Escalera	<i>Q. obtusata</i>	37	0(-)	0(-)	37(+)	74	2	<0.005

5.5. Correlación entre agallas y minas

No se encontró una correlación significativa entre el porcentaje de hojas infestadas por agallas y el porcentaje de aquéllas que estaban infestadas por minas ($r_s=0.32$, $n=21$, $P>0.1$; Figura 9). Por otro lado, la probabilidad de encontrar ambos tipos de estructuras coexistiendo en la misma hoja de un encino es muy baja, pues va de 0.00004 en *Q. deserticola* de Jiquilpan a 0.0132 en *Q. obtusata* de San Pedro Jarácuaro (Cuadro 7).

$r_s = 0.32$
 $n = 21$
 $P > 0.1$

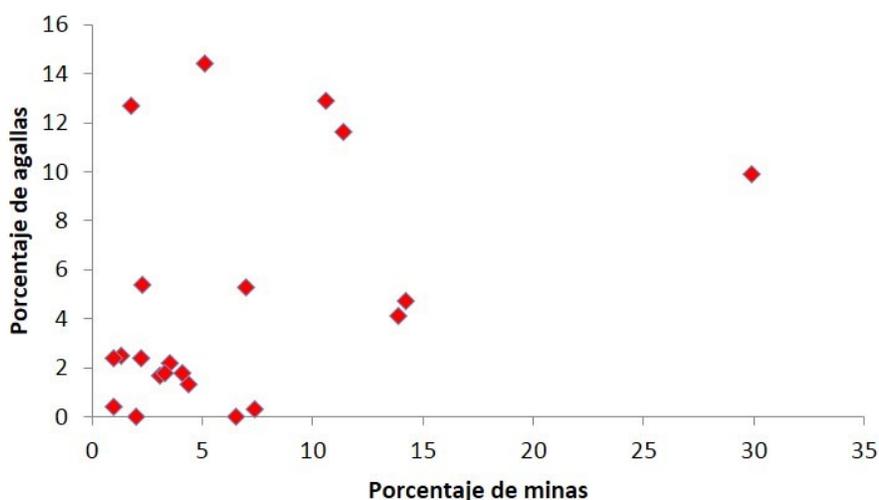


Figura 9. Correlación entre los porcentajes de infestación por agallas y minas en encinos del SVT de Michoacán (México). Datos del 21 al 26 de abril de 1997. $N = 21$ especie-localidad.

5.6. Área infestada y tamaño de las hojas

La correlación entre el área estimada de la hoja y el área cubierta por las agallas no fue significativa ($r_s = -0.1$, $N = 132$, $P = 0.25$; Figura 10), en tanto que la correlación entre el área de la hoja y el área cubierta por las minas no fue significativa ($r_s = 0.110$, $N = 305$, $P = 0.055$; Figura 11).

5.7. Correlación de los factores abióticos con las variables estudiadas

Se encontró una correlación significativa y negativa entre el tamaño de la hoja infestada por agallas y la altitud de la localidad ($r_s = -0.29$, $N = 132$ hojas, $P = 0.001$; Cuadro 8). En contraste, no se encontró una correlación entre el área de la hoja infestada y las variables físicas (altitud, temperatura y precipitación) con el porcentaje de infestación (incidencia) y la riqueza tanto de agallas como de minas.

5.8. Morfología de agallas, minas y hojas infestadas

Las dimensiones de las agallas pueden variar entre 0.05 y 6.1 cm de ancho, entre 0.05 y 3.8 cm de largo y entre 0.003 y 12 cm² de área (Apéndice 1), en tanto que las hojas de encinos infestadas por agallas

pueden tener entre 1.9 y 13.8 cm de ancho, 6.1 y 22.3 de largo y entre 10.7 y 217.8 cm² de área (Apéndice 1).

Por otra parte, las dimensiones de las minas pueden variar entre 0.02 y 9.2 cm de ancho, entre 0.1 y 8.9 cm de largo y entre 0.006 y 5 cm² de área (Apéndice 2), mientras que las hojas de encinos infestadas por minas pueden tener entre 1.7 y 14.5 de ancho, 5.2 y 21.5 de largo y entre 7.9 y 205.6 cm² de área (Apéndice 2).

Cuadro 7. Probabilidad de encontrar una especie de encino por localidad infestado por agallas y minas. Se calcula multiplicando los niveles de infestación por agallas y los niveles de infestación por minas en cada especie y localidad.

Localidad	Especie de encino	Probabilidad de tener agallas y minas en una hoja
Juan Pérez	<i>Q. dysophylla</i>	0.0023
	<i>Q. crassipes</i>	0.0007
	<i>Q. crassifolia</i>	0.0005
Los Azufres	<i>Q. laurina</i>	0.0003
San Pedro Jarácuaro	<i>Q. subspathulata</i>	0.0012
	<i>Q. obtusata</i>	0.0132
La Escalera	<i>Q. obtusata</i>	0.0137
Parque José María Morelos	<i>Q. deserticola</i>	0.0037
	<i>Q. laeta</i>	0.0005
	<i>Q. peduncularis</i>	0.0057
Pino Real	<i>Q. scytophylla</i>	0.0005
	<i>Q. tuberculata</i>	0.0067
San Isidro	<i>Q. crassipes</i>	0.0005
El Madroño	<i>Q. sideroxyla</i>	0.0073
	<i>Q. laurina</i>	0
	<i>Q. crassipes</i>	0.0002
	<i>Q. rugosa</i>	0.0002
Nuevo San Juan	<i>Q. laurina</i>	0
Santa Clara	<i>Q. peduncularis</i>	0.0261
Jiquilpan	<i>Q. deserticola</i>	0.00004
	<i>Q. tuberculata</i>	0.0007

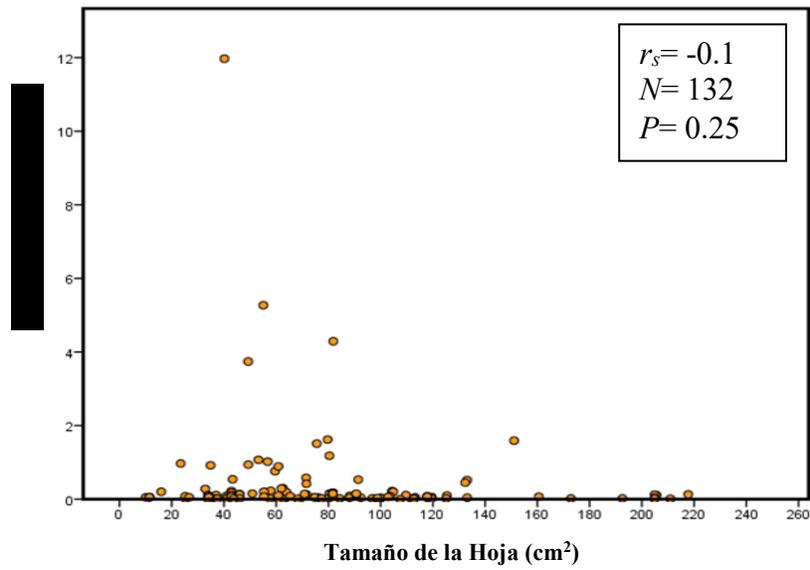


Figura 10. Relación entre el área de las agallas y el área estimada de las hojas de encinos del SVT de Michoacán (México). No hay relación entre los dos parámetros.

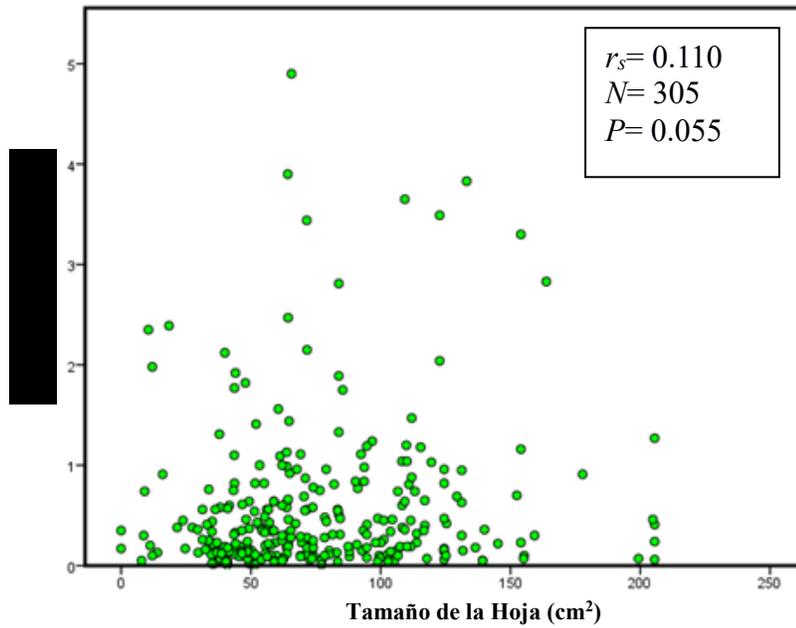


Figura 11. Relación no significativa entre el área de las minas y el área estimada de las hojas de encinos del SVT de Michoacán (México).

Cuadro 8. Correlaciones de Spearman no significativas entre el tamaño de la hoja y la riqueza de morfotipos de agallas (S_A) y de minas (S_M), la incidencia de agallas y minas con las variables físicas y la riqueza de agallas y minas con las variables físicas.

Variables	r_s	N	P
Tamaño de la hoja vs. S_A	-0.113	94	0.28
Tamaño de la hoja vs. S_M	0.11	208	0.11
Altitud vs. Incidencia de agallas	0.09	21	0.68
Altitud vs. Incidencia de minas	-0.08	21	0.72
Temperatura vs. Incidencia de agallas	-0.31	21	0.16
Temperatura vs. Incidencia de minas	-0.40	21	0.06
Precipitación vs. Incidencia de agallas	0.22	21	0.33
Precipitación vs. Incidencia de minas	0.16	21	0.46
Altitud vs. S_A	-0.06	94	0.52
Altitud vs. S_M	-0.11	208	0.11
Temperatura vs. S_A	-0.005	94	0.96
Temperatura vs. S_M	0.03	206	0.65
Precipitación vs. S_A	0.008	94	0.93
Precipitación vs. S_M	-0.042	208	0.55

VI. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

6.1. Variación de la infestación por insectos endófagos

6.1.1. *Patrones generales.* Se encontró que los porcentajes de infestación por minas son más altos que los registrados por agallas; sin embargo, hay más tipos de agallas (ocho) que de minas (dos). Por otra parte, se encontró incidencia de agallas y minas en 11 localidades y en 13 especies de encinos. Mur (2003), por su parte, registra agallas en 14 localidades de la misma región e identifica a las mismas especies de encinos que el presente estudio, por lo que los resultados de estos dos estudios son semejantes.

6.1.2. *Variación entre especies.* El intervalo de infestación por minas y agallas registrado en este estudio fue amplio (minas: 1-29.9%; agallas: 0-14.4%) (Cuadro 2; Figuras 3 y 5). Estos intervalos son afectados por la variabilidad genética alta existente entre especies, la cual necesariamente afecta la densidad de herbívoros, la intensidad de depredación y el grado de parasitismo asociada a cada especie de árbol (Tovar-Sánchez *et al.*, 2013). De hecho, se sabe que la alta diversidad genética de los encinos genera un efecto sobre la riqueza y densidad de la comunidad de los insectos asociados (Valencia-Cuevas *et al.*, 2017). En este estudio se confirmó la predicción de que los niveles de infestación por minas y agallas dependen de la especie de encino hospedero. La especie hospedera tiene una influencia muy importante para definir la incidencia y la riqueza de morfotipos tanto de agallas como de minas (Medianero *et al.*, 2002). Esto está relacionado con el hecho de que hay una alta especialización de los insectos minadores de hojas (Espinoza-Olvera, 2013) y de los agalleros (Shorthouse *et al.*, 2005), así como por la variabilidad en las defensas químicas de cada especie de encino para protegerse restringiendo que el insecto se desarrolle dentro de la agalla (Maldonado-López *et al.*, 2013). Lo anterior provoca la presencia de distintas especies de endófagos en cada especie de encino y distinta eficiencia de infección por parte de cada una. En estos sistemas, el hospedero media la interacción induciendo defensas bioquímicas y

metabólicas que, a su vez, tienen un efecto directo en la comunidad de insectos endófagos del dosel (Valencia-Cuevas *et al.*, 2017). La diversidad de especies de organismos que viven en el dosel de los encinos es afectada directamente por la diversidad genética de la población de encino (Pujade-Villar *et al.*, 2008, Valencia-Cuevas *et al.*, 2017). Asimismo, la fisiología y la morfología del hospedero es modificado por el parásito (Heil, 2016). Los insectos parásitos provocan cambios en el crecimiento, en la asignación de recursos, la expresión genética y producción de metabolitos secundarios (Dunn *et al.*, 2008). Todas estas alteraciones fenotípicas generan una respuesta inmune contra el parásito y brindan mayor variabilidad genética a los encinos.

Es posible que un factor importante que explique las diferencias entre especies en los niveles de incidencia de agallas y minas sea el comportamiento fenológico foliar de los encinos (Pringle *et al.*, 2011). En este estudio, todas las especies de encino consideradas son caducifolias. Las hojas de los encinos caducifolios tienen un tiempo de vida corto y están asociadas a potenciales fotosintéticos altos y baja inversión a la defensa, por lo que son más vulnerables a sus herbívoros (Coley, 1988) y son más propensos a ser atacadas por insectos formadores de agallas y minas (Borchard *et al.*, 2011). En cambio, las hojas de encinos perennes tienen mayor permanencia, baja calidad nutricional y bajo potencial fotosintético de la hoja, así como una alta asignación de recursos a la defensa, por lo que son más resistentes a los herbívoros (Coley y Barone, 1996; Borchard *et al.*, 2011).

Hay una vasta literatura que revisa las características del hospedero que afecta los niveles de infestación y de ataque por insectos herbívoros, entre los que se encuentran: su abundancia (Quinn y Walgenbach, 1990), su disponibilidad (Parker, 1984), su apetecibilidad (Lewis y Bernays, 1985), contenido de nitrógeno y otros nutrientes en sus tejidos (Otte y Joern, 1977; Hartley y Jones, 1986), su edad y contenido de proteínas (Hartley y Jones, 1986), contenido de agua (Lewis y Bernays, 1985), concentración de fibras (Coley y Barone, 1996), contenido de compuestos secundarios (Bloom *et al.*, 1985; Chapman y Joern, 1990), su morfología y arquitectura (Bell, 1991), su dureza foliar y otras

propiedades físicas de las hojas (Esau, 1985; Chapman y Joern, 1990) y la variabilidad interna de cada individuo vegetal (Hunter *et al.*, 1992). Sin duda, todos estos factores explican la gran variabilidad entre especies en los niveles de infestación de insectos minadores y agalleros. La abundancia, la morfología foliar y arquitectura y las propiedades físicas de las hojas fueron determinantes en el ataque de hojas en este estudio, debido a la variabilidad interna de cada árbol de encino, lo que, a su vez, también condiciona los niveles de infestación.

6.1.3. Variación entre localidades. Tal como se planteó en las hipótesis iniciales, se encontró una variabilidad significativa entre localidades en los niveles de infestación por agallas y minas en las hojas de los encinos estudiados (Cuadro 2; Figuras 4 y 6). Las diferencias entre localidades en los niveles de infestación asociados a una misma especie de encino pueden deberse a: (1) la distinta variación genética que sostiene una población en una localidad (Pujade-Villar *et al.*, 2008, Valencia-Cuevas *et al.*, 2017), (2) la composición y diversidad de la comunidad vegetal y de encinos en cada localidad (Quinn y Walgenbach, 1990; Tovar-Sánchez, 2013), (3) el patrón de distribución y la abundancia y disponibilidad de la planta hospedera (Parker, 1984; Quinn y Walgenbach, 1990), (4) la heterogeneidad abiótica que marca la distribución espacial y temporal de los recursos o la incidencia de diferentes condiciones ambientales (p. ej., temperatura, humedad y precipitación) en cada localidad (ver Moon *et al.*, 2000), (5) la existencia de gradientes de disturbio y altitudinales (Mur, 2003), y (6) a las diferentes oportunidades para agallas y minas (Herrerías, 1999). Asimismo, un incremento en la diversidad de encinos en una localidad particular brindará mayor complejidad arquitectónica y diferentes calidades nutricionales (Tovar-Sánchez, 2013). Respecto al cuarto punto, la sensibilidad de los insectos tanto agalleros como minadores a la variación en los niveles de precipitación (Leckey *et al.*, 2014) puede incidir sobre la variación entre localidades. Se sabe, por ejemplo, que en las zonas más secas incrementan significativamente la tasa de parasitismo por minas (Yarnes y Boecklen, 2005). En el caso del presente estudio, los regímenes pluviométricos en el SVT son diferenciales, pues se registran lluvias todo el año

en las partes más altas y en toda esta región hay un gradiente de precipitación que va de los 1,000 a más de 1,600 mm (CONABIO, 2005). Aunque se reporta en la literatura que las zonas secas presentan mayores niveles de incidencia de agallas, en este estudio no se registró este patrón (Cuadro 8). Asimismo, la calidad de los nutrientes del suelo puede afectar a la formación de agallas y minas. Se ha encontrado, por ejemplo, que los encinos que se encuentran en suelos pobres de nutrientes poseen menos defensas químicas, lo que conlleva a un aumento en la incidencia de minas (Duffey y Bloem, 1986).

Respecto al factor (5), Price *et al.* (1998), en un estudio realizado a escala mundial, encontraron un fuerte patrón de riqueza alta de especies de insectos formadores de agallas en latitudes templadas y cálidas, así como en sus valores altitudinales equivalentes. A su vez, calcularon el pico de riqueza específica de insectos agalleros sobre el gradiente latitudinal desde el Ecuador hacia el Ártico (25-38° N-S), en zonas secas. Estos autores discuten la importancia del tipo de hoja de la planta hospedera en cuanto a su dureza y flexibilidad, pues hubo mayor riqueza de especies de agalleros en vegetación esclerófila con un tipo de hoja coriácea, como la que ofrecen los bosques de encinos.

6.2. Morfotipos de agallas y minas

En este estudio se registraron ocho tipos de agallas y dos tipos de minas. El número de tipos de agallas es más alto que el reportado por Pujade-Villar *et al.* (2009) para todo el estado de Michoacán, que fue de tres. No obstante, este número de morfotipos de agallas contrasta con los 65 registrados, equivalentes a especies, en los bosques de encino del occidente de Panamá en encinos de la provincia de Chiriqui (Medianero y Nieves-Aldrey, 2011). Por otra parte, en el estudio en Inglaterra de Morris y Perring (1974) se registran los tipos de minas de ampolla o roncha y de tipo serpiente, las mismas que se encontraron en este estudio.

Quercus peduncularis en Santa Clara registró la máxima riqueza de agallas (ocho) en hojas depositadas en el mantillo; en contraste, Mur (2003), quien colectó directamente de las partes aéreas de

los árboles (hojas, ramas y partes reproductivas), reportó que *Q. laurina*, en el SVT de Michoacán fue la especie con mayor riqueza de morfoagallas (con ocho morfotipos). Pujade-Villar *et al.* (2009), por su parte, registra agallas de encinos de México en 61 localidades de 23 estados, y que la especie de encino que alberga más especies de cinípidos es *Q. rugosa*, aunque esta especie sólo presentó un morfotipo de agalla (la de costra) en el presente estudio.

Los morfotipos de agallas variaron entre localidades (Cuadro 2; Apéndice 3; Figuras 9 y 10). Santa Clara fue el único sitio que tenía todos los morfotipos, mientras que en Los Azufres no se presentó ningún tipo. Esto se debe, sobre todo, a las diferencias entre las especies de encinos en cada localidad.

En el estudio realizado por Morris y Perring (1974) en encinos ingleses se mencionan tres tipos de agallas menos que en este estudio (ocho), y se reporta que en la fase asexual de la época otoño-invierno encontraron agallas tipo lentejuela parecidas a las de este estudio, como las inducidas por los cinípidos *Neuroterus quercusbaccarum*, *N. numismalis*, *N. tricolor* y *N. albipes*. Por otro lado, para las mismas especies de avispas, pero en su fase sexual en la época primavera-verano, se registraron los siguientes tipos de agallas: grosella, ampolla, ovalada y pisciforme, respectivamente. Esta última es muy parecida a la que se registró en este estudio en *Q. peduncularis* de Santa Clara, *Q. obtusata* de La Escalera y *Q. tuberculata* de Jiquilpan. Compartimos también con ese estudio, la agalla en forma de manzana o esférica, que es provocada por *Biorhiza pallida*, una especie registrada en Asia Menor, norte de África y Europa (Muñoz *et al.*, 2011), por lo que es improbable que ese trate de la misma especie; sin embargo, en México son inducidas agallas parecidas por 13 géneros de cinípidos, incluyendo *Andricus*, *Biorhiza* y *Neuroterus* (Pujade-Villar *et al.*, 2009).

Por su parte, Townsend y Eliason (1998) en Estados Unidos registraron agallas foliares de los siguientes tipos: manzana o esférica, regordeta, sembrador de lana, bolsillo (causada por las larvas de mosquitos) y saltadora. A excepción de las agallas de bolsillo, todos los demás tipos de agallas son provocados por avispas. Mencionan que las agallas de las hojas rara vez afectan la salud de los árboles a

diferencia de las agallas de rama o tallo.

6.3. Posición de agallas y minas en las hojas de encino

La cara de la hoja con la mayor incidencia de agallas en *Q. crassipes* de El Madroño fue el haz, en tanto que en *Q. peduncularis* de Santa Clara fue el envés. Clark-Tapia *et al.* (2013), por su parte, encontraron que en *Q. resinosa* de un bosque de encino en Aguascalientes (México), la mayor infestación de agallas se encuentra en el envés (72.52%). La selección de la cara para inducir una agalla debe estudiarse en detalle en el futuro, pues es posible que la conducta de las avispas ovipositoras sea afectada por la incidencia de los rayos directos del sol y también por sus parasitoides. La posición de la agalla en la cara de la hoja y la forma de la agalla son de gran utilidad para identificar el parásito que la genera (Clark-Tapia *et al.*, 2013). En este estudio no se aceptó la hipótesis de que la mayor incidencia de agallas ocurriera en el haz, ya que también se puede presentar en el envés, por lo cual se concluye que no hay un patrón general en este aspecto.

6.4. Relación entre los niveles de infestación de agallas y minas

Los niveles de infestación por agallas y minas no estuvieron correlacionados significativamente ($r_s=0.32$, $n=21$, $P>0.1$; Figura 9), lo cual sugiere que ambos tipos de endófagos no compiten entre sí ni muestran facilitación. Esto cumple cabalmente con la teoría HSS (de Hairston, Smith y Slobodkin, 1960), que sostiene que los herbívoros no tienen una relación de competencia debido a la presión que ejercen sus enemigos naturales. Esta ausencia de interacción competitiva entre ambos gremios se justifica debido a la baja probabilidad de que un minador y un formador de agallas coexistan en la misma hoja (<0.03 ; Cuadro 4). No obstante, la baja probabilidad de encuentro puede significar que ésta puede ser una consecuencia de una fuerte interacción competitiva del pasado; sin embargo, sosteniendo la teoría HSS, se tomó en cuenta que las hojas no son un recurso limitante, por lo que me inclino a sostener que esto es una prueba más de que no hay competencia pues la probabilidad de interacción es muy baja ($0 - 0.0261$)

y al hecho de la mencionada ausencia de correlación en los niveles de incidencia de ambos gremios de insectos herbívoros. Por lo anterior, se establece que no se cumplió la hipótesis de que existía una relación de competencia entre los dos gremios de insectos, ya que están utilizando distintas hojas. No obstante, se necesitan más estudios para corroborar si existe relación entre minadores y agalleros. Para estudios próximos se sugiere definir el nicho de cada gremio de insectos utilizando variables físicas, como humedad y temperatura. Se propone realizar un modelo de ecuaciones estructurales, para proponer el tipo y dirección de las interacciones entre las diversas relaciones contenidas en el mismo (Ruiz *et al.*, 2010).

Los resultados obtenidos contrastan con lo visto en otros parásitos, donde las interacciones interespecíficas generalmente son negativas por la competencia que tienen por colonizar el mismo hábitat, lo cual limita su crecimiento poblacional, de modo que la mortalidad de alguno o ambos interactuantes aumenta (Yarnes y Boecklen, 2005) y los individuos que subsisten suelen tener un desarrollo más reducido (Gállego, 2006). Sin embargo, puede suceder lo contrario, y una especie parásita puede favorecer la presencia de otras especies, al facilitar el desarrollo de una patogenicidad que por sí sola no podrían inducir (Gállego, 2006). Los parásitos no sólo tienen efectos directos en el hospedero, también los tienen indirectamente con las especies con las que su hospedero interactúa, por lo que éstos pueden facilitar o limitar la invasión de otros parásitos (Dunn *et al.*, 2012).

Monteiro *et al.* (2012) en una zona de dunas costeras en el Parque Nacional de Restinga de Jurubatiba (PNRJ), Brasil registran entre dos y 17 minas en la misma hoja, en tanto que en nuestro estudio encontramos hasta un máximo de ocho minas por hoja.

6.5. Niveles de infestación y rasgos de las hojas

Otra hipótesis no aceptada fue que la cantidad y el tamaño de las agallas dependen del tamaño de la hoja

de encino, ya que el espacio no fue un factor determinante porque la agalla crece anormalmente con una diferenciación activa y un crecimiento del tejido vegetal, independientemente del espacio que la hoja le proporcione (Stone y Schönrogge, 2003; Clark-Tapia *et al.*, 2013). La correlación de Pearson entre el tamaño de la hoja (cm²) con el área cubierta por las agallas no fue significativa ($r_s=-0.1$, $N=132$, $P=0.25$; Figura 8), tampoco lo fue la correlación entre el tamaño de la hoja (cm²) con el área cubierta por minas ($r_s=0.110$, $N=305$, $P=0.055$; Figura 9), lo que sugiere que el tamaño de la hoja podría ser relevante para la larva que crece, se alimenta y se mueve entre los tejidos vegetales (Hering, 1951; Nieves-Aldrey, 1988), no obstante este aspecto debe ser corroborado en estudios futuros, proponemos que se realice una correlación entre el tamaño de hoja y el área cubierta por minas en cada localidad y especie.

6.6. Papel de los factores abióticos

No se aceptó la hipótesis de que la altitud, la temperatura y la humedad afecten los niveles de infestación de las hojas de encinos por agallas y minas (Cuadro 8). Se propone, para estudios futuros en esta misma zona, calcular los diferentes niveles de infestación por minas y agallas en diferente temporada para conocer las diferencias de la temperatura en la incidencia de minas y agallas.

Se sabe que los factores abióticos afectan los rasgos de las plantas hospederas y de los herbívoros. Por ejemplo, las dimensiones de las hojas tienen una relación con la altitud, la temperatura y la humedad, pues en las partes más altas, más frías y con menor humedad el tamaño de las hojas es en general menor (Leckey, 2013). En este trabajo se encontró que el tamaño de la hoja infestada con agallas está correlacionada significativa y negativamente con la altitud ($r_s=-0.29$, $N=132$, $P=0.001$), lo que alude a que las tasas de crecimiento foliar decrecerán con la altitud debido a la escasez de oxígeno y a las bajas temperaturas, así mismo, se incrementa la exposición del viento y hay un suministro reducido de nutrientes (Coomes y Allen, 2007).

Por otro lado, se ha demostrado que los insectos herbívoros, como los que producen minas o

agallas en las hojas, son sensibles a los cambios de los niveles de precipitación (Leckey *et al.*, 2014). Las localidades más secas tienden a tener mayor supervivencia de insectos agalleros (Price *et al.*, 1998), pero una menor supervivencia de minadores (Yarnes y Boecklen, 2005). En el presente estudio no se encontró una relación entre los niveles de precipitación con los niveles de infestación de agallas y minas (Cuadro 5).

6.7. Bondad de los métodos y perspectivas de estudio

El presente estudio debe complementarse con un diagnóstico y evaluación del impacto de los insectos cinípidos asociados al género *Quercus* en el estado de Michoacán y extenderse a otros estados del país con el fin de conocer la pérdida de encinos al año por infestaciones de cinípidos y evaluar la pérdida económica del país al año por estas infestaciones. No hay estudios que demuestren los efectos de estas avispas sobre la dinámica poblacional de los encinos (Maldonado *et al.*, 2013).

Se sugiere realizar estudios sobre la asimetría fluctuante de las hojas, rasgo que ha sido utilizado como una medida del estrés ambiental al cual está sometida la planta (Alados *et al.*, 2001), y un indicador de la susceptibilidad de la planta a la herbivoría (Cornelissen y Stiling, 2005).

Por otra parte, sería deseable agregar análisis como la dureza foliar y el contenido nutritivo, pues ambos factores influyen en la apetecibilidad del alimento (Kazimierski y Farji-Brener, 2015) y, por ende, en su susceptibilidad al ataque por endófagos.

Se recomienda tener datos de la tasa relativa de crecimiento foliar (Hunt, 1990), variable que se encuentra relacionada con la administración de recursos de la planta y a la defensa contra herbívoros (Coley, 1985). Es recomendable calcular el área foliar específica, que se define como el área foliar por unidad de peso foliar (Hunt, 1990), además de calcular el área precisa dañada de la hoja por los insectos endófagos y relacionar la variación en los niveles de daño causado con las características de la hoja como en el estudio de Herrerías (1999), así como repetir el muestreo en diferentes años.

El estudio de la interacción insectos formadores de agallas-insectos minadores-hospederos se considera como una importante línea de investigación (Mani, 1992), por lo que se sugiere continuar con estudios en diferentes regiones de todos los estados de la república mexicana, sobre todo en los que presentan la diversidad más alta de insectos agalleros y minadores, y generar mayor conocimiento sobre el tema en el país (Pujade-Villar *et al.*, 2009).

Queda mucho por hacer en el estudio de los insectos endófagos en cuanto a taxonomía, ecología, biología y paleontología, por lo que se propone que se realicen estudios que combinen diferentes disciplinas para obtener un conocimiento más sólido y específico. Pujade-Villar *et al.* (2009) proponen estudios en el ámbito multidisciplinario de ecología, etología, histología, fisiología y genética, entre otros, que ayuden a comprender mejor la evolución del grupo y su coevolución con las plantas. También es importante seguir haciendo estudios que relacionen las características físicas de las hojas y conocer la variación morfológica foliar en relación con sus insectos formadores de agallas y minas, tal como lo sugiere Tovar-Sánchez (2004).

6.8. Conclusiones

Con base en los objetivos particulares y los resultados obtenidos se formulan las siguientes conclusiones:

1. Hay una gran variabilidad entre especies y localidades en los niveles de incidencia por agallas y minas. Los niveles de incidencia de agallas varían entre 0 y 14% entre especies y localidades, en tanto que los de minas variaron entre 1 y 29.9% entre especies y localidades.
2. Hay una gran variabilidad en las dimensiones de agallas, minas y hojas de los encinos del Sistema Transversal Volcánico de Michoacán. Para cada especie se registraron de 1 a 2 morfotipos de minas y 0 a 8 morfotipos de agallas. Los morfotipos de minas registrados fueron serpiente y roncha, en tanto que los de agallas fueron cilindro, corcho, costra, manzana, estrella, lenteja, nuez y pisciforme.
3. No se encontró una correlación entre los niveles de infestación por minas y agallas asociado a la baja

probabilidad de encuentro (<0.03) entre insectos de estos dos gremios, por lo que se descarta la competencia entre ambos. No se encontró una relación entre los niveles de incidencia de agallas con el tamaño de las hojas de encino, por lo que el espacio no fue un factor limitante.

4. No se encontró una correlación entre los niveles de infestación por agallas, los niveles de infestación por minas y el tamaño de las hojas con los factores abióticos.
5. Las agallas pueden medir 0.05-6.1 cm de ancho, 0.05-3.8 cm de largo y 0.003-12 cm² de área, en tanto que las hojas de encinos infestadas por agallas pueden tener 1.9-13.8 cm de ancho, 6.1-22.3 de largo y 10.7-217.8 cm² de área.
6. A pesar, de que las agallas parecen tener preferencia por la cara y sección de la hoja según la especie de encino y la localidad en donde se encuentran. Por ejemplo, *Q. crassipes* de El Madroño tuvo mayor infestación por agallas en el haz, mientras *Q. obtusata* de La Escalera lo registró en el envés. Por otro lado, las agallas parece que prefirieron asentarse en el centro de la hoja en *Q. crassipes* de El Madroño, en el centro de la hoja en *Q. obtusata* de La Escalera y en la base en las hojas de *Q. peduncularis* de Santa Clara. No podemos dar por hecho este patrón ya que es necesario ampliar la escala del estudio.
7. A pesar, de que las minas parecen tener preferencia por alguna sección de la hoja, según la especie de encino y la localidad en donde se encuentran. Por ejemplo, las minas de *Q. peduncularis* en Santa Clara y de *Q. obtusata* en La Escalera parecen presentar preferencias por ubicarse en la base de la hoja, pero las de *Q. crassipes* de El Madroño y *Q. obtusata* de Jarácuaro parecen preferir distribuirse uniformemente a lo largo de la misma. No podemos tampoco dar por hecho este patrón, debemos repetir el estudio cada época y año.

El presente estudio ayuda a comprender la interacción entre las infestaciones causadas por insectos formadores de agallas y minas en los encinos (Valencia-Cuevas *et al.*, 2017). Faltan estudios que examinen las interacciones simultáneas entre las plantas hospederas y dos o más especies de

parásitos. Por otra parte, conocer y comprender a la comunidad de artrópodos del dosel nos dará mayor capacidad y oportunidad para proteger el ecosistema y comprender la estructura y funcionamiento de la comunidad.

Literatura citada

- Adams, J.M. y Zhang, Y. 2009. Is there more insect folivory in warmer temperate climates? A latitudinal comparison of insect folivory in eastern North America. *Journal of Ecology* **97**: 933-940.
- Aguilar, C., Martínez, E. y Arriaga, L. 2000. Deforestación y fragmentación de ecosistemas: qué tan grave es el problema en México. *Biodiversitas* **30**: 7-11.
- Aguilar, J. y Boecklen, W.J. 1992. Patterns of herbivory in the *Quercus grisea* × *Quercus bambelii* species complex. *Oikos* **64**: 498-504.
- Alfonso-Corrado, C., Clark-Tapia, R., Monsalvo-Reyes, A., Rosas-Osorio, C., González-Adame, G., Naranjo-Luna, F., Venegas-Barrera, C.S. y Campos, J.E. 2014. Ecological-genetic studies and conservation of endemic *Quercus sideroxyla* (Trel.) in Central Mexico. *Natural Resources* **5**: 442-453.
- Ali, G.J. y Agrawal, A.A. 2012. Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends in Plant Science* **17**: 293-302.
- Arizaga, S., Martínez-Cruz, J., Salcedo-Cabral, M. y Bello-González, M.A. 2009. Manual de la diversidad de encinos michoacanos. 1ª edición. Instituto Nacional de Ecología/Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, México. 147 pp.
- Bale, J.S., Masters, G.J., Hodkinson, I.D., Awmack, C., Bezemer, T.M., Brown, V.K., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J.C., Farrar, J., Good, J.E.G., Harrington, R., Hartley, S., Jones, T.H., Lindroth, R.L., Press, M.C., Symrnioudis, I., Watt, A.D. y Whittaker, J.B. 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology* **8**: 1-16.
- Bedoya-Patiño, J.G., Bernal-Vera, M.E. y Castaño-Ramírez, E. 2009. Descripción de relaciones ecológicas de *Brugmansia aurea* con plantas, insectos y hongos en Manizales y Villamaría. *Boletín Científico Museo de Historia Natural* **2**: 26-39.
- Bell, J.W. 1991. Searching behaviour. The behaviour ecology of finding resources. Chapman & Hall, Londres. 358 pp.
- Bello, M. y J. Labat. 1987. Los encinos (*Quercus*) del estado de Michoacán, México. Cuaderno de Estudios Michoacanos No. 1. Centro de Estudios Mexicanos y Centroamericanos-Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias/Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, México. 93 pp.
- Berenbaum, M. 2001. Chemical mediation of coevolution: phylogenetic evidence for Apiaceae and

- associates. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **88**: 45-59.
- Berenbaum, M. y Feeny, P. 1981. Toxicity of angular furanocoumarins to swallowtail butterflies: escalation in a coevolution arms race? *Science* **212**: 927-929.
- Brentassi, M.E. y Marino, A.M. 1999. Oviposición de *Delphacodes kuscheli* (Homoptera-Delphacidae) sobre plantas de cebada en condiciones de laboratorio. *Revista de la Facultad de Agronomía* **104**: 67-74.
- Bloom, A.J., Chapin III, F.S. y Mooney, H.A. 1985. Resource limitation in plants. An economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**: 363-392.
- Bocco, G., Mendoza, M. y Masera, O. 2001. La dinámica del cambio del uso de suelo en Michoacán. Una propuesta metodológica para el estudio de los procesos de deforestación. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM* **44**: 18-38.
- Borchard, F., Berger, H., Bunzel-Drueke, M. y Fartmann, T. 2011. Diversity of plant-animal interactions: possibilities for a new plant defense indicator value? *Ecological Indicators* **11**: 1311-1318.
- Brown, V.K. 1986. Life cycle strategies and plant succession. En: Taylor, F. y Karban, R. (eds.). The evolution of insect life cycle. Springer-Verlag, Nueva York, pp. 105-124.
- Burney, R.J., Jiménez, F.J. y Mendoza, C. 2012. Aves del bosque de encino de la ciudad de Puebla y zonas conurbadas. *Elementos* **87**: 27-35.
- Carranza, E. 2005. Vegetación. En: Villaseñor G., L.E. (ed.). La biodiversidad en Michoacán: estudio de estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/Secretaría de Urbanismo y Medio Ambiente/Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México, pp. 38-47.
- Chapman, S.B. 1976. Methods in plant ecology. Blackwell Scientific, Osney Mead, Oxford. 536 pp.
- Chapman, R.F. y Joern, A. 1990. Biology of grasshoppers. John Wiley & Sons, Nueva York. 576 pp.
- Clark-Tapia, R., Alfonso-Corrado, C., Campos, E.J., González-Adame, G., Briano-Silva, M., Aguirre-Hidalgo, V. y Casasola-González, J.A. 2013. Abundancia y distribución de agallas foliosas en *Quercus resinosa* Liemb. (Fagaceae) en Aguascalientes, México. *Polibotánica* **36**:129-145.
- Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* **53**: 209-233.
- Coley, P.D. 1998. Possible effects of climatic change on plant herbivore interactions in most Tropical

- Forest. *Climatic Change* **39**: 455-472.
- Coley, P.D. 1988. Effects on plant-growth rate and leave life time on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia* **74**: 531-536.
- Coley, P.D. y Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**: 305-335.
- Coley, P.D., Bryant, J.P. y Chapin III, F.S. 1985. Resources availability and plant antiherbivore defense. *Science* **230**: 895-899.
- Coomes, D.A. y Allen, B.R. 2007. Effects of size, competition and altitude on tree growth. *Journal of Ecology* **95**: 1084-1097.
- Connor, E.F. y Taverner, M.P. 1997. The evolution and adaptive significance of the leaf mining habitat. *Oikos* **79**: 6-25.
- Cornell, H.V. y Washburn, J.O. 1979. Evolution of the richness-area correlation for cynipid gall wasp on oak trees: a comparison of two geographic areas. *Evolution* **33**: 257-274.
- Cornell, H.V. 1985. Local and regional richness of cynipine gall wasp on California oaks. *Ecology* **66**: 1247-1260.
- Csóka, G. 1997. Gubacsok: plant galls. Forest Research Institute, Budapest, Hungría. 160 pp.
- Cué-Bär, E.M., Villaseñor, J.L., Arredondo-Amezcuca, L., Cornejo-Tenorio, M.G. e Ibarra-Manríquez, G. 2006. La flora arbórea de Michoacán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **78**: 47-81.
- Cuevas-Reyes, P., Quesada, M., Hanson, P., Dirzo, R. y Oyama, K. 2004. Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life-forms, host plant age and plant density. *Journal of Ecology* **92**: 707-716.
- Cuevas-Reyes, P. 2013. Interacciones antagónicas especialistas en encinos: El caso de los insectos inductores de agallas. *Biológicas Publicación Especial* **1**: 32-41.
- Darlington, A. 1974. The galls on oak. En: Morris, M.G. y Perring, F.H. (eds.). *The British oak: its history and natural history*. The Botanical Society of the British Isles/E. W. Casley, Faringdon, Berkshire. 376 pp.
- Dayton, P.K. 1972. Toward an understanding of community resilience and the potential effects of enrichments to the benthos at McMurdo Sound, Antarctica. En: Parker, B.C. (ed.). *Proceeding of the Colloquium on Conservation Problems in Antarctica*. Allen Press, Blacksburg, Virginia, pp. 81-96.
- Dilek Sanver y Bradford A. Hawkins. 2000. Galls as habitats: the inquiline communities of insect

- galls. *Ecología Básica y Aplicada* **1**: 3-11.
- Docters van Leeuwen, W.M. 1982. Gallenboek. Wiebes-Rijks & G. Houtman (eds.). 3ª edición. KNNV Uitgeverij & WJ Thieme, Zeist. 354 pp.
- Dunn, D.W., Segar, S.T., Ridley, J., Chan, R., Crozier, R.H., Yu, D.W. y Cook, J.M. 2008. A role for parasites in stabilising the fig-pollinator mutualism. *PLOS Biology* **6**: 490-496.
- Equihua-Martínez, A., Estrada, V., Acuña J.A. y Cháirez M.P. 2011. Memoria del XV Simposio Nacional de Parasitología Forestal 1ª edición. Colegio de Postgraduados, Cuernavaca, Morelos. 305 pp.
- Evans, D. 1972. Alternate generations of gall cynipids (Hymenoptera: Cynipidae) on Garry oak. *The Canadian Entomologist* **104**: 1805-1818.
- Filip, V., Dirzo, R., Maass, J.M. y Sarukhán, J. 1995. Within and among-year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from Mexican Tropical Deciduous Forest. *Biotropica* **27**: 78-86.
- Fontúrbel, F. 2002. Rol de la coevolución planta-insecto en la evolución de las flores cíclicas en las angiospermas. *Ciencia Abierta* **17**: 1-11.
- Friberg, M., Schwind, C., Roark, C.L., Raguso, A.R. y Thompson, N.J. 2014. Floral scent contributes to interaction specificity in coevolving plants and their insect pollinators. *Journal of Chemical Ecology* **40**: 955-965.
- Fullaway, D.T. 1911. Monograph of the gall-making Cynipidae (Cynipinae) of California. *Annals Entomological Society of America* **4**: 331-380.
- Gállego, J. 2006. Parasitología: Conceptos Generales. En: Manual de parasitología. Morfología y biología de los parásitos de interés sanitario. Universitat de Barcelona, Barcelona. 516 pp.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 90 pp.
- García Molina, J.G. 2008. Carbón de encino: fuente de calor y energía. *Biodiversitas* **70**: 7-9.
- Garnier, E., Cordonnier, P., Guilerm, L. y Sonié, L. 1997. Specific leaf area an leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia* **111**: 490-498.
- Geraud-Pouey, F., Sánchez, B. y Chirinos, D.T. 1997. Biología del minador del tomate, *Keiferia lycopersicella* (Lepidoptera: Gelechiidae) y potencial para desarrollar sus poblaciones. *Revista de la Facultad de Agronomía* **14**: 329-339.

- González-Villarreal, M.L. 1986. Contribución al conocimiento del género *Quercus* (Fagaceae) en el estado de Jalisco. Colección flora de Jalisco. Instituto de Botánica/Universidad de Guadalajara/ Guadalajara, Jalisco, México. 240 pp.
- González-Villarreal, M.L. 2003. *Quercus tuitensis* (Fagaceae, *Quercus* sect. *Lobatae*), a new deciduous oak from western Jalisco, Mexico. *Brittonia* **55**: 42-48.
- Gopar-Merino, L.F. y Velázquez, A. 2015. Componentes del paisaje como predictores de cubiertas de vegetación: estudio de caso del estado de Michoacán, México. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*. 352 pp.
- Goya, J.F., J.L. Frangi y Dalla, F. 2017. Relación entre biomasa aérea, área foliar y tipos de suelos en plantaciones de *Eucalyptus grandis* del NE de Entre Ríos, Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata* **102**: 11-21.
- Hairston, N.G., F.E. Smith y L.B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist* **94**: 421-425.
- Hartley, S.E. y Jones, C.G. 1996. Plant chemistry and herbivory or why the world is green. En: Crawley, M.J. (ed.). *Plant ecology*. 2ª edición. Blackwell Science, Cambridge, Massachusetts, pp. 284-324.
- Heathcoat, A.M. 2009. *The oaks of Chevithorne Barton*. 1ª edición. Adelphi, London. 224 pp.
- Heil, M. 2016. Host manipulation by parasites: cases, patterns, and remaining doubts. *Frontiers in Ecology and Evolution* **4**: 1-15.
- Herrerías, Y. 1999. Variación en los niveles de daño causado por folívoros y su relación con características foliares. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 52 pp.
- Hespenheide, H.A. 1991. Bionomics of leaf-mining insects. *Annual Review of Entomology* **36**: 535-560.
- Holden, R.A., Erwin, M.D., Schick, N.K. y Gross, J. 2015. Late Pleistocene galls from the La Brea Tar Pits and their implications for Cynipinae wasp and native plant distribution in southern California. *Elsevier* **3**: 358-367.
- Hubert, F., Grimm, G.W., Jouselin, E., Berry, V., Franc, A. y Kremer, A. 2014. Multiple nuclear genes stabilize the phylogenetic backbone of the genus *Quercus*. *Systematics and Biodiversity* **12**: 405-423.
- Hunt, R. 1990. *Basic growth analysis: plant growth analysis for beginners*. Unwin Hyman, Londres. 112 pp.

- Hunter, M.D. y Price, P.W. 1992. Natural variability in plants and animals. En: Hunter, M.D., Ohgushi, T. y Price, P.W. (eds.). En: Effects of resource distribution and animal plant interactions. Academic Press, San Diego, pp. 1-12.
- INAFED, Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal. 2010. Plan institucional de desarrollo. INAFED, México.
- INEGI, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. 1997. Geología de la república mexicana. INEGI/UNAM, México.
- INEGI, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. 1978. Carta topográfica. Morelia. E14-1 Escala 1:250,000. México.
- Johnson, S.P., Shifley, R.S. y Rogers, R. 2002. The ecology and silviculture of oaks. 1ª edición. CABI Publishing International/Wallingford, Nueva York. 544 pp.
- Jones, J.H. 1986. Evolution of the Fagaceae: implications of foliar features. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **73**: 228-275.
- Kazimierski, D. y Farji-Brener, G. 2015. Factores que modelan el patrón de minación de hojas en el arbusto *Azara microphylla*. *Asociación Argentina de Ecología* **25**: 242-249.
- Krassilov, V. 2008. Mine and gall predation as top down regulation in the plant-insect system from the Cretaceous of Negev, Israel. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **261**: 261-269.
- Kostoff, D. y Kendall, J. 1929. Studies on the structure and development of certain cynipid galls. *Biological Bulletin* **56**: 402-458.
- Larew, H.G. 1987. Two cynipid wasp acorn galls preserved in the La Brea Tar Pits (early Holocene). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **4**: 831-833.
- Lawson, P.S., Christian, N. y Abbot, P. 2013. Comparative analysis of the biodiversity of fungal endophytes in insect-induced galls and surrounding foliar tissue. *Fungal Diversity* **66**: 89-97.
- Leckey, H.E. y Smith, M.D. 2014. Host fidelity over geologic time: restricted use of oaks by oak gallwasps. *Journal of Paleontology* **89**: 236-244.
- Leckey, H.E., Smith, M.D., Nufio, R.C., Fornash, F.K. 2014. Oak-insect herbivore interactions along a temperature and precipitation gradient. *Acta Oecologica* **61**: 1-8.
- Leimu, R., Muola, A., Laukkanen, L., Kalske, A., Prill, N. y Mutikainen, P. 2012. Plant-herbivore coevolution in a changing world. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **144**: 3-13.
- Lewis, A.C. y Bernays, A. 1985. Feeding behavior: selection of both wet and dry food for increased

- growth in *Schistocerca gragaria* nymphs. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **37**: 105-112.
- Maldonado-López, Y., Espinoza-Olvera, N.M., Pérez-López, G., Quesada-Béjar, V., Oyama, K., González-Rodríguez, A. y Cuevas-Reyes, P. 2013. Interacciones antagónicas especialistas en encinos: el caso de los insectos inductores de agallas. *Biológicas* **17**: 32-41.
- Mani, M.S. 1964. Ecology of plant galls. 1ª edición. Springer Netherlands, La Haya. 434 pp.
- Mami, M.S. 1992. Introduction to cecidology. En: Shorthouse, J.D. y Rohfritsch, O. (eds.). The biology of insect-induced galls. Oxford University Press, Nueva York, pp. 5-32.
- Martínez-Cruz, J., Téllez Valdés, O. e Ibarra-Manríquez, G. 2009. Estructura de los encinares de la sierra de Santa Rosa, Guanajuato, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **80**: 145-156.
- Medianero, S. E. 2011. Taxonomía y biología de los cinípidos inductores de agallas e inquilinos (Hymenoptera, Cynipidae) asociados a especies de *Quercus* (Fagaceae) en Panamá. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, España. 284 pp.
- Medianero, S.E. y Nieves-Aldrey, J.L. 2011. Primer estudio de las avispas de las agallas de la República de Panamá, incluyendo una lista actualizada de los cinípidos neotropicales (Hymenoptera, Cynipoidea, Cynipidae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* **48**: 89-104.
- Medianero, S.E., Valderrama, A. y Barrios, H. 2002. Diversidad de insectos minadores de las hojas y formadores de agallas en el dosel y sotobosque del bosque tropical. *Acta Zoologica* **89**: 153-168.
- Medina-García, C., Guevara-Féfer, F., Martínez-Rodríguez, M.A., Silva-Sáenz, P., Chávez-Carbajal, M.A. y García-Ruíz, I. 2000. Estudios florísticos en el área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México. *Acta Botánica Mexicana* **52**: 5-41.
- Melika, G. y Buss, E. 2002. Description of the sexual generation of *Callirhytis quercuscornigera* and a new inquilines (Hymenoptera: Cynipidae). *The Florida Entomologist* **85**: 625-631.
- Monroy-Vilchis, O., Zarco-González, M.M., Ramírez-Pulido, J. y Aguilera-Reyes, U. 2011. Diversidad de mamíferos de la Reserva Natural Sierra Nanchititla, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **82**: 237-248.

- Monteiro, R.F., Nascimento, M.S., Silva, R.M. y Hespenheide, H.A. 2012. A remarkable leaf mine induced by *Tachygonus sp. n.* (Coleoptera: Curculionidae: Curculioninae: Rhamphini) on *Erythroxyllum subsessile* (Erythroxyllaceae) with a description of the new species. *Brazilian Journal Biology* **4**: 949-953.
- Moon, D.C., Rossi, A.M. y Stiling, P. 2000. The effects of abiotically induced changes in host plant quality (and morphology) on a salt marsh planthopper and its parasitoid. *Ecological Entomology* **25**: 325-331.
- Moon, D.C. y Stiling, P. 2003. The influence of legacy effects and recovery from perturbations in a tritrophic salt marsh complex. *Ecological Entomology* **28**: 457-466.
- Morris, M.G. y Perring, F.H. 1974. British oak: its history and nature history. The Botanical Society of the British Isles/EW Classey, Nueva York. 376 pp.
- Muñoz, C., Pérez, F., Cobos, S., Hernández, A. y Sánchez, P. 2011. Guía en imágenes de plagas, enfermedades y otros agentes presentes en los bosques. 3ª edición. Mundi Prensa, Madrid-México. 575 pp.
- Mur, P. 2003. Patrones de distribución geográfica de especies del género *Quercus* y de algunos de sus insectos formadores de agallas en el estado de Michoacán, México. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 59 pp.
- Nadkarni, N.M., Parker, G.G., Rinker, H.B. y Jarzen, D.M. 2004. The nature forest canopies. En: Lowman, E.D. y Rinker, H.B. (eds.). Forest canopies. Elsevier Academic Press, San Diego, pp. 3-23.
- Nieves-Aldrey, J.L. 1998. Insectos que inducen la formación de agallas en las plantas: una fascinante interacción ecológica y evolutiva. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* **23**: 3-12.
- Nieves-Aldrey, J.L. 2012. Las avispas de las agallas. En: Ruano, F., Tierno de Figueroa, M. y Tinaut, A. (eds.). Los insectos de Sierra Nevada 200 años de historia. Asociación Española de Entomología/Universidad de Granada, Granada, España, pp. 325-373.
- Nixon, K. C. 1993. The genus *Quercus* in Mexico. En: Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. y Fa, J. (eds.). Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press, Nueva York, pp. 227-239.
- Otte, D. y Joern, A. 1977. On feeding patterns in deser grasshoppers and the evolution of specialized diets. *Proceedings of the Academy National of Science and Philosophy* **128**: 89-126.
- Oyama, K., Scareli-Santos, C., Mondragón-Sánchez, M.L., Tovar-Sánchez, E. y Cuevas-Reyes, P.

2006. Morphological variations of gall-forming insects on different species of oaks (*Quercus*) in Mexico. En: Kappelle, M. (ed.). Ecology and conservation of Neotropical montane oak forests. Springer-Verlag, Berlín y Heidelberg, pp. 559–267.
- Parker, G.A. 1984. Evolutionarily stable strategies. En: Krebs, J.R. y Davis, N.B. (eds.). Behavioral ecology: an evolutionary approach. 4ª edición. John Wiley & Sons, Sinauer, Sunderland, Mass., pp. 155-179.
- Pearse, I.S. y Karban, R. 2013. Leaf drop affects herbivory in oaks. *Oecologia* **173**: 925-932.
- Pérez, P. 1999. Estructura y composición de insectos formadores de agallas y minas en dos selvas húmedas de México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 78 pp.
- Price, P.W., Fernandes, G.W., Lara, A.C.F., Brawn, J., Barrios, H., Wright, M.G., Ribeiro, S.P. y Rothcliff, N. 1998. Global patterns in local number of insect galling species. *Journal of Biogeography* **25**: 581-591.
- Price, P.W. 2005. Adaptive radiation of gall-inducing insects. *Basic and Applied Ecology* **6**: 413-421.
- Pringle, E.G., Adams, R.I., Broadbent, E., Busby, P.E., Donatti, C.I., Kurten, E.L., Renton, K. y Dirzo, R. 2011. Distinct leaf-trait syndromes of evergreen and deciduous trees in a seasonally dry tropical forest. *Biotropica* **43**: 299-308.
- Pujade-Villar, J., Equihua-Martínez, A. y Ros-Farré, P. 2008. Los cinípidos mexicanos no asociados a encinos (Hymenoptera: Cynipidae), perspectivas de estudio. *Orsis* **23**: 87-96.
- Pujade-Villar, J., Equihua-Martínez, A., Estrada-Venegas, E.G. y Chagoyán-García, C. 2009. Estado del Conocimiento de los Cynipini (Hymenoptera: Cynipidae) en México: Perspectivas de Estudio. *Neotropical Entomology* **6**: 809-821.
- Quinn, A.M. y Walgenbach, D.D. 1990. Influence of grazing history on the community structure of grasshopper of a mixed-grass prairie. *Environmental Entomology* **19**: 1756-1766.
- Raman, A. 2011. Morphogenesis of insect-induced plant galls: facts and questions. *Flora* **206**: 517-533.
- Régnière, J., Powell, J., Bentz, B. y Nealis, V. 2012. Effects of temperature on development, survival and reproduction of insects: experimental design, data analysis and modeling. *Journal Insect Physiology* **58**: 634-647.
- Riess-Herrera, C. 1956. Insectos productores de agallas entomocecidias de algunos lugares de México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de

- México, México. 129 pp.
- Romero Rangel, S., Rojas Zenteno, E.C. y Rubio Licon, L.E. 2015. Encinos de México (*Quercus*, Fagaceae). 1ª edición. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Tlalnepantla, Edo. de México. 288 pp.
- Ronquist, F. 1999. Phylogeny, classification and evolution of the Cynipoidea. *Zoologica Scripta* **28**: 139-164.
- Ruiz, M.A., Pardo, A. y San Martín, R. 2010. Modelos de ecuaciones estructurales. *Papeles del Psicólogo* **31**: 34-45.
- Santos, Espírito-Santo, F., Lima, B., Gomes, R., Abrahão, M. 2014. Habitat conversion and galling insect richness in tropical rainforests under mining effect. *Journal of Insect Conservation* **18**: 1147-1152.
- Shorthouse, J.D., Wool, D. y Raman, A. 2005. Gall-inducing insects-Nature's most sophisticated herbivores. *Basic and Applied Ecology* **6**: 407-411.
- Siegel, S. y N.J. Castellan. 1995. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. Trillas, México. pp. 437.
- Stone, G.N. y Schönrogge, K. 2003. The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology and Evolution* **18**: 512-522.
- Stone, G.N., Hernández-López, A., Nicholls, J.A., Di Pierro, E., Pujade-Villar, J., Melika, G. y Cook, J.M. 2009. Extreme host plant conservatism during at least 20 million years of host plant pursuit by oak gallwasp. *Evolution* **63**: 854-869.
- Suchan, T. y Álvarez, N. 2015. Fifty years after Ehrlich and Raven, is there support for plant-insect coevolution as a major driver of species diversification? *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 15th Symposium on Insect-plant Relationships. 110 pp.
- Taft, J.B. y Bissing, D.R. 1988. Developmental anatomy of the horned oak gall induced by *Callirhytis cornigera* on *Quercus palustris* (pin oak). *American Journal Botany* **75**: 26-36.
- Téllez-Valdéz, O., Dávila-Aranda P. y Lira-Saade R. 2006. The effects of climate change on the long-term conservation of *Fagus grandifolia* var. *mexicana*, an important species of the Cloud Forest in Eastern Mexico. *Biodiversity and Conservation* **15**: 1095-1107.
- Tovar-Sánchez, E. 2004. Efecto de la hibridación del complejo *Quercus crassifolia* × *Quercus crassipes* sobre las comunidades de insectos formadores de agallas. Tesis doctoral. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

70 pp.

- Tovar-Sánchez, E. y Oyama, K.A. 2006. Effect of hybridization of the × *Quercus crassipes* complex on the community structure of endophagous insects. *Oecologia* **147**: 702-713.
- Tovar-Sánchez, E., Valencia-Cuevas, L., Castillo-Mendoza, E., Mussali-Galante, P., Pérez-Ruiz, R.V. y Mendoza, A. 2013. Association between individual genetic diversity of two oak host species and canopy arthropod community structure. *European Journal Forest Research* **132**: 165-179.
- Townsend, L. y Eliason, E. 1998. Common oak galls. Cooperative Extension Service, University of Kentucky/College of Agriculture, Lexington. 2 pp.
- Valencia-Avalos, S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **75**: 33-53.
- Valencia-Cuevas, L., Mussali-Galante, P., Cano-Santana, Z., Pujade-Villar, J., Equihua-Martínez, A. y Tovar-Sánchez, E. 2017. Genetic variation in foundation species governs the dynamics of trophic interactions. *Current Zoology* **00**: 1-10.
- Velázquez, A., Cué-Bär, E., Larrazábal, A., Sosa, N., Villaseñor, J.L., Mccall, M. e Ibarra Manríquez, G. 2009. Building participatory landscape-based conservation alternatives: A case study of Michoacán, Mexico. *Applied Geography* **4**: 513-526.
- Villaseñor, L.E. 2005. La biodiversidad en Michoacán: Estudio de estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/Secretaría de Urbanismo y Medio Ambiente/Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.
- Yarnes, C. y Boecklen, W. 2005. Abiotic factors promote plant heterogeneity and influence herbivore performance and mortality in Gambel's oak (*Quercus gambelii*). *Entomologia Experimentalis et Applicata* **114**: 87-95.
- Wajnberg, E. y Colazza, S. 2013. Chemical Ecology of Insect Parasitoids: Towards a New Era. En: Chemical Ecology of Insect Parasitoids. John Wiley & Sons, Chichester. 312 pp.
- Whitham, T.G., Bailey J.K., Schweitzer J.A., Bangert, R.K., Lonsdorf, E.V., Wimp, G.M., Shuster, S.M. y Allan, G.J. 2006. A framework for community. Genetic structure of a foundation species: scaling community phenotypes from the individual to the region. *Nature Reviews Genetics* **7**: 510-532.
- Wright, M.G. y Samways, M.J. 1996. Gall-insect species richness in African Fynbos and Karoo vegetation: the importance of plant species richness. *Biodiversity Letters* **3**:151-155.

- Wu, Z., Dijkstra, P., Koch, G.W., Peñuelas, J. y Hungate, B.A. 2011. Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: a meta-analysis of experimental manipulation. *Global Change Biology* **17**: 927-942.
- Zavala, C. 1998. Observaciones sobre la distribución de encinos de México. *Polibotánica* **8**: 47-64.
- Zavala, C. 2000. El fuego y la presencia de encinos. *Ciencia Ergo Sum* **3**: 269-276.
- Zaldivar-Riverón, A., Belokobylskij, A.S., León-Regagnon, V., Martínez, J.J., Briceño, R. y Donald, L.J. Quicke. 2007. A single origin of gall association in a group of parasitic wasps with disparate morphologies. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **44**: 981-992.

Apéndice 1

Porcentaje y número de hojas infestadas por agallas y minas en árboles del género *Quercus* en varias localidades del Estado de Michoacán. *N* denota el número de hojas revisadas.

Especie y Localidad	% agallas	% minas	<i>N</i>	hojas c/agallas	hojas c/minas	Tipos de minas	Tipos de agallas
Juan Pérez							
<i>Q. dysophylla</i>	12.7	1.8	221	28	4	2	3
<i>Q. crassipes</i>	2.2	3.5	651	14	23	2	3
<i>Q. crassifolia</i>	2.4	2.2	584	14	13	2	4
Los Azufres							
<i>Q. laurina</i>	2.5	1.3	1500	38	20	2	3
San Pedro Jarácuaro							
<i>Q. subspathulata</i>	5.4	2.3	220	12	5	2	5
<i>Q. obtusata</i>	11.6	11.4	405	47	46	2	3
La Escalera							
<i>Q. obtusata</i>	12.9	10.6	620	80	66	2	7
Parque José María Morelos							
<i>Q. deserticola</i>	5.3	7	241	13	17	2	2
<i>Q. laeta</i>	1.7	3.1	803	14	25	2	2
<i>Q. peduncularis</i>	4.1	13.9	194	8	27	2	5
Pino Real							
<i>Q. scytophylla</i>	1.8	3.3	571	10	19	2	3
<i>Q. tuberculata</i>	4.7	14.2	558	26	79	2	6
San Isidro							
<i>Q. crassipes</i>	1.3	4.4	620	8	27	2	2
El Madroño							
<i>Q. sideroxylla</i>	14.4	5.1	198	29	10	2	1
<i>Q. laurina</i>	0	2	346	0	7	2	0
<i>Q. crassipes</i>	2.4	1	210	5	2	2	1
<i>Q. rugosa</i>	0.3	7.4	615	2	46	2	2
NSJ							
<i>Q. laurina</i>	0	6.5	600	0	39	2	0
Santa Clara							
<i>Q. peduncularis</i>	9.9	29.9	565	56	169	2	8
Jiquilpan							
<i>Q. deserticola</i>	0.4	1	687	3	7	2	2
<i>Q. tuberculata</i>	1.8	4.1	561	10	23	2	5

Apéndice 2

Porcentajes de la incidencia de agallas en la cara y sección de la hoja por especie y localidad.

Localidad	Especie	N	Frecuencia (%)								
			Haz			Envés			Ambos		
			Ápice	Centro	Base	Ápice	Centro	Base	Ápice	Centro	Base
El Madroño	<i>Q. crassipes</i>	10	10	80	10						
El Madroño	<i>Q. rugosa</i>	2		50	50						
Jarácuaro	<i>Q. obtusata</i>	1									100
Sta. Clara	<i>Q. pedunculata</i>	37	21.62	18.92	8.11	8.11		35.14			8.11
La Escalera	<i>Q. obtusata</i>	36		2.78	2.78			66.67	13.89		13.89
Jiquilpan	<i>Q. deserticola</i>	5	47.5	27.5				25			25
Jiquilpan	<i>Q. tuberculata</i>	1						100			
Los Azufres	<i>Q. laurina</i>	2		50							50

Apéndice 3

Porcentajes de la incidencia de minas en la cara y sección de la hoja por especie y localidad.

Localidad	Especie	N	Frecuencia (%)		
			Ápice	Centro	Base
El Madroño	<i>Q. crassipes</i>	21	14.28	38.09	47.61
El Madroño	<i>Q. rugosa</i>	6	16.66	50	33.33
El Madroño	<i>Q. sideroxyla</i>	1			100
El Madroño	<i>Q. laurina</i>	1		100	
Jarácuaro	<i>Q. obtusata</i>	36	36.11	30.56	33.33
Jarácuaro	<i>Q. subsphatolata</i>	5	60	40	
Jarácuaro	<i>Q. laeta</i>	2	50	50	
Sta. Clara	<i>Q. peduncularis</i>	75	22.42	10	67.58
La Escalera	<i>Q. obtusata</i>	37			100
Jiquilpan	<i>Q. deserticola</i>	3		100	
Jiquilpan	<i>Q. tuberculata</i>	9		100	
Los Azufres	<i>Q. crassipes</i>	4		100	
Los Azufres	<i>Q. laurina</i>	9	88.88	11.11	

Apéndice 4

Dimensiones (\pm e.e.) de hojas y agallas de encinos colectadas en el mantillo en el Sistema Volcánico Transversal de Michoacán (México). Datos de 21 al 26 de abril de 1997.

		Dimensiones de la hoja				Dimensiones de la agalla			
		cm \pm e.e. (intervalo)		cm ² \pm e.e. (intervalo)		cm \pm e.e. (intervalo)		cm ² \pm e.e. (intervalo)	
Localidad	Morfotipo	Largo	Ancho	Área	N	Largo	Ancho	Área	N
<i>Q. crassipes</i>									
El Madroño	Costra	14.9 \pm 1.2 (11.4-22.3)	7.8 \pm 0.9 (4.8-12.4)	97.3 \pm 20.5 (42.8-217.8)	8	1.2 \pm 0.2 (0.4-2.1)	0.9 \pm 0.1 (0.7-1.4)	0.9 \pm 0.2 (0.1-1.6)	8
El Madroño	Manzana	10	5.6	44.3	1	0.3	0.3	0.06	1
El Madroño	Nuez	11.4	5	44.8	1	0.9	0.1	0.08	1
<i>Q. deserticola</i>									
Jiquilpan	Costra	14.1 \pm 0.8 (12.6-15.5)	3.07 \pm 0.3 (2.7-3.6)	42.3 \pm 15.9 (16-70.8)	3	1.6 \pm 1.1 (0.5-3.8)	1.6 \pm 1.2 (0.4-4)	4.1 \pm 3.9 (0.2-12)	3
Jiquilpan	Manzana	17.1 \pm 0.3 (16.8-17.5)	3 \pm 0.3 (2.6-3.3)	44.2 \pm 6.7 (37.4-50.9)	2	0.3 \pm 0.1 (0.1-0.4)	0.3 \pm 0.2 (0.1-0.4)	0.08 \pm 0.07 (0.01-0.1)	2
<i>Q. laurina</i>									
Los Azufres	Nuez	7.8 \pm 1.7 (6.1-9.4)	2.4 \pm 0.5 (1.9-2.9)	10.8 \pm 0.7 (10.07-11.5)	2	0.3 \pm 0.02 (0.2-0.3)	0.2 \pm 0.01 (0.2-0.3)	0.05 \pm 0.003 (0.05-0.06)	4
<i>Q. obtusata</i>									
Escalera	Cilindro	12 \pm 0.7 (11.3-12.6)	8.1 \pm 0.3 (7.8-8.4)	76.06 \pm 1.3 (74.8-77.4)	2	0.2 \pm 0.04 (0.2-0.3)	0.2 \pm 0.06 (0.1-0.2)	0.04 \pm 0.02 (0.02-0.05)	2
Escalera	Costra	14.2 \pm 2.09 (9.1-18.8)	8 \pm 1.2 (4.8-12.1)	98.6 \pm 28.2 (34.2-204.9)	6	0.3 \pm 0.02 (0.1-0.4)	0.3 \pm 0.02 (0.1-0.4)	0.1 \pm 0.01 (0.01-0.1)	14
Escalera	Manzana	14.2 \pm 1 (8.4-19.5)	8.6 \pm 0.7 (5.3-13.8)	101.1 \pm 15.2 (36.9-210.9)	10	0.3 \pm 0.05 (0.1-0.8)	0.3 \pm 0.06 (0.1-0.8)	0.09 \pm 0.04 (0.01-0.5)	13
Escalera	Lenteja	13.5 \pm 0.7 (11.3-16.6)	8.1 \pm 0.5 (6.6-9.5)	86.4 \pm 7.2 (60.8-113.2)	7	0.3 \pm 0.02 (0.3-0.4)	0.2 \pm 0.06 (0.05-0.2)	0.04 \pm 0.01 (0.01-0.1)	7
Escalera	Pisciforme	11.6 \pm 0.8 (7.2-16.9)	7.2 \pm 0.6 (3.7-12.8)	68.4 \pm 9 (23.4-132.7)	15	0.68 \pm 0.09 (0.2-1.7)	0.6 \pm 0.2 (0.1-6.1)	0.5 \pm 0.2 (0.02-5.3)	24
Jarácuaro	Costra	14.5	9.2	104.3	1	0.8	0.3	0.2	1
<i>Q. peduncularis</i>									
Sta. Clara	Cilindro	13.7 \pm 0.7 (11.7-18)	7.7 \pm 0.5 (6-9.7)	77.4 \pm 10.7 (36.9-111.6)	7	0.2 \pm 0.02 (0.08-0.2)	0.1 \pm 0.01 (0.05-0.2)	0.05 \pm 0.04 (0.003-0.3)	8
Sta. Clara	Corcho	19.5	11.3	172.8	1	0.2	0.1	0.02	1
Sta. Clara	Costra	11.8 \pm 0.5 (10.2-14.6)	7.3 \pm 0.5 (5.1-9.6)	64.9 \pm 9.5 (33.9-109.7)	7	0.3 \pm 0.06 (0.1-0.5)	0.3 \pm 0.05 (0.1-0.4)	0.08 \pm 0.02 (0.01-0.2)	9
Sta. Clara	Manzana	14.2 \pm 2.7 (9.4-20.7)	7.6 \pm 0.6 (5-12.6)	89.9 \pm 11.8 (40.6-205.6)	15	0.7 \pm 0.2 (0.3-0.2)	0.5 \pm 0.1 (0.05-2.5)	0.5 \pm 0.2 (0.03-4.3)	17
Sta. Clara	Estrella	16.1 \pm 3.2 (11.3-14.8)	7.8 \pm 1.7 (5.2-11.04)	107.6 \pm 43.9 (46-192.5)	3	0.2 \pm 0.02 (0.2-0.3)	0.5 \pm 0.2 (0.07-0.9)	0.08 \pm 0.02 (0.02-0.1)	6
Sta. Clara	Lenteja	15.4	9.9	119.5	1	0.1 \pm 0.01 (0.1-0.1)	0.4 \pm 0.2 (0.6-0.1)	0.04 \pm 0.02 (0.02-0.06)	2
Sta. Clara	Nuez	10.5 \pm 1.6 (8.9-12)	5.7 \pm 1.05 (4.7-6.8)	33.9 \pm 1 (32.9-34.9)	2	0.9 \pm 0.4 (0.5-1.3)	0.7 \pm 0.1 (0.6-0.9)	0.6 \pm 0.3 (0.3-0.9)	2
Sta. Clara	Pisciforme	10.9 \pm 0.9	5.8 \pm 0.3	49.4 \pm 4.9	3	0.8 \pm 0.5	0.7 \pm 0.5	1 \pm 0.9	4

		(9.08-11.9)	(5.3-6.3)	(41.02-57.9)		(0.1-2.3)	(0.1-0.4)	(0.01-3.7)	
<i>Q. rugosa</i>									
El Madroño	Costra	11.9±2.2 (9.8-14.1)	6.03±0.4 (5.6-6.5)	57.2±14.3 (42.9-71.6)	2	0.5±0.1 (0.4-0.9)	0.5±0.05 (0.4-0.6)	0.2±0.07 (0.1-0.4)	4
<i>Q. tuberculata</i>									
Jiquilpan	Pisciforme	18.09	3.6	43.6	1	0.3±0.3	0.05±0.05	0.01±0.01	5

Apéndice 5

Dimensiones (\pm e.e.) de hojas y minas de encinos colectadas en el mantillo en el Sistema Volcánico Transversal de Michoacán (México). Datos de 21 al 26 de abril de 1997.

		Dimensiones de la hoja				Dimensiones de la mina				
		cm \pm e.e. (intervalo)		cm ² \pm e.e. (intervalo)		cm \pm e.e. (intervalo)		cm ² \pm e.e. (intervalo)		
Localidad	Morfotipo	Largo	Ancho	Área	N	Largo	Ancho	Área	N	
<i>Q. crassipes</i>										
El Madroño	Roncha	12.1 \pm 0.5 (10.1-18)	6.8 \pm 0.4 (4.1-10)	64.2 \pm 4.4 (39.8-98.9)	15	1.2 \pm 0.2 (0.3-2.5)	0.8 \pm 0.1 (0.3-2.6)	0.9 \pm 0.3 (0.07-4.9)	15	
El Madroño	Serpiente	11.8 \pm 1.4 (6.5-15.3)	6 \pm 1.1 (1.7-8.7)	60.8 \pm 14 (8.7-93.7)	6	2.5 \pm 0.6 (0.8-4.2)	0.4 \pm 0.1 (0.3-0.9)	0.7 \pm 0.1 (0.3-1.1)	6	
Los Azufres	Roncha	8 \pm 0.3 (7.3-8.6)	2 \pm 0.2 (1.7-2.7)	30.5 \pm 6.1 (18.4-46.5)	4	0.6 \pm 1 (0.4-0.8)	2 \pm 1.4 (0.3-6.1)	0.8 \pm 0.5 (0.1-2.4)	4	
Los Azufres	Serpiente	7.3	1.8	46.5	1	1.8	0.2	0.3	1	
<i>Q. deserticola</i>										
Jiquilpan	Roncha	13 \pm 0.4 (13-13.4)	3.6 \pm 0.6 (3-4.1)	82.6 \pm 42.5 (40.1-125.1)	2	0.4 \pm 0.2 (0.3-0.6)	0.2 \pm 0.01 (0.2-0.2)	0.07 \pm 0.03 (0.04-0.1)	2	
Jiquilpan	Serpiente	10.3	2	51.6	1	2 \pm 1.5 (0.5-3.5)	0.03 \pm 0.01 (0.02-0.04)	0.06 \pm 0.05 (0.008-0.1)	2	
<i>Q. laeta</i>										
Jarácuaro	Roncha	12.7 \pm 0.4 (12.3-13.2)	6.8 \pm 0.2 (6.6-7)	68.19 \pm 4.4 (63.8-72.6)	2	0.8 \pm 0.2 (0.2-1.5)	0.5 \pm 0.09 (0.3-0.9)	0.4 \pm 0.1 (0.06-1)	8	
<i>Q. laurina</i>										
Los Azufres	Roncha	7.2 \pm 0.2 (7.07-7.5)	2 \pm 0.2 (1.8-2.2)	10.8 \pm 0.3 (10.5-11.2)	2	2.1 \pm 1.6 (0.5-3.7)	0.7 \pm 0.1 (0.6-0.8)	1.3 \pm 1.08 (0.2-2.3)	2	
	Serpiente	11.1 \pm 1.3 (5.6-17)	5.3 \pm 0.6 (1.8-7.07)	30.9 \pm 9.6 (7.8-74)	7	1.8 \pm 0.3 (0.7-3.8)	0.4 \pm 0.2 (0.1-2.3)	0.5 \pm 0.2 (0.05-2)	11	
<i>Q. obtusata</i>										
La Escalera	Roncha	14 \pm 0.8 (7.4-19.5)	7.9 \pm 0.3 (5.6-11.1)	89.7 \pm 8.6 (36.3-163.8)	20	1.2 \pm 0.2 (0.3-3.9)	0.6 \pm 0.1 (0.05-1.9)	0.9 \pm 0.2 (0.04-3.9)	25	
La Escalera	Serpiente	13.9 \pm 0.7 (7.9-21.5)	8.04 \pm 0.4 (4.8-12.1)	92.7 \pm 9.06 (29.7-204.9)	23	2.4 \pm 0.2 (0.2-5.6)	0.2 \pm 0.03 (0.05-0.7)	0.4 \pm 0.05 (0.04-1.2)	33	
Jarácuaro	Roncha	13.2 \pm 0.6 (8.4-21.5)	6.7 \pm 0.4 (2.4-11.9)	70.5 \pm 6.5 (33.7-199.3)	30	1 \pm 0.1 (0.3-3.04)	0.4 \pm 0.04 (0.07-1.3)	0.3 \pm 0.06 (0.06-1.6)	30	
Jarácuaro	Serpiente	13.05 \pm 2.1 (6.3-19.4)	6.05 \pm 1.4 (2.8-10.8)	67.7 \pm 21.8 (14-155.3)	6	1.4 \pm 0.3 (0.7-2.4)	0.3 \pm 0.1 (0.07-0.6)	0.2 \pm 0.08 (0.04-0.5)	6	

Apéndice 5. (Continúa).

		Dimensiones de la hoja				Dimensiones de la mina				
		cm ± e.e. (intervalo)		cm ² ± e.e. (intervalo)		cm ± e.e. (intervalo)		cm ² ± e.e. (intervalo)		
Localidad	Morfotipo	Largo	Ancho	Área	N	Largo	Ancho	Área	N	
<i>Q. peduncularis</i>										
Santa Clara	Roncha	13.3±0.4 (9-20.7)	7.6±0.3 (3.8-14.5)	80.1±5.4 (27.4-205.6)	50	0.9±0.1 (0.2-8.9)	0.5±0.03 (0.04-1.5)	0.4±0.07 (0.006-3.8)	75	
	Serpiente	13.1±0.5 (5.2-20.7)	8±0.3 (4.7-12.6)	82.5±6.6 (31.3-205.6)	36	2.9±0.2 (0.35-5.9)	0.4±0.2 (0.06-9.2)	0.6±0.06 (0.05-1.7)	46	
<i>Q. rugosa</i>										
El Madroño	Roncha	12.8±0.9 (10.2-15.4)	7.9±0.8 (5.5-10.7)	81.8±13.3 (43.7-122.7)	6	1.6±0.3 (0.3-3.3)	0.9±0.1 (0.3-1.5)	1.3±0.3 (0.09-3.5)	13	
<i>Q. sideroxyla</i>										
El Madroño	Roncha	14	7.5	82.04	1	1.3	0.8	0.8	1	
<i>Q. subspathulata</i>										
Jarácuraro	Roncha	15.6±1.06 (12-18.5)	6.3±1.2 (2.8-9.6)	76.7±14.3 (35.6-113.9)	5	0.8±0.2 (0.1-2.3)	0.4±0.05 (0.1-0.6)	0.2±0.04 (0.01-0.4)	10	
<i>Q. tuberculata</i>										
Jiquilpan	Roncha	16.5±0.4 (15.5-17.5)	3.03±0.2 (2.6-3.4)	34.4±5.01 (0.02-0.9)	5	0.6±0.2 (0.2-1.5)	0.4±0.1 (0.1-0.8)	0.3±0.2 (0.02-0.9)	5	
	Serpiente	14.7±1.5 (10.2-16.5)	3.2±0.6 (1.9-4.7)	38.2±4.2 (29.5-46.7)	4	2.2±0.4 (1.5-3)	0.2±0.03 (0.1-0.3)	0.3±0.1 (0.2-0.6)	4	