

00376

13
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

"ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE
ARTROPODOS EPIFITOS ASOCIADOS A
LOS ENCINOS (QUERCUS SPP.) DEL VALLE
DE MEXICO"

TESIS

Que para obtener el Grado Académico de:

Maestro en Ciencias

ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES

Presenta

BIOLOGO EFRAIN TOVAR SANCHEZ

Director de Tesis:

DR. ZENON CANO SANTANA

México, D.F.

NO [REDACTED]

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

1999

27329.4



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.

**A mis padres con todo mi cariño
en agradecimiento por su gran
apoyo y amor**

**A Patty por la esencia
de lo que nos ha unido.
por sus ganas de vivir
y sentir la vida**

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo es el producto del esfuerzo y la ayuda de muchas personas e instituciones a las cuales agradezco su cooperación. Espero no olvidar a nadie.

Quiero expresar mi más profundo agradecimiento a mi Gurú el Dr. Zenón Cano Santana que en principio fue y sigue siendo mi amigo. Su apoyo, dedicación e ingenio fueron esenciales para la realización de este trabajo. Asimismo, quiero expresar mi admiración a su excelente desempeño como académico, investigador y asesor, el cual transmitió en cada momento durante la elaboración de la tesis.

Mi más profundo agradecimiento al Dr. Jorge Meave del Castillo por sus excelentes comentarios y sugerencias, los cuales dieron sustento a la tesis. También, le quiero agradecer su activa participación como parte del comité tutorial, así como al Laboratorio de ecología por sus facilidades otorgadas para el desarrollo de la tesis.

Mi agradecimiento al Dr. Ken Oyama por sus acertados comentarios que le dieron sustento a la tesis, así como por todo el apoyo brindado para la realización de la misma. También, le agradezco su esfuerzo realizado para formar parte del comité tutorial y sobre todo por su amistad.

Esta tesis fue financiada por el apoyo al proyecto DGAPA-PAPIIT-UNAM IN-205796 a cargo de los Dres. Ken Oyama y Zenón Cano Santana.

Agradezco también a DGAPA-UNAM por su apoyo al otorgarme una beca para estudios de Maestría.

Esta tesis también fue apoyada financieramente por el proyecto PAEP-UNAM 002004 (1998-1999) a cargo del Dr. Zenón Cano Santana.

Al Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias le agradezco el apoyo que en infraestructura me dio, dándome cobijo durante todo el desarrollo de la tesis.

Agradezco al Dr. José Palacios-Vargas por la minuciosa revisión del manuscrito y por sus acertados comentarios en la realización de la tesis.

Agradezco a la Dra. Nora Elizabeth Galindo, a la M. en C. Rosa Gabriela Castaño, a la M. en C. Guadalupe Barajas y al Dr. Santiago Zaragoza por sus comentarios y correcciones al trabajo, los cuales dieron más sustento a la tesis.

A la M. en C. Susana Valencia le agradezco su valiosa intervención en la tesis al ayudarme a identificar las especies de encinos colectadas en el Valle de México.

Quiero agradecer a la Biól. Yvonne Herrerías Diego su apoyo en el campo y en la separación de bichos y sobre todo por su amistad y apoyo.

Agradezco al colega el Dr. José Luis Castillo, al Biól. Oswaldo Nuñez, a la Biól. Mayca, al Biól. Armando y al M. en C. Ricardo León por su ayuda en las fumigaciones realizadas en el campo, y sobre todo su amistad y apoyo.

Agradezco a la Biól. Adriana Godínez, a la Biól. Cristina Mavorga, a la Biól. Rocio, a la M. en C. Gabriela Castaño y a la M. en C. Blanca Mejía por su ayuda en la identificación de las especies de artrópodos.

Quiero agradecer de manera especial a la Biól. Ángela Arango por su ayuda en la separación de artrópodos, su cooperación en la impresión del manuscrito y especialmente por su cariño y apoyo durante todo el tiempo que tenemos de conocernos.

Mi más profundo agradecimiento a la Biól. Patty Mussali Galante por su apoyo y ayuda en la elaboración del manuscrito, así como por su paciencia y cariño.

Agradecimientos personales

Quiero expresar mi agradecimiento a mi hermano **Salvador** por su interés en mi trabajo y sobre todo por su apoyo moral y económico durante la realización de la tesis. Gracias por siempre estar ahí cuando te he necesitado. Te quiero.

Reitero mi agradecimiento a mis padres por todo el apoyo y cariño que me han dado a lo largo de mi vida y por enseñarme a valorar las cosas importantes que nos hacen ser mejores seres humanos. Así como a mis hermanas Marisol y Janett.

Gracias a **Patty** por su amor y paciencia. Quiero expresar mi admiración hacia mi gordita porque sus enormes ganas de querer **VIVIR, DISFRUTAR y SENTIR** han hecho que siempre salga adelante con éxito. Le agradezco el tratar de dar siempre lo mejor y por apoyarme siempre.

Agradezco el apoyo y la amistad de mis amigos Yukiko, Ángela, Ricardo, Zenón, José Luis, Toño y Eyra.

Tovar, E. 1999. *Estructura de las comunidades de artrópodos epífitos asociados a los encinos (Quercus spp.) del Valle de México*. Tesis de Maestría. Maestría en Ciencias (Ecología y Ciencias Ambientales). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 90 pp.

RESUMEN

Los árboles conforman un sistema ideal para el estudio de la ecología de comunidades, ya que el dosel de un árbol puede delimitarse fácilmente y estos sostienen un complejo estructural que contiene una alta diversificación de nichos. El dosel de los bosques contiene la mayor proporción de organismos sobre la Tierra donde dominan los artrópodos, el phylum más diverso del reino animal. El género *Quercus* agrupa entre 300 y 600 especies a nivel mundial, siendo México uno de los sitios donde este género alcanza la mayor representatividad. En este trabajo se analizó la estructura de la comunidad de artrópodos epífitos asociados al dosel de seis especies de encinos, tres encinos rojos (*Erythrobalamus*, *Quercus crassipes*, *Q. crassifolia* y *Q. castanea*) y tres blancos (*Leucobalanus*, *Q. greggii*, *Q. laeta* y *Q. rugosa*) en tres localidades del Valle de México que presentan diferentes características de fragmentación y perturbación (Cahuacán y Juchitepec, Méx. y Parque Nacional El Chico, Hgo.) Para ello se realizó un muestreo de tres árboles individuales de cada especie utilizando la técnica de fumigación en dos temporadas contrastantes: lluvias y sequía. Estas comunidades de artrópodos están compuestas por veinte grupos de artrópodos: ácaros, arañas, coleópteros, colembolos, quilópodos, dermápteros, dípteros, falángidos, hemipteros, homópteros, himenópteros, isópteros, lepidópteros, mecópteros, neuropteros, ortópteros, seudoescorpiones, psocópteros, tisanópteros y tricópteros, más una especie de molusco registrada en *Q. rugosa* de Juchitepec. Las comunidades de artrópodos epífitos del dosel de encinos que se encuentran en la localidad más perturbada y fragmentada (Cahuacán) presentaron una evidente disminución en la riqueza específica y diversidad. *Quercus greggii* fue la especie que soportó las mayores densidades de artrópodos epífitos tanto en la temporada de sequía (211.2 ind/m²) como en la temporada de lluvias (1254 ind/m²). Se encontró una clara variación estacional en la densidad, la riqueza específica y la composición de artrópodos epífitos del dosel de encinos. En la temporada de lluvias se registraron densidades de 3.6 a 10 veces más altas que en sequía. Los grupos más

importantes por su alta abundancia relativa durante la temporada de sequía fueron los ácaros, los himenópteros y los dípteros, mientras que en la temporada de lluvias dominaron los ácaros y los colémbolos. Asimismo, durante la temporada de lluvias se registraron valores más altos de diversidad que en sequía. Se encontró un efecto significativo de la localidad sobre las densidades de artrópodos epífitos del dosel asociados a *Q. crassipes* y *Q. rigosa*. *Q. crassipes* presentó el siguiente patrón general con respecto a sus valores de índice de diversidad y riqueza específica de artrópodos epífitos del dosel Chico (baja fragmentación regional y alta perturbación local) > Juchitepec (alta fragmentación regional y baja perturbación local) > Cahuacán (alta fragmentación regional y alta perturbación local). Por su parte, *Q. rigosa* presentó en El Chico valores significativamente más altos del índice de Shannon que en Juchitepec. La riqueza específica global varió en *Q. crassipes* de 126 en Cahuacán, 205 en Juchitepec y 213 en el Chico. Por su parte, *Q. rigosa* varió de 121 en el Chico a 152 en Juchitepec. La localidad tuvo un efecto más profundo sobre la estructura de la comunidad que la especie de encino. Asimismo, se encontró que la composición de artrópodos epífitos varía más entre individuos de distintas especies de encinos que entre individuos de la misma especie.

En general, se encontró un efecto significativo del individuo y de la especie de encino sobre la densidad de artrópodos epífitos, excepto en Cahuacán, donde no se encontró un efecto de la especie. Se encontraron diferencias significativas entre especies en la composición de artrópodos epífitos en las tres localidades durante la temporada de lluvias, pero no en la temporada de sequía. Se concluye que la fragmentación tiene efectos más profundos sobre la diversidad de artrópodos epífitos que la perturbación, lo cual determina que la variación entre localidades haya sido más alta que entre especies de encinos.

INDICE

RESUMEN

AGRADECIMIENTOS

I. INTRODUCCIÓN GENERAL

- A. Comunidades de artrópodos y su estructura
- B. El dosel y su ecología
- C. Factores que determinan la estructura de las comunidades de artrópodos
 - a. Variación temporal
 - b. Origen de la especie vegetal
 - c. Tamaño del dosel
 - d. Variación espacial en gradientes ambientales
 - e. Edad del bosque
 - f. Composición vegetal del bosque
 - g. Perturbación
- D. Antecedentes: comunidades de artrópodos del dosel de encinos
- E. Los encinos y los encinares

II. JUSTIFICACIÓN, OBJETIVOS E HIPÓTESIS

III. LOCALIDADES DE ESTUDIO

- A. El Valle de México
- B. Parque Nacional El Chico, Hidalgo
- C. Cahuacán, Municipio de Villa Nicolás Romero, Edo. de México
- D. Juchitepec, Edo. de México

IV. SISTEMA DE ESTUDIO

- A. *Quercus castanea* Née
- B. *Q. crassifolia* Humb y Bonpl.
- C. *Q. crassipes* Humb y Bonpl.
- D. *Q. greggii* Trel

E. *Q. laeta* Liebm.

F. *Q. rugosa* Née

V. MATERIALES Y MÉTODOS

VI. RESULTADOS

- A. Variación de la densidad de artrópodos epífitos del dosel
 - a. Variación entre árboles individuales y entre encinos rojos y blancos
 - b. Variación entre especies de encinos y temporadas
 - c. Variación entre localidades
- B. Composición y abundancia relativa de la comunidad
- C. Diversidad y riqueza específica
 - a. Variación entre temporadas
 - b. Variación entre individuos en sequía
 - c. Variación entre individuos en lluvias
 - d. Comparación entre especies y localidades
 - e. Diversidad y riqueza específica global anual
- D. Índice de similitud
 - a. Variación entre individuos
 - b. Comparación entre especies y localidades

VII. DISCUSIÓN

- A. Aspecto metodológico
- B. Variación estacional y composición
- C. Variación entre localidades
- D. Diversidad local, amplitud de distribución geográfica y heterogeneidad
- E. Variación intra e interespecífica.
- F. Diversidad y conservación de insectos.

LITERATURA CITADA

Apéndice I

I. INTRODUCCIÓN GENERAL

A. Las comunidades de artrópodos y su estructura

La importancia de los estudios de ecología de comunidades radica en su búsqueda de los factores que expliquen la variación espacial y temporal de la riqueza y abundancia relativa de los organismos. En la naturaleza ninguna comunidad es idéntica a la otra, sin embargo esto no quiere decir que no se puedan hacer comparaciones entre ellas para revelar los procesos que ocurren en ellas (Roughgarden y Diamond, 1986).

Existen varios rasgos que pueden considerarse como propiedades de la estructura de la comunidad. Éstas incluyen: (a) las relaciones de abundancia de las especies (May y Leonard, 1975), (b) las correlaciones entre la talla corporal y la abundancia (Schoener y Janzen, 1968), (c) los patrones de forrajeo (Briand, 1983), (d) la distribución de las especies en un espacio ecomorfológico (Karr y James, 1975), y (e) la diversidad de especies (Simpson, 1969) Elton (1927 citado en Diamond y Case, 1986) propuso como una posible explicación de la existencia de la estructura de la comunidad a la membresía limitada, esto es, la posibilidad de que ciertas especies sólo estén presentes en unas comunidades particulares y no en otras. Se ha discutido que las causas de la membresía limitada son (Roughgarden y Diamond, 1986): (a) el ambiente físico, (b) la dispersión y (c) la interacción de especies. El ambiente físico determina que, ante la falta de adaptaciones que permitan a una especie funcionar bajo ciertas condiciones físicas de su ambiente, la distribución de las especies sea restringida. Por otro lado, las limitaciones en la dispersión explican porqué los insectos herbívoros no coexisten con las plantas que le son apetecibles. En este sentido, el éxito frecuente de las especies introducidas por el hombre prueba que la membresía limitada en tales casos se debe a las barreras de dispersión y no a la falta de adaptación a un ambiente físico particular (Roughgarden y Diamond, 1986). Finalmente, las interacciones entre especies, la competencia y la depredación sobre todo, se han sugerido como las causas de las restricciones que definen a la membresía limitada (Roughgarden y Diamond, 1986).

Las comunidades de artrópodos conforman un sistema complejo de estudio debido principalmente a su alta diversidad y abundancia relativa, su pequeño tamaño corporal y la falta de taxónomos especialistas para determinarlos. El Phylum Arthropoda es el más diverso

del reino animal, ya que se calcula que este grupo contiene el 65% de las 1.7 millones de especies vivas conocidas (Kim, 1993). Recientemente se ha calculado que el número de especies descritas de insectos es de 1'112,000 (Samways, 1994), aunque Erwin (1988), basándose en datos de insectos del dosel, ha sugerido que el número de especies de insectos podría situarse en un punto desconocido entre los 30 y 50 millones. Gaston (1991), por su parte, propone que el número de especies de insectos es de 10 millones. Los datos anteriores sugieren entonces que sólo se ha descrito entre el 2.2 y el 11.1% de los insectos. Los ácaros, por su parte, suman aproximadamente unas 30,000 especies (Krants, 1980), mientras que los arácnidos, contienen alrededor de 57, 500 especies (Foelix, 1982). Por lo anterior, resulta evidente que cuando se habla de extinción de especies y pérdida de diversidad, se está refiriendo en buena proporción a artrópodos. Desgraciadamente, ha sido extremadamente difícil documentar con exactitud la magnitud de extinción de muchas especies, aún más cuando se trata particularmente de insectos, pues todavía no se han descrito millones de especies.

Los artrópodos constituyen un elemento muy importante de los ecosistemas terrestres, ya que una gran parte de ellos se encuentra interactuando y coexistiendo con la vegetación. Asimismo, el papel ecológico que juegan éstos en los ecosistemas terrestres es variado, ya que actúan como depredadores, polinizadores, parásitos y recicladores de nutrientes y materia orgánica (Samways, 1994). Las comunidades de artrópodos epífitos, en particular, agrupan muchas especies herbívoras, entre insectos y ácaros, mientras que otras utilizan a la vegetación para construir nidos, sujetar telarañas, reproducirse o encontrar a sus presas (Southwood, 1972).

La estructura de la comunidad de artrópodos epífitos del dosel está definida por la composición y diversidad de especies que la conforman, aunque también puede ser definida por los gremios que la constituyen (Southwood *et al.*, 1982). La estructura de la comunidad de artrópodos puede analizarse de tres maneras: (1) estudiando las interacciones (Morse *et al.*, 1988; Bassett y Kitching, 1991), (2) analizando la relación entre la riqueza de especies con número de individuos y la talla corporal (Morse *et al.*, 1988; Bassett y Kitching, 1991), y (3) estudiando la estructura de los gremios que constituyen la comunidad (Stork, 1987).

B. El dosel y su ecología

El dosel es definido como la capa más alta de un bosque que está constituida por las hojas y ramas entrecruzadas de los árboles. Los estudios que se han realizado en el dosel enfocan cuatro niveles de organización: (1) los órganos individuales (hojas, tallo o ramas), (2) la planta entera, (3) la parte aérea y (4) la comunidad vegetal (Lowman y Wittman, 1996). En particular, la comunidad de artrópodos epífitos del dosel incluye a los organismos que se asocian a plantas epífitas (Palacios-Vargas, 1981; Murillo *et al.*, 1983), las ramas y el follaje (Basset *et al.*, 1992) y la materia orgánica muerta (Nadkarni y Longino, 1990).

El dosel de los bosques contiene la mayor porción de los organismos sobre la Tierra y el mayor volumen fotosintéticamente activo del follaje y biomasa de los ecosistemas boscosos (Lowman y Wittman, 1996). El dosel de los árboles conforma un hábitat ideal para las comunidades animales, ya que puede definirse y delimitarse fácilmente (Moran y Southwood, 1982). Los árboles conforman también un complejo estructural que contiene una alta diversificación de nichos (Moran y Southwood, 1982), su "apariciencia" fomenta su colonización potencial y representan también un recurso estable (Southwood, 1978).

La investigación ecológica en el dosel del bosque es relativamente reciente y ha sido principalmente descriptiva. El desarrollo de nuevos métodos para el acceso al dosel ha motivado a los científicos para realizar más investigaciones sobre las copas de los árboles (Lowman y Wittman, 1996). El estudio de organismos sésiles, móviles y las interacciones del dosel y sus procesos han emergido como subdisciplinas de la biología del dosel, cada una requiriendo de diferentes métodos para la colecta de los datos.

Las plantas individuales y las poblaciones de plantas pueden ser tratadas como "islas" de colonización por los artrópodos, por lo cual, se puede aplicar la teoría de Biogeografía de Islas (Mac Arthur y Wilson, 1967). Este concepto ha sido usado en muchos estudios para conocer los patrones de diversidad en insectos (Strong y Levin, 1979; Claridge y Wilson, 1982). Se ha encontrado una relación directa entre número de especies y el área de una isla, por lo cual de manera análoga, las plantas con una amplia distribución geográfica sostienen más especies de insectos fitófagos y parásitos que aquellas especies con una distribución más restringida (Lawton, 1982).

El estudio de las comunidades de artrópodos sobre el dosel en bosques lluviosos se incrementó durante los ochentas con el desarrollo de la técnica de fumigación con insecticida, que utilizó por vez primera Martin (1966 citado en Erwin, 1983). El desarrollo de esta técnica en los últimos 15 años ha hecho posible la rápida colecta sistemática de artrópodos del dosel (Erwin, 1983; Adis *et al.*, 1984; Stork, 1987; Morse *et al.*, 1988). La técnica de fumigación de dosel es efectiva para comparar la artrópodofauna asociada a los árboles de diferentes tipos de bosques (Erwin, 1983; Adis *et al.*, 1984) o diferentes sitios en un mismo huésped (Majer y Recher, 1988).

Las investigaciones sobre el estudio del dosel se han visto afectadas por limitantes tanto espaciales como temporales del hábitat (Lowman y Wittman, 1996), que incluyen: (a) el uso diferencial del espacio dentro de la copa de los árboles por los organismos del dosel, (b) la heterogeneidad del sustrato, (c) la variabilidad en las clases de edad de las hojas del dosel (i.e. cohortes de hoja), (d) la variabilidad del microclima en la interfase atmósfera-dosel, y (e) la alta diversidad de organismos que provocan que muchas especies continúen sin nombrarse o sin descubrirse.

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

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

A continuación, se exponen algunos ejemplos de cómo estos factores afectan la estructura de la comunidad de artrópodos epífitos del dosel.

a. *Variación temporal.* Recher *et al.* (1996) estudiaron la variación estacional de las comunidades de insectos en los bosques del este y oeste de Australia. Se encontró que durante la temporada de lluvias en los bosques del oeste hubo un incremento en la diversidad de insectos. Asimismo, en los bosques del este se registró un mayor número de taxones en la primavera y verano en comparación con los encontrados en el invierno.

b. *Origen de la especie vegetal.* Southwood *et al.* (1982) estudiaron la fauna de invertebrados en especies de árboles nativos e introducidos de Gran Bretaña y Sudáfrica. Se encontró que la diversidad de artrópodos fue similar entre árboles nativos e introducidas en todos los gremios exceptuando a los fitófagos, los cuales mostraron una menor diversidad en los árboles introducidos. En cada especie de árbol nativo la especie más abundante siempre fue un hemiptero, mientras que en cuatro de las cinco especies introducidas los órdenes de artrópodos más abundantes se repartió entre Hymenoptera, Psocoptera, Thysanoptera y Dictyoptera.

c. *Morfología del árbol.* Se ha encontrado que la riqueza específica de los artrópodos epifitos del dosel depende de los atributos de la morfología del árbol. Por ejemplo, Moran y Southwood (1982) encontraron que los árboles de las especies *Salix alba* y *S. capensis* que presentan hojas estrechas con tallos y ramas flexibles sostienen una menor cantidad de especies de artrópodos. Sin embargo, los insectos fitófagos son en promedio 35% más abundantes en este tipo de hojas.

d. *Variación espacial y gradientes ambientales.* Reynolds y Crossley (1997) estudiaron la variación espacial de las comunidades de artrópodos del dosel en un gradiente altitudinal en los bosques deciduos al este de los Montes Apalaches. Se encontró que el porcentaje de área foliar removida por los insectos en *Acer rubrum* y *Quercus rubra* decrece significativamente conforme se incrementa la elevación. Asimismo, solo en *A. rubrum* se encontró que la altitud afecta la estructura de la comunidad artrópodos, ya que a menores altitudes se incrementó el número de gremios.

Giller (1984), por su parte, sugiere que el número y tipo de niveles tróficos de artrópodos se modifica en función de la edad del bosque y la latitud en la cual éste se localiza. Se sabe, por ejemplo, que los bosques tropicales (de bajas latitudes) contienen un

mayor número de niveles tróficos de artrópodos que los bosques templados (situados en latitudes mayores) (Elton, 1973; Barbosa y Wagner, 1989).

Por otro lado, se ha observado que el tamaño corporal de los artrópodos decrece conforme se reduce la humedad, encontrándose organismos de menor tamaño en bosques secos de *Quercus* y *Pinus* (Barbosa y Wagner, 1989).

e. *Edad del bosque.* Las comunidades de artrópodos del dosel se compararon en bosques con distintas edades (Schowalter, 1995) (1) bosques de 400 años de edad de abeto canadiense y seudotsuga, (2) un bosque de seudotsuga de 150 años y (3) plantaciones de árboles en regeneración de 10 a 20 años. Se encontró, que los bosques más viejos presentaron una mayor diversidad de artrópodos, así como una menor variabilidad en la diversidad y abundancia de artrópodos.

f. *Composición vegetal del bosque.* Se ha encontrado que las comunidades de insectos en bosques de pinos y de encinos frecuentemente tienen diferente composición taxonómica, ya que estas comunidades sólo comparten entre el 4 y 5% de las especies de insectos (Barbosa y Wagner, 1989)

g. *Perturbación* Schowalter (1994) estudió la variación en la estructura de las comunidades de invertebrados en el bosque tropical de Puerto Rico posterior a la presencia del huracán Hugo. Se encontró que los lepidópteros, los coleópteros depredadores y los descomponedores fueron significativamente más abundantes en los árboles que permanecieron en pie después del disturbio, mientras que los insectos chupadores presentaron una mayor abundancia en los árboles que fueron derribados durante el fenómeno natural.

D. Antecedentes.

Las investigaciones realizadas sobre la estructura de comunidades de artrópodos del dosel se han enfocado en (a) conocer la diversidad de insectos (Kitching *et al.*, 1993; Guilbert *et al.*, 1994; Majer *et al.*, 1994; Ozanne, 1996; Kruger-Oliver y McGavin-George, 1998). (b) determinar la variación espacial y temporal de las comunidades de artrópodos (Simandl, 1993; Majer *et al.*, 1994; Burgman y Williams, 1995; Kato *et al.*, 1995; Recher *et al.*, 1996; Reynolds y Crossley, 1997); (c) reconocer el efecto de los disturbios en las

comunidades de artrópodos (Schowalter, 1994, 1995), (d) conocer la relación entre la edad del bosque y la estructura de la comunidad de artrópodos (Simandl, 1993; Schowalter, 1995), y (f) determinar el efecto de la declinación del bosque sobre las comunidades de insectos (Darveau *et al.*, 1997). Las investigaciones que se han realizado sobre el estudio del dosel han tratado de resolver una amplia gama de preguntas, pero se ha enfatizado en la comparación de la variación espacial y temporal (Lowman y Wittman, 1996)

En México, se han realizado pocos trabajos para conocer la estructura de la comunidad de artrópodos asociados a los encinos. éstos se han enfocado en conocer los insectos de importancia forestal, los cuales se mencionan a continuación.

Kinsey (1937 y 1938 en Romero, 1993) reportó para los encinares del norte y centro de la República 186 especies de himenópteros de la familia Cynipidae como causantes de la formación de agallas, entre las que destacan los géneros *Canobius*, *Cynips*, *Dischalcapsis* y *Neuroterus* por sus niveles de infestación.

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

García (1974) realizó el primer catálogo de los insectos fitófagos en México y un listado de los insectos y ácaros de las plantas forestales (1977) En este trabajo reporta 26 especies agrupadas en 16 géneros y 11 familias, de las cuales la familia Tetranychidae fue la mejor representada y la que se encontró asociada con diversas especies de *Quercus* en México

Germán y Trejo (1980) estudiaron los insectos causantes del daño foliar en 14 especies de encinos en Cahuacán, Méx. Encontraron que el daño mas frecuente es causado por la formación de agallas producidas principalmente por himenópteros de la familia Cynipidae Reportan varios tipos de agallas y distintos tipos de daños foliares, así como otros insectos menos frecuentes.

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

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

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

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

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

C. González-Cortés (en prep.) estudió el efecto del sexo de los tepozanes (*Buddleia cordata* y *B. parviflora*: Loganiaceae) sobre la estructura de las comunidades de artrópodos epífitos.

Por último Z. Cano-Santana e I. Sánchez-Gallén (datos no publ.) han estudiado la estructura de la comunidad de artrópodos epífitos asociados a *Verbesina virgata* (Compositae) en la Reserva del Pedregal de San Ángel.

En el mundo sólo se han realizado cuatro trabajos de investigación en comunidades de artrópodos epífitos del dosel de encinos. Feeny (1968, 1970) estudió cómo los cambios estacionales en la concentración de taninos y nutrientes en las hojas de encinos (*Quercus robur*) cerca de Oxford, afectan la alimentación de lepidópteros nocturnos. Encontró que los cambios en la química del follaje de los encinos pueden ser un factor importante del porque muchas especies son estacionalmente especialistas.

Frankie *et al.* (1979), por su parte, estudiaron los artrópodos del dosel con dos especies de encinos (*Quercus fusiformis* y *Q. virginia*) en una zona urbana y una natural en Austin, Texas durante 1975 dentro del campus de la Universidad de Texas

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

específica fue de 35 especies y el orden dominante fue Dictyoptera. Se registró en las dos comunidades un total 41,844 individuos de los cuales sólo dos fueron moluscos.

En el último trabajo Reynolds y Crossley (1997) determinaron el efecto de un gradiente altitudinal sobre los gremios de artrópodos del dosel de dos especies de árboles (*Acer rubrum* y *Quercus rubra*) en los bosques deciduos al este de los Montes Apalaches, tal como ya se explicó anteriormente (ver sección I.C.e.).

Por último, muchos trabajos realizados en encinos están asociados con insectos endófagos, los cuales se pueden agrupar por el órgano de la planta que atacan: madera muerta, hojas, bellotas y raíces, según se expone a continuación.

a. Madera muerta La información sobre la fauna asociada a la madera muerta puede ser obtenida generalmente por los colectores, especialmente de Coleoptera. Muchos de los primeros trabajos fueron hechos sobre troncos caídos (Graham, 1925; Savely, 1939; Farger, 1955). La mayoría de las especies colectadas son escarabajos raros de las familias Cerambycidae, Elateridae, Pselaphidae. Larkin y Elbourn (1964) estudiaron la fauna de insectos asociados a ramas muertas sobre árboles vivos de encinos y encontraron que posiblemente la riqueza faunística es menor en sitios donde la madera muerta está seca (como en los bosques de encinos) que en los sitios donde la madera muerta está húmeda (como en los bosques tropicales)

b. Hojas. El follaje de los encinos es el más importante recurso alimenticio que los árboles proveen. Gradwell (1974) describe los aspectos biológicos de los insectos fitófagos sobre el follaje de encinos. Por su parte, Moore y Francis (1990) describen los factores que afectan a los insectos herbívoros asociados a los árboles de encinos. En las hojas de los encinos se han estudiado principalmente los insectos formadores de agallas, enfocándose en describir la historia de vida y conducta alimenticia de éstos. La familia más importante por el número de especies formadoras de agallas es Cynipidae y es sobre la que más estudios se han realizado (Askew, 1961; Eady y Quinlan, 1963; Buhr, 1965, Darlington, 1968 y 1974; Rohfritsch y Shorthouse, 1982; Jones, 1983; Askew, 1984; Moorehead *et al.*, 1993). Opler (1973, 1974) ha estudiado los organismos formadores de minas en la hojas entre los que se encuentran los lepidópteros, coleópteros, himenópteros y dípteros.

c. **Bellotas y raíces.** En bellotas y raíces sólo se han realizado estudios poblacionales de los artrópodos asociados (Morris y Perring, 1974).

E. Los encinos y los encinares.

Dentro de la familia Fagaceae, el género *Quercus* es el que tiene la más amplia distribución, pues éste se extiende ampliamente en las extensas regiones templadas del hemisferio norte (Romero, 1993). Agrupa aproximadamente entre 300 y 600 especies a nivel mundial (Jones, 1986), siendo México y el norte de América Central los sitios donde este género alcanza la mayor representatividad (Muller y McVaugh, 1972). Diversos autores estiman que la diversidad de encinos en México oscila entre 125 y 250 especies. González (1993), por ejemplo, encontró que hay 213 especies de *Quercus* válidas, de las cuales 173 se citan en trabajos publicados en los últimos 38 años. Sus datos sugieren que 115 especies presentan distribución restringida a México y 40 son endémicas. En este trabajo se reporta que los estados que tienen 40 o más especies de encinos son Chiapas, Chihuahua, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí y Veracruz. Asimismo, registra que el 66% de las especies de encinos se distribuyen en cinco o menos estados.

Los encinos son plantas que presentan una alta frecuencia de hibridización. Las zonas híbridas son lugares de alta actividad tanto ecológica como evolutiva, ya que estas zonas son centros de interacción genética, además de ser un foco de biodiversidad formando nuevos hábitats para los artrópodos por las características del híbrido y por la heterogeneidad espacial y temporal que se presenta en el ambiente, que pueden ser colonizados por insectos que provengan de los hospederos parentales o de otro hospedero muy ajenos a los que dieron origen a los híbridos (Nixon, 1993).

En México los encinares se encuentran en ambientes de climas templados, aunque también se les puede encontrar en zonas calientes, semiáridas y húmedas (Rzedowski, 1978). Se encuentran distribuidos desde el nivel del mar hasta 3,500 m s.n.m., aunque la mayoría se encuentran entre los 1,500 y 3,000 m (Rzedowski, 1978). Flores *et al.* (1971) calculan que en México los encinares ocupan 5.5% de la superficie del país y los bosques pino-encino 13.7%.

Rzedowski (1978) ha revisado las características de los encinares en México. La altura de los encinares en nuestro país varía entre 5-30 m. alcanzando en ocasiones mayor altura. La continuidad del dosel de estos bosques va desde cerrado hasta muy abierto y presentan una fenología que va desde totalmente caducifolios a totalmente perennifolios y el tamaño de las hojas dominantes de nanófilas a megáfilas. Los encinos pueden formar bosques monoespecíficos pero es más frecuente que la dominancia se reparta entre varias especies del mismo género y a menudo admiten la compañía de pinos y otros árboles.

II. JUSTIFICACIÓN, OBJETIVOS E HIPÓTESIS

A pesar de la extensa área que en México ocupan los bosques de encinos y pino-encino, de la alta diversidad de especies del género *Quercus* en el país, de su alto grado de endemismo y de su amplio uso, no se ha realizado ningún trabajo en nuestro país sobre la estructura de las comunidades de artrópodos de dosel en encinos. En el mundo se han realizado pocos trabajos donde abordan el estudio de las comunidades de artrópodos asociados al dosel (i.e. Frankie *et al.*, 1979; Southwood *et al.*, 1982; Moran y Southwood, 1982 y Reynolds y Crossley, 1997), pero ninguno de ellos ha estudiado las comunidades de artrópodos de los bosques de encino y pino-encino. En México, los trabajos de Palacios-Vargas *et al.* (1998, 1999) son los únicos que han abordado el estudio de artrópodos del dosel y fueron realizados en un bosque tropical deciduo. Por lo anterior, se desconocen los factores que determinan cómo están estructuradas las comunidades de artrópodos en el dosel de encinos. Por lo que en el presente trabajo se planteó el siguiente objetivo general:

Determinar la composición y la diversidad de artrópodos del dosel de encinos del Valle de México

Asimismo, se busca cubrir los siguientes objetivos particulares:

- (a) Conocer la variación de la estructura de la comunidad de artrópodos del dosel entre especies de encinos huéspedes (variación interespecífica).
- (b) Evaluar la variación de la estructura de la comunidad de artrópodos del dosel de encinos entre localidades (variación espacial).
- (c) Determinar la variabilidad estacional en la estructura de las comunidades de artrópodos del dosel (variación temporal)
- (d) Evaluar la variación de la estructura de las comunidades de artrópodos del dosel entre individuos (variación intraespecífica)

Las hipótesis involucradas en este trabajo son las siguientes.

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

encinos. En este sentido, se espera que las diferencias entre encinos del mismo subgénero sean menores que entre encinos de distintos subgéneros (*Erythrobalamus* vs. *Leucobalamus*).

(b) Se espera que las características particulares de la localidad asociadas a las diferencias en altitud, latitud, topografía, clima y perturbación modifiquen la estructura de las comunidades de artrópodos del dosel en una misma especie de encino, encontrándose una mayor diversidad de artrópodos del dosel sobre los árboles que se encuentran en localidades con una menor altitud, menor latitud y menor grado de perturbación.

(c) Se espera que en la época de lluvia la estructura de la comunidad de artrópodos epífitos sea más compleja tanto para especies perennifolias como caducifolias por la formación de nuevo follaje y cambios estructurales creando nuevos microhábitats.

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

III. LOCALIDADES DE ESTUDIO

A. El Valle de México.

El Valle de México está localizado en la parte central del país y en el extremo meridional de la Altiplanicie Mexicana. El Valle se extiende hacia el Norte hasta alcanzar la Sierra de Pachuca y cuyos bordes laterales son las Sierras Madres Occidental y Oriental. El límite del Valle al sur del país lo define una cadena montañosa, alineada aproximadamente del W al E denominada Eje Volcánico Transversal. El Valle de tiene una superficie aproximada de 7,500 km² y su forma es ligeramente alargada en el sentido NNE-SSW. Su eje mayor es de unos 130 km, mientras que la anchura máxima alcanza cerca de 90 km. Las coordenadas geográficas correspondientes a los puntos extremos son: 19° 02' y 20° 12' N, 98° 28' y 99° 32' W (Rzedowski y Rzedowski, 1991)

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

Para el presente estudio se eligieron tres localidades: Cahuacán y Juchitepec localizadas en el Edo. de Mexico y el Parque Nacional El Chico en Hidalgo, que difieren en su grado de perturbación, composición florística así como en suelo y clima.

B. Parque Nacional El Chico, Hidalgo.

El Parque Nacional El Chico, se localiza aproximadamente a 5 km al NE de la Ciudad de Pachuca, entre las coordenadas 20°10'19" y 20°13'25" N y 98°41'51" y 98°45'28" W. El Parque se encuentra en un mosaico montañoso que se aísla de las demás

sierras, el cual presenta bordes muy cercanos al Eje Neovolcánico y a la Sierra Madre Oriental (Medina, 1980).

El clima es templado húmedo con inviernos fríos. Los vientos pueden alcanzar una velocidad de 100 km/h, la temperatura media anual varía de 10° a 14°C y las mínimas extremas van de -6° a -9°C, la precipitación total va de 600 a 1,500 mm en promedio anual (SARH, 1989).

La Sierra de Pachuca es de origen volcánico, presentando cenizas volcánicas de color oscuro de origen basáltico, andesítico y riolítico. El color superficial es negro y los subyacentes de color amarillo marrón (Cortez *et al.*, 1966). Las zonas boscosas presentan un suelo de color café con una textura areno-arcillosa (INEGI, 1992a).

El terreno es muy accidentado encontrando una gran cantidad de pendientes abruptas y barrancas. Su altitud máxima es de 3,000 m en la peña del albergue alpino de Las Ventanas, decreciendo abruptamente hacia el sur hasta 2,400 m de altitud, que es la misma que la ciudad de Pachuca; mientras que hacia el NE decrece de manera moderada hasta llegar a los límites del pueblo Mineral del Chico que se encuentra a una altitud de 2300 m (Medina, 1980; SEDUE, 1988).

Los principales tipos de vegetación son: bosque de *Abies*, bosque de *Quercus*, bosque de *Abies-Quercus*, bosque de *Pinus*, matorral de *Juniperus* y pastizal (Rzedowski y Medina, 1981). El bosque de encinos se presenta en forma de manchones, principalmente en la ladera de las sierras. Otras pequeñas concentraciones se hallan en los llanos y bajíos. La mayoría de las especies son caducifolias (INEGI, 1992a). Los encinares que se encuentran en las partes bajas, como los de Santiaguito, han sufrido disturbios humanos acelerados, debido a que el área que los sustenta es modificada para ser utilizada para actividades agrícolas, pecuarias o bien para la explotación doméstica de la madera, impidiendo el restablecimiento del bosque. Estos sitios en la mayoría de los casos son abandonados o tienen un mal uso o manejo, provocando que los terrenos se degraden y pierdan la capacidad de absorber y almacenar agua eficientemente, de tal forma lo que alguna vez fue bosque ahora son extensiones de pastizal o matorral secundario (INEGI, 1992a). El bosque de encinos estudiado dentro del parque se encuentra poco fragmentado, la alteración del bosque se debe a la tala de los árboles para utilizarlo como leña o bien para abrir espacios

para la formación de pastizales. Por su parte, los niveles de perturbación local en los sitios de colecta son altos debido a la deforestación.

C. Cahuacán. Municipio de Villa Nicolás Romero, Edo. de México.

Cahuacán se localiza al NE del Estado de México, entre los paralelos 19°33'50" y 19°42'16" N y 99°15'53" y 99°32'00" W. Al Norte colinda con el Municipio de Tepotzotlán, al Sur con Atizapán de Zaragoza e Isidro Fabela, al E con Cuautitlán Izcalli y al W con Villa del Carbón y Jiquipilco (INEGI, 1992b).

Topográficamente en este lugar dominan las laderas de sierras con pendientes irregulares y complejas que varían de 35 a 50% (INEGI, 1992b).

En Villa Nicolás Romero predomina el clima templado subhúmedo con lluvias en verano (Cw). La precipitación pluvial promedio anual es de 1,136 mm, la temperatura media es de 16°C, con máxima de 30° y mínima de 7°C, presentándose heladas de octubre a abril (INEGI, 1992b).

Los tipos de vegetación natural que quedan en la región (bosque de *Quercus* y bosque de *Abies*) se concentran en las partes altas, principalmente en dirección hacia Villa del Carbón. Además de estas especies, en sus bosques se encuentran el madroño (*Arbutus xalapensis*), el pirul (*Schinus molle*), el aile (*Alnus*) y el sauce llorón (*Salix*) (INEGI, 1992b).

Los suelos dominantes son de los tipos luvisol crómico, andosol húmico y cambisol eútrico, el suelo es delgado y se desarrolla sobre un lecho rocoso entre 10 y 50 cm de profundidad, su permeabilidad es intermedia y existe la presencia de un río permanente, "El Portezuela" (INEGI, 1992b).

El bosque de encinos de esta localidad se encuentra altamente fragmentado por la presencia de asentamientos humanos. El sitio de muestreo se ubicó en una zona altamente perturbada que une a las localidades de Tepotzotlán y Cahuacán. La mayor alteración del bosque se debió a la tala de árboles realizada hace 10 ó 15 años. Asimismo, los niveles de perturbación en el sitio de colecta fueron muy altos debido a la deforestación, el paso de carreteras, la presencia de asentamientos humanos, así como la presencia de basura doméstica.

D. Juchitepec, Edo. de México

Los datos de la localidad se revisaron en INEGI (1992b). Juchitepec se encuentra localizado a 19°05' N y 98°51' W. Se localiza en la provincia del Eje Neovolcánico que cubre la mayor parte del estado en su porción norte. La localidad está caracterizada por el predominio de rocas volcánicas cenozoicas que datan del terciario y cuaternario y su clima es templado subhúmedo con lluvias en verano (Cw) con un porcentaje de precipitación invernal menor al 5%.

Los suelos dominantes son de los tipos regosol eútrico, andosol húmico y cambisol eútrico, que están formados por material suelto con algunas cenizas volcánicas. frecuentemente son someros (entre 10 y 50 cm) y pedregosos que impiden el uso de maquinaria agrícola. Son muy ligeros, de permeabilidad media y con una alta capacidad de retención de agua: tienen una capa superficial oscura o negra, rica en materia orgánica, pero muy ácida y pobre en nutrientes. El sitio presenta ríos temporales con aguas intermitentes.

La vegetación está representada por bosque de *Pinus*, bosque de *Quercus* y bosque *Quercus-Pinus*. Otros elementos florísticos dominantes que se presentan son: *Muhlenbergia dubia*, *M. macroura* y *Stevia serrata*.

El bosque de encinos estudiado se encuentra altamente fragmentado, ya que los sitios han sido talados y utilizados como campos de cultivos o pastizales para el pastoreo de los animales. Dentro del sitio de muestreo los niveles de perturbación son muy bajos, debido principalmente a que se encuentra asentado sobre roca volcánica, lo cual impide que sea utilizado para la agricultura, además no se observaron árboles talados.

IV. SISTEMA DE ESTUDIO

Las especies seleccionadas para este estudio fueron tres especies de encinos rojos (*Erytrobalanus*: *Quercus castanea*, *Q. crassipes* y *Q. crassifolia*) y tres especies de encinos blancos (*Leucobalanus*: *Q. greggii*, *Q. laeta*, y *Q. rugosa*) cuyas características biológicas y ecológicas se encuentran en la Tabla 1. *Q. rugosa* es la especie que presenta la más amplia distribución geográfica pues se distribuye en 19 estados. También es la especie con mayor variación en la altura (5 a 30 m) y tamaño de la hoja (4-17 x 1.8-10), así como la mayor variación de distribución altitudinal (1.700-3.500 m). *Q. greggii*, por su parte, es la especie que presentó la menor distribución geográfica (4 estados), la menor variación en la altura (3 a 10 m), tamaño de hoja (3-5 x 1.5-3.5 cm) y la menor variación de distribución altitudinal (2.600-2.700 m) (Tabla 1). De acuerdo a su amplitud de distribución geográfica en la República Mexicana, en orden decreciente, la relación que guardan las seis especies estudiadas es la siguiente: *Q. rugosa* > *Q. castanea* > *Q. laeta* > *Q. crassifolia* > *Q. crassipes* > *Q. greggii* (Fig. 1). En el Valle de México todas las especies están bien representadas, excepto *Q. greggii* que sólo se ha registrado en Hidalgo (Rzedowski y Rzedowski, 1991) y Morelos (Vázquez, 1992) (Fig. 2), aunque en este trabajo también se registró en el estado de México.

El género *Quercus* es un grupo difícil de determinar debido a su gran variabilidad morfológica y a la capacidad de varias especies cercanas por producir híbridos. Las características biológicas y ecológicas de las especies de encinos utilizadas se describen a continuación. Las descripciones de las primeras cinco especies están basadas en Romero (1993), en tanto que la de *Q. greggii* está basada en Vázquez (1992).

A. *Quercus castanea* Née

Son encinos rojos de 5-15 m de alto, presentan troncos de 40 a 80 cm de diámetro a la altura del pecho, sus hojas tienen una coloración de café claro a oscuro. Presentan hojas aristadas y envés con las nervaduras conspicuamente elevadas y reticuladas. Florece de junio a julio y fructifica de agosto a diciembre. Se les encuentra a una altitud de 1,900-3,500 m. Se distribuyen en 16 estados de la República Mexicana desde Durango a Chiapas por la

Tabla 1. Comparación de las características biológicas y ecológicas de las seis especies de encinos estudiados. Datos basados en Benit y Jean (1977), Zucumbá y Martínez (1977) y Martínez (1977).

Especie	Subgénero	Altura (m)	No. de Estados	Tamaño de la hoja (cm)	Periodo de		Distribución	Altitud (m)	Vegetación
					Floración	Fructificación			
<i>Q. cavanea</i>	E	8-15	16	(2.5-15.0) x (1.3-5.0)	junio a julio	agosto a diciembre	Chiapas, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Veracruz, Nayarit, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa y Tlaxcala	1900-3500	Bosque de pino, encino, pino-encino y matorral xerófilo
<i>Q. crassifolia</i>	F	4-17	13	(4.0-16) x (3.0-10)	abril	octubre	Chiapas, Chihuahua, Durango, Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tlaxcala y Veracruz	2500-2800	Bosque de pino o pino-encino
<i>Q. crassipes</i>	E	5-15	9	(2.5-14.0) x (0.6-4.0)	mayo	septiembre a enero	Distrito Federal, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Puebla y Tlaxcala	1900-3500	Bosque de pino, encino, pino-encino, encino-cedro y matorral xerófilo
<i>Q. greggii</i>	I	5-30	4	(3.0-5.0) x (1.5-3.5)	abril	septiembre a enero	Coahuila, Hidalgo, México ² y Morelos	2600-2700	Bosque de encino y pino-encino
<i>Q. laeta</i>	I	6-10	14	(3.0-15.0) x (1.0-6.0)	mayo a junio	julio a diciembre	Aguascalientes, Coahuila, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Nuevo León, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa, Zacatecas.	2000-2300	Bosque de encino, pino-encino y matorral xerófilo
<i>Q. rugosa</i>	I.	3-10	19	(4-17.0) x (1.8-10.0)	agosto	septiembre a noviembre	Aguascalientes, Chiapas, Chihuahua, Coahuila, Colima, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Veracruz y Zacatecas.	1700-3500	Bosque de pino, encino, oyamel y matorral xerófilo

¹ = subgénero *Erythrobalanus* (encinos rojos); *Leucobalanus* (encinos blancos)

² = Colectado en Juchitepec, Méx., en este trabajo.

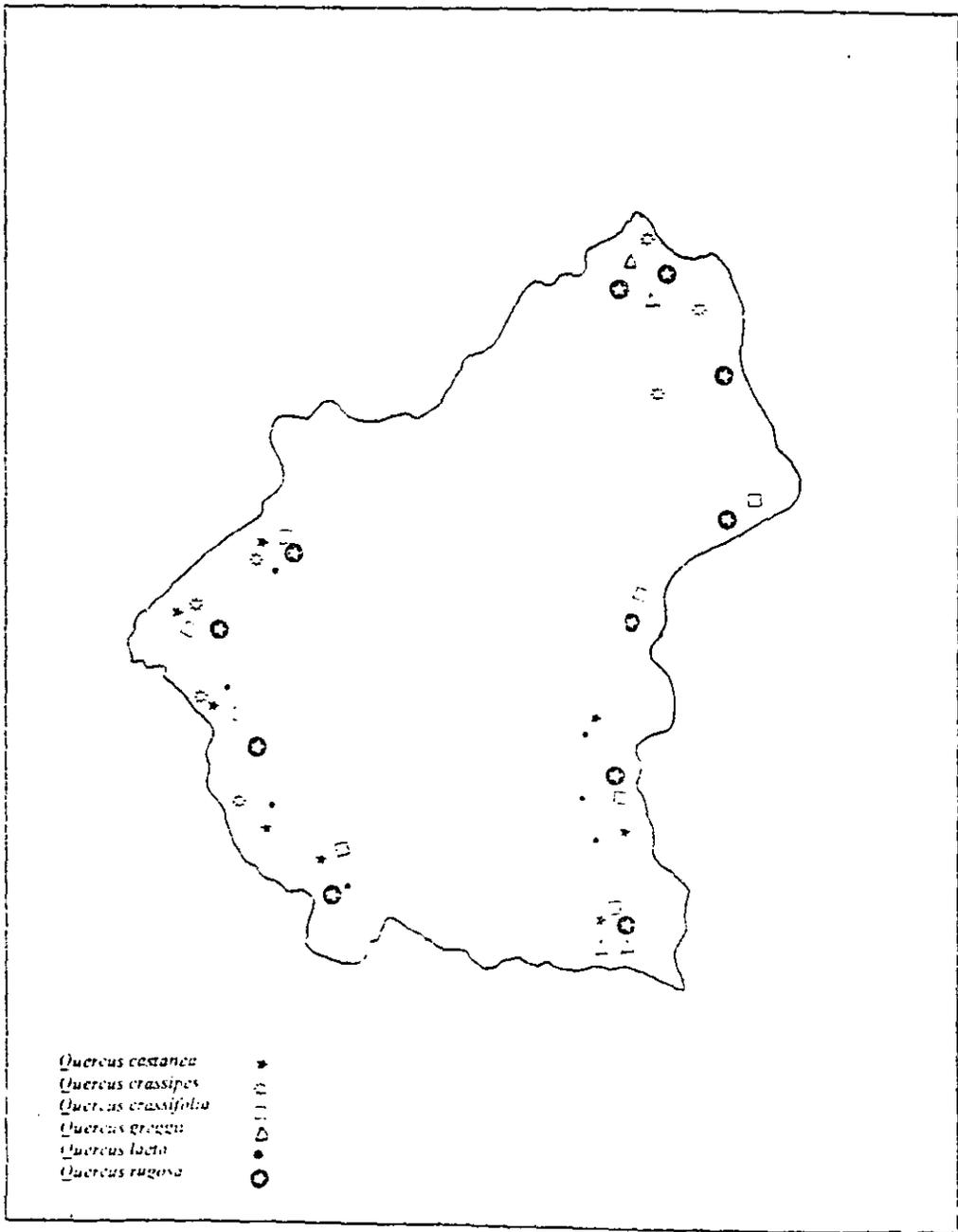


FIGURA 2. DISTRIBUCION DE SEIS ESPECIES DE ENCINOS EN EL VALLE DE MEXICO

Sierra Madre Occidental y Sierra Madre del Sur, de Michacán a Tlaxcala por el Eje Neovolcánico y en la Sierra Madre Oriental se ha registrado en Veracruz (Tabla 1; Fig. 1). Se les encuentra en bosques de *Pinus*, *Quercus* y *Pinus-Quercus*. Frecuentemente se hallan en lugares perturbados cubiertos con una vegetación de tipo matorral xerófilo, aunque también se les localiza en bosques mesófilos de montaña (Fig. 3).

B. *Quercus crassifolia* Humb. y Bonpl.

Son encinos rojos de 8-15 m de alto, con un tronco que llega a tener hasta 1 m de diámetro. Presenta hojas aristadas con el envés leñoso amarillo, anaranjado o café. La época de floración es en abril y fructifica en octubre, se distribuye entre los 2.500-2.800 m s.n.m., Se distribuye en 13 estados de la República Mexicana desde Chihuahua hasta Jalisco por la Sierra Madre Occidental, de Michoacán a Veracruz por el Eje Neovolcánico y de Jalisco a Oaxaca por la Sierra Madre del Sur (Tabla 1, Fig. 1). Se le encuentra en bosques de *Quercus*, *Quercus-Pinus*, también se le ha encontrado en zonas de regeneración después de un incendio (Fig. 4)

C. *Quercus crassipes* Humb. y Bonpl.

Son encinos rojos de 4 a 17 m de alto, con un tronco de 0.40 a 1 m de diámetro, presenta corteza de placas alargadas o color obscuro. Hojas con envés que posee pelos estrellados con sus ramas enredados entre sí, de manera que a simple vista se observan como puntuaciones. Esta especie florece en mayo y fructifica de septiembre a enero, se distribuye entre de los 1,900-3,500 m s.n.m. Se distribuye en 9 estados de la República Mexicana, principalmente en todo el Eje Neovolcánico y en Michoacán en la Sierra Madre del Sur (Tabla 1, Fig. 1) Se le encuentra en bosques de *Quercus-Pinus*, *Quercus-Cupressus*, *Quercus*, *Pinus*, matorral xerófilo, en vegetación de transición entre pastizal y bosque mixto, en bosque mesófilo de montaña y de vegetación perturbada (Fig. 5).

D. *Quercus greggii* Trel.

Encinos blancos que pueden tener 3 a 10 m de altura. Presenta hojas muy gruesas y coriáceas, con tomento lanoso amarillento en el envés, y el haz algo lustroso y pubescente

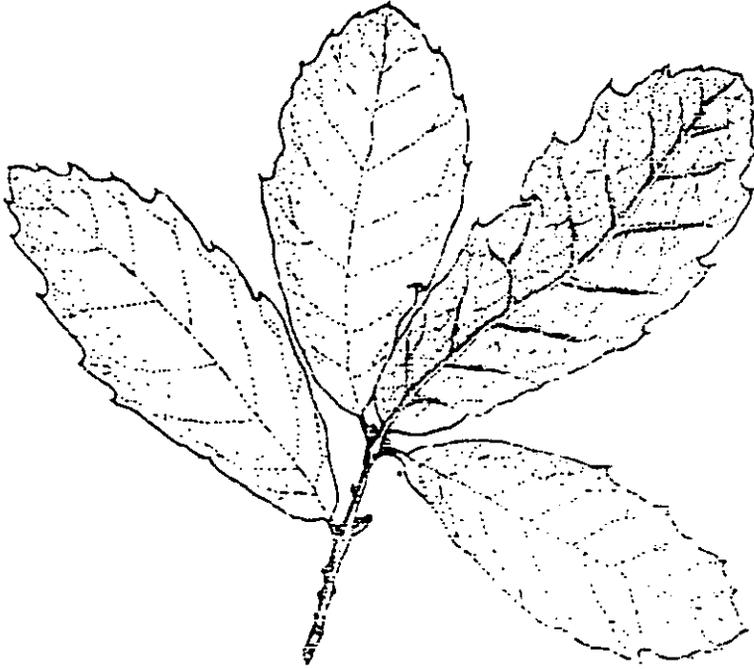


Figura 3. Morfología de la hoja de *Q. castanea*. Tomada de Romero (1993)

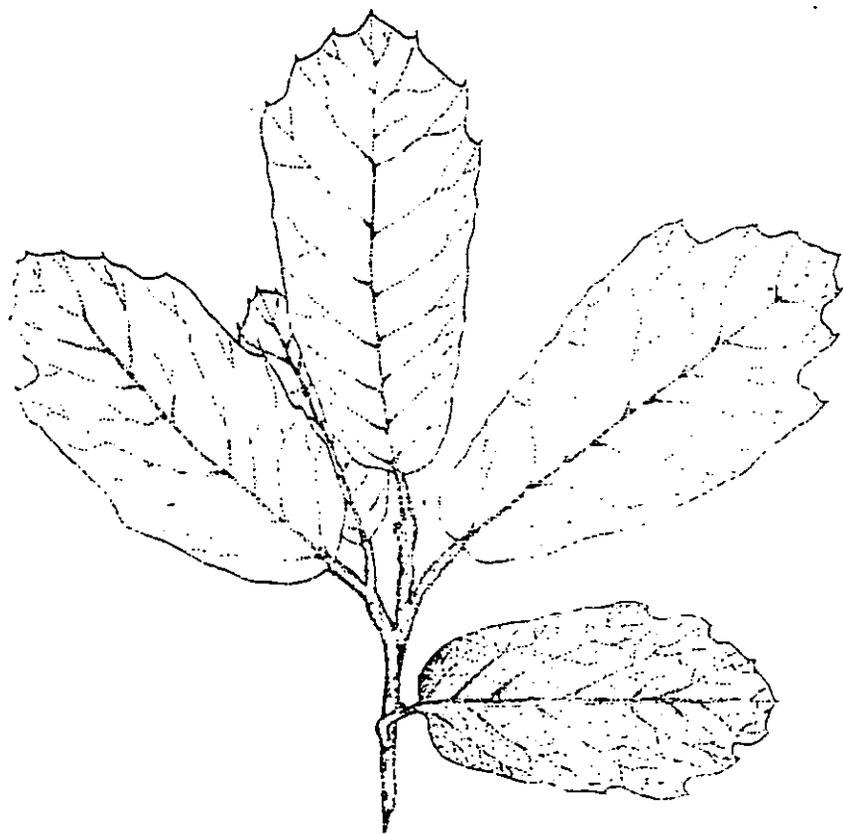


Figura 4. Morfología de la hoja de *Q. crassifolia*. Tomada de Romero (199



Figura 5. Morfología de la hoja de *Q. crassipes*. Tomada de Romero (1993)

con un color verde grisáceo. Florece en abril y su época de fructificación es de septiembre a enero. Se distribuye entre de los 2.600 a los 2,700 m s.n.m Vázquez (1992) lo ubica sólo en tres estados de la República Mexicana (Coahuila, Hidalgo y Morelos), aunque en este trabajo se encontró en Juchitepec, Méx. También, lo anterior sugiere que la distribución de *Q. greggii* aún no se conoce bien (Tabla 1; Fig. 1). Se encuentra en bosques de *Quercus* y *Pinus-Quercus* con dosel abierto (Fig. 6).

E. *Quercus laeta* Liebm.

Son encinos blancos de 6 a 10 m de alto, con un tronco que puede tener de 25 a 40 cm de diámetro. Presenta una coloración que va de café rojizo a café grisáceo. Las hojas presentan el borde mucronado y envés con pubescencia formada por pelos estrellados con las ramas extendidas y estipite corto. Fructifica de julio a diciembre, se distribuye de los 2.000 a 2.300 m s.n.m Se distribuye en 14 estados de la República Mexicana desde Durango a Jalisco por la Sierra Madre Occidental, de Michoacán al Distrito Federal por el Eje Neovolcánico y de San Luis Potosí a Veracruz por la Sierra Madre Oriental (Tabla 1, Fig. 1). Se le encuentra en bosques de *Quercus*, *Pinus-Quercus*, matorral xerófilo y encinar secundario (Fig. 7)

F. *Quercus rugosa* Née.

Son encinos blancos que alcanzan una altura de 5 a 30 m el tronco puede tener 1 m de diámetro o más. Presenta hojas coriáceas y cóncavas, los mucrones largos y envés con pelos glandulares y depósitos de mucilago. Florece en agosto y fructifica de septiembre a noviembre. Se distribuye de los 1.700 a los 3.500 m s.n.m. Se distribuye en 19 estados de la República Mexicana desde Chihuahua hasta Jalisco por la Sierra Madre Occidental, de Michoacán a Veracruz por el Eje Neovolcánico, de San Luis Potosí a Veracruz por la Sierra Madre Oriental y de Michoacán a Chiapas por la Sierra Madre del Sur (Tabla 1; Fig. 1). Se les encuentra en bosques de *Pinus-Quercus*, *Pinus*, *Quercus*, *Abies*, matorral xerófilo, encinares perturbados y cultivos agrícolas (Fig. 8).

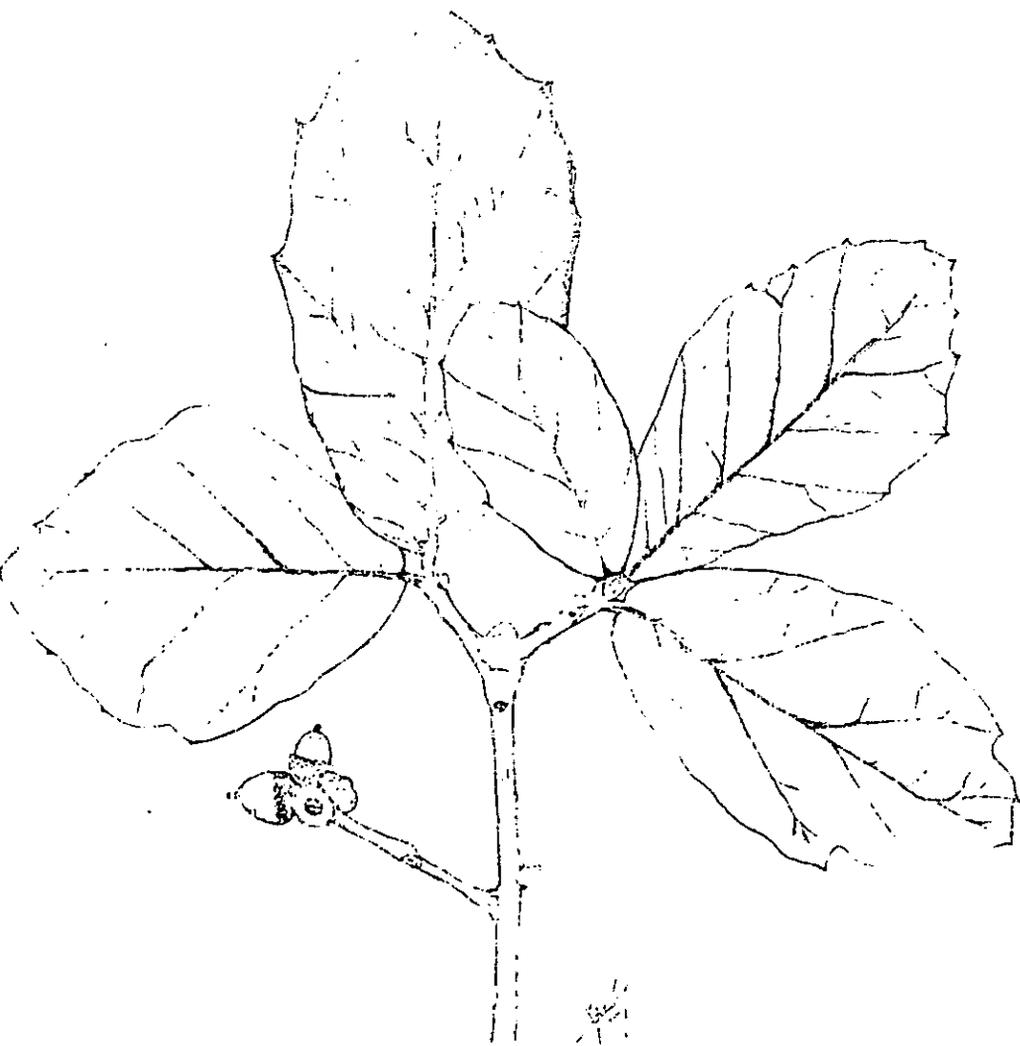


Figura 6. Morfología de la hoja de *Q. greggii*.



Figura 7. Morfología de la hoja de *Q. laeta*. Basado en Romero (1993).

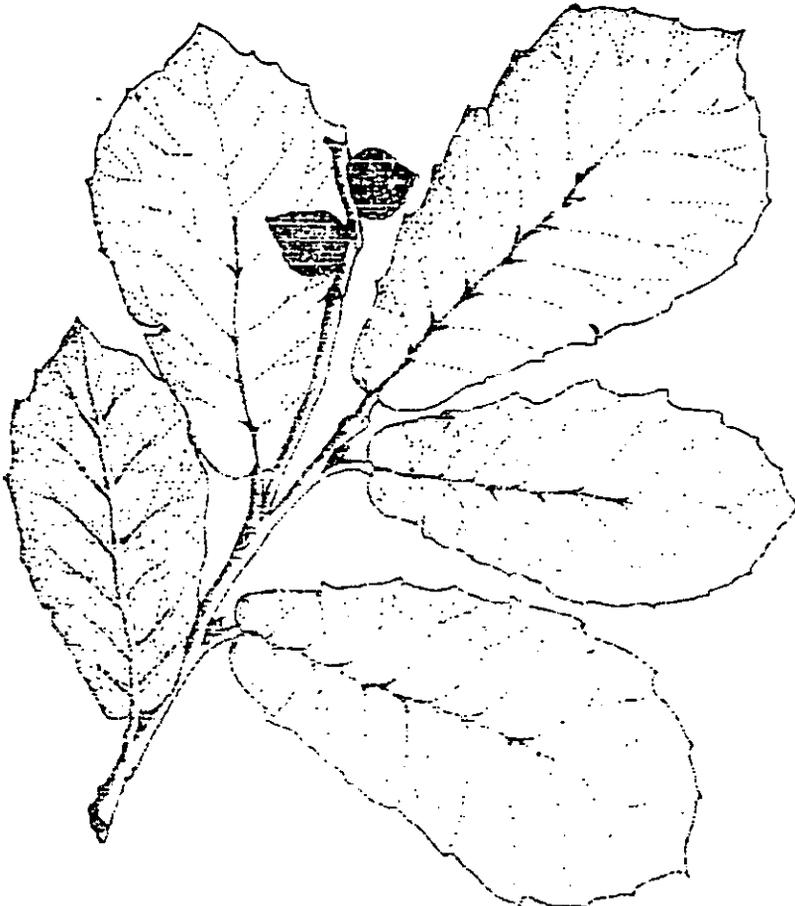


Figura 8. Morfología de la hoja de *Q. rugosa*. Basado en Romero (1993).

V. MATERIALES Y MÉTODOS

Para determinar la estructura de artrópodos epífitos del dosel de las especies de encinos seleccionadas (*Quercus castanea*, *Q. crassifolia*, *Q. crassipes*, *Q. greggii*, *Q. laeta* y *Q. rugosa*), se hicieron dos colectas estacionales [una en sequía (febrero, 1997) y otra en lluvias (agosto, 1997)] sobre tres árboles de cada especie en cada una de las tres localidades seleccionadas. *Quercus crassipes* se seleccionó en tres localidades, mientras que *Q. rugosa* se seleccionó en dos localidades (El Chico y Juchitepec). El resto de las especies sólo se seleccionaron en una localidad: *Q. crassifolia* (El Chico), *Q. castanea* y *Q. laeta* (Cahuacán) y *Q. greggii* (Juchitepec) (Tabla 2). Las colectas se hicieron aplicando AquaPy (AgrEvo, México), un insecticida de emulsión acuosa que contiene 30 g/l de piretrinas naturales sinergizadas con 150 g/l de butóxido de piperonilo. Las ventajas de este insecticida radica en no presentar actividad residual a largo plazo ya que contiene piretrinas que son biodegradables y fotolábiles, ya que se degradan con la luz ultravioleta. Se calcula que con la dosis utilizada en este trabajo sus efectos biológicos residuales pueden durar menos de 24 h. Cada árbol se fumigó utilizando 750 ml de insecticida a una concentración de 10% vol./vol. Las colectas de artrópodos se realizaron a las 4:00 h para capturar tanto organismos diurnos como nocturnos y para que el insecticida no se degradara con el sol. Los árboles seleccionados presentaron una altura entre 8 y 10.3 m así como una cobertura promedio de $1.351 \pm 50.5 \text{ m}^2$ (la cobertura oscila entre 712 y 2085 m^2) (Apéndice 1). Asimismo, el dosel de los individuos seleccionados no se traslapaba con el de ningún otro árbol. Los arbustos y herbáceas que se encontraban por debajo del dosel de los árboles seleccionados fueron eliminados para evitar la colecta de artrópodos asociados a estas especies vegetales. Antes de aplicar el insecticida se colocaban aleatoriamente bajo el dosel de los árboles 10 charolas de plástico (con un área cada una de 0.99 m^2) donde se colectaron los organismos. Los artrópodos ahí colectados fueron conservados en alcohol al 70%, excepto los organismos adultos de Lepidoptera, que fueron conservados en bolsas de papel glassine. En cada muestra los artrópodos colectados fueron separados por grupo taxonómico, morfoespecie y fueron contados en el laboratorio.

Tabla 2 Tamaños de muestra (No de árboles) para determinar el efecto de la especie (*Quercus* spp.) y la variabilidad estacional sobre la estructura de la comunidad de artrópodos epífitos.

Especie	El Chico		Cahuacán		Juchitepec	
	Lluvias secas					
<i>Q. rugosa</i>	N=3	N=3	----	----	N=3	N=3
<i>Q. crassipes</i>	N=3	N=3	N=3	N=3	N=3	N=3
<i>Q. castanea</i>	----	----	N=3	N=3	----	----
<i>Q. laeta</i>	----	----	N=3	N=3	----	----
<i>Q. crassifolia</i>	N=3	N=3	----	----	----	----
<i>Q. greggii</i>	----	----	----	----	N=3	N=3

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

La composición de artrópodos del dosel fue analizada utilizando los principales grupos por su abundancia relativa y se utilizó el grupo de otros para poner los organismos que presentaban bajas abundancias. La composición de artrópodos del dosel se comparó con pruebas de *chi* cuadrada para determinar las diferencias entre localidades, estaciones y especies

Los artrópodos colectados fueron separados a grandes grupos utilizando claves taxonómicas para organismos adultos e inmaduros (Borror y White, 1976). Con la separación de los artrópodos antes mencionados se obtuvieron las densidades de éstos por árbol individual y por especie de encino

Para determinar el efecto del individuo, de la especies de encino, de la localidad y de la temporadas sobre la densidad de artrópodos epífitos del dosel se realizaron los siguientes análisis de varianza (Andeva) anidados sobre los datos corregidos como $X^* = \log(X+1)$, por tratarse de datos discretos y por existir muchos valores de cero (Zar, 1984).

Primero se realizó un Andeva anidado para determinar el efecto del individuo, la especie y temporada sobre la densidad de artrópodos epífitos, agrupando los datos sin importar la localidad

Después, se realizaron tres Andevas anidados para determinar el efecto del individuo, la especie y la temporada sobre la densidad de artrópodos epífitos en los datos obtenidos por separado para cada localidad (Cahuacán, El Chico y Juchitepec).

Posteriormente, se realizó un Andeva anidado para determinar el efecto del individuo, el sitio y la temporada sobre la densidad de artrópodos epífitos obtenida en *Quercus crassipes* (que se estudió en las tres localidades) y *Q. rugosa* (que se estudió en El Chico y Juchitepec).

Por último, para conocer las diferencias entre celdas se aplicaron pruebas de Tukey (Zar, 1984).

Los artrópodos colectados también fueron separados a morfoespecie utilizando claves taxonómicas (Borror y White, 1976) o apoyándonos en colegas taxónomos. Como los organismos inmaduros no podían ser determinados a un nivel taxonómico más fino fueron asignados proporcionalmente a las especies representadas por los adultos de acuerdo a su abundancia relativa, a pesar de que es posible que éstas sean diferentes, con lo cual se subestimaría la riqueza específica (ver Moran y Southwood, 1982). El grupo de los ácaros y los colémbolos no fue separado a morfoespecie, porque estos grupos presentaban alta abundancia relativa y un tamaño corporal muy pequeño que para su determinación implicaba la utilización de técnicas especiales para montar a los organismos, lo cual hubiera requerido una inversión de tiempo y recursos humanos no disponibles. Algunos autores como Morse *et al.* (1988) y Basset y Kitching (1991) consideran sólo aquellos artrópodos que presentan un tamaño corporal menor a 3 mm y la mayoría de los artrópodos epífitos al dosel de los encinos presentan un tamaño menor a éste. Con los datos de abundancia de cada morfoespecie, se realizaron los siguientes análisis.

(a) Para comparar la variación entre individuos en su riqueza específica (S) en la temporada de sequía y lluvias se calculó el coeficiente de variación (CV) a partir de la siguiente fórmula:

$$CV = (d.e. / \text{promedio}) \times 100$$

donde $d.e.$ es la desviación estándar.

(b) Para determinar la bondad del muestreo se construyeron gráficas de curvas acumulativas de especies de artrópodos para cada especie de encino en cada localidad.

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

$$H' = -\sum_{i=1}^s p_i (\ln p_i)$$

donde $p_i = n_i/N$, n_i es el número de individuos de la especie i y N es el número total de individuos. Los índices de diversidad entre comunidades de artrópodos asociados a cada árbol individual (conjunto de poblaciones de diferentes especies asociados a una especie de encino en una comunidad particular) se compararon utilizando pruebas de t y utilizando el ajuste de Bonferroni para calcular el nivel de confianza correspondiente (para $n=27$ se obtuvo el valor de $\alpha=0.0018$ y para $n=9$, $\alpha=0.005$, Sokal y Rohlf, 1995).

(d) Con los datos obtenidos se obtuvo la similitud entre comunidades e infracomunidades (definida como el conjunto de poblaciones de artrópodos epifitos que coexisten en un árbol individual) utilizando el índice de similitud de Jaccard (ISJ) y el índice de similitud de Czekanowski (ISC) para cada encino y en cada localidad utilizando las siguientes ecuaciones (Southwood, 1978).

$$ISJ = \frac{C}{A + B - C} \times 100$$

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

$$ISC = \frac{\sum_{i=1}^s (2m_i)}{\sum_{i=1}^s (a_i + b_i)}$$

donde a_i es la abundancia de la especie i en la comunidad A, b_i es la abundancia de la especie i en la comunidad B, m_i es el valor mínimo para la especie i (de tal manera que puede ser a_i o b_i dependiendo cuál parámetro tenga el valor más pequeño), y S es la riqueza específica acumulada de las dos comunidades

Se hizo un análisis de Cluster para obtener un dendrograma por infracomunidad y conocer la similitud taxonómica entre la fauna de artrópodos asociados al dosel de encinos.

(e) Por último, se realizaron correlaciones entre la riqueza específica (sin tomar en cuenta ácaros y colémbolos) y características biológicas y ecológicas de las especies de encino como son: (i) tamaño máximo de la hoja (T_i , largo máximo por ancho máximo), (ii) amplitud de distribución altitudinal (A_i), (iii) número de tipos de vegetación con los que se encuentra asociada (V_i), (iv) número de estados en los que se distribuye (E_i), y (v) índice de heterogeneidad (IH) calculado como:

$$IH_i = (T_i / T_{max}) \times (A_i / A_{max}) \times (V_i / V_{max}) \times (E_i / E_{max})$$

donde T_{max} , A_{max} , V_{max} y E_{max} son los valores máximos registrados en las seis especies de encinos estudiadas.

VI. RESULTADOS

A Variación de la densidad de artrópodos epífitos del dosel

a. *Variación entre árboles individuales y entre encinos rojos y blancos.* Las densidades de artrópodos epífitos en la época de sequía variaron entre 10.8 ± 6.2 ind./m² registrado en el individuo tres de *Q. crassipes* de Cahuacán (CA) a 211.2 ± 39.7 ind./m² encontrado en el individuo uno de *Q. greggii* de Juchitepec (JU) (Tabla 3). La mayor variación en la densidad entre árboles individuales de la misma especie se presentó en *Q. crassipes* de CA, donde el individuo dos presentó seis veces más densidad (61.9 ± 19.5 ind./m²) que el individuo tres (10.8 ± 6.2 ind./m²). Asimismo, el individuo tres de *Q. greggii* de JU tuvo una densidad cuatro veces más baja (57.0 ± 6.7 ind./m²) que el individuo uno de esta especie (211.2 ± 39.7 ind./m²). En contraste, las especies que presentaron una menor variación entre individuos fueron *Q. rugosa* de JU y *Q. laeta* de CA (Tabla 3)

En la época de lluvias el individuo tres de *Q. rugosa* de El Chico (CH) presentó la más baja densidad de artrópodos (43.2 ± 6.3 ind./m²), en tanto que el individuo uno de *Q. greggii* de JU tuvo la densidad de artrópodos más alta (1254.0 ± 263.7 ind./m²) (Tabla 3). La mayor variación de densidades de artrópodos entre individuos en esta temporada se presentó en *Q. crassipes* del CH, donde el individuo uno sostuvo cuatro veces más artrópodos que el individuo dos (uno: 150.3 ± 15.7 ind./m²; dos: 604.1 ± 58.7 ind./m²). Asimismo, el individuo uno de *Q. rugosa* del CH (131.6 ± 39.1 ind./m²) soportó tres veces más densidades de artrópodos que el individuo tres (43.2 ± 6.3 ind./m²). En contraste, las especies que presentaron densidades muy parecidas entre individuos fueron *Q. crassipes* de JU, *Q. crassifolia* del CH y *Q. laeta* de CA (Tabla 3).

Las densidades de artrópodos epífitos del dosel no muestran diferencias entre encinos blancos o rojos en ninguna temporada cuando se analizan sin tomar en cuenta la localidad (Tabla 4.) Esto se corrobora al analizar los datos por localidad. En CA no se encontraron diferencias entre tipos de encinos, al igual que en JU en la temporada de lluvias, asimismo, mientras que en CH los encinos rojos (*Q. castanea*, *Q. crassifolia*), presentaron mayor densidad de artrópodos epífitos (DAE) que el encino blanco (*Q. rugosa*), en JU en

Tabla 3. Densidad (ind./m²±e.e.) de artrópodos epífitos del dosel de encinos de tres localidades en el Valle de México, en colectas realizadas en la temporada de lluvias (agosto, 1997) y sequía (febrero, 1997). Los datos en negritas indican los valores más bajos y más altos en lluvias y sequía, para todas las especies.

		EL CHICO		JUCHITEPEC		CAHUACAN	
		<i>Quercus crassipes</i>					
individuo	n	sequía	lluvias	sequía	lluvias	sequía	lluvias
1	10	77.6±12.6	604.1±58.7	24.6±4.5	409.6±133.6	27.6±7.1	380.2±123.1
2	10	69.8±15.1	150.3±15.7	64.8±13.0	453.8±85.3	61.9±19.5	407.7±122.0
3	10	35.4±8.4	313.4±39.1	43.2±10.3	314.3±80.1	10.8±6.2	365.4±93.1
global	30	60.9±7.3	355.9±41.9	44.2±6.3	392.6±58.1	33.4±7.9	384.4±63.4
		<i>Q. rugosa</i>				<i>Q. castanea</i>	
individuo	n	sequía	lluvias	sequía	lluvias	sequía	lluvias
1	10	23.6±6.9	131.6±20.8	70.7±11.0	481.3±136.4	48.1±12.9	253.4±39.6
2	10	12.8±2.1	53.1±12.3	52.1±19.6	393.9±41.7	20.6±7.4	310.4±89.9
3	10	24.6±3.9	43.2±6.3	76.6±21.8	136.5±15.8	25.5±4.9	418.5±99.9
global	30	20.3±2.8	76.0±10.9	66.5±10.3	337.3±53.6	31.4±5.5	327.4±46.8
		<i>Q. crassifolia</i>		<i>Q. greggii</i>		<i>Q. laeta</i>	
individuo	n	sequía	lluvias	sequía	lluvias	sequía	lluvias
1	10	19.7±5.9	141.5±20.3	211.2±39.7	1254±263.7	19.7±4.1	365.4±108.2
2	10	20.6±6.3	177.8±38.6	65.8±25.7	877±96.9	37.3±9.2	271.1±99.9
3	10	45.2±8.3	122.8±24.6	57.0±6.7	1106±150.8	21.4±6.2	201.4±139.1
global	30	28.5±4.4	147.4±16.6	111.3±20.2	1079±120.1	26.1±4.1	279.3±66.3

Tabla 4. Densidad de artrópodos epífitos (No./m²±e.e.) en seis especies de encinos y dos temporadas en tres localidades del Valle de México. Letras diferentes denotan diferencias significativas con P<0.05 (Prueba de Tukey).

Especie	Subgénero	Temporada	N	Densidad (No./m ² ± e.e.)	
<i>Q. greggii</i>	L	lluvias	30	1079±120.1	a
<i>Q. crassipes</i>	E	lluvias	90	377.6±58.1	b
<i>Q. castanea</i>	E	lluvias	30	327.4±46.8	bc
<i>Q. laeta</i>	L	lluvias	30	279.3±66.3	cd
<i>Q. rugosa</i>	L	lluvias	60	206.6±53.6	d
<i>Q. crassifolia</i>	E	lluvias	30	147.4±16.6	cd
<i>Q. greggii</i>	L	sequia	30	111.3±20.2	cd
<i>Q. crassipes</i>	E	sequia	90	46.2±7.3	e
<i>Q. rugosa</i>	L	sequia	60	43.4±10.3	e
<i>Q. castanea</i>	E	sequia	30	31.4±5.5	e
<i>Q. crassifolia</i>	E	sequia	30	28.5±4.4	e
<i>Q. laeta</i>	L	sequia	30	26.1±4.1	e

L = *Leucobalanus*. E = *Erythrobalanus*

sequia los encinos blancos (*Q. greggii* y *Q. rugosa*) presentaron mayores DAE que el encino rojo (*Q. crassipes*).

b. Variación entre especies de encinos y temporadas. Se encontró un efecto del individuo, de la especie de encinos, de la temporada y de la interacción especie × temporada sobre la (DAE) (Tabla 8). Las mayores densidades de artrópodos epífitos se presentaron durante la temporada de lluvias, siendo *Quercus greggii* (1079 ± 120.1 ind./ m²) la especie que presentó las mayores densidades, seguida de *Q. crassipes* (392.6 ± 58.1 ind./ m²) y las menores se registraron en *Q. crassifolia* (147.4 ± 16.6 ind./ m²) (Tabla 6.3). En la temporada de sequia las mayores DAE las presentó *Q. greggii* (111.3 ± 20.2 ind./ m²) y las menores *Q. laevis* (26.1 ± 4.1 ind./ m²).

Con los datos obtenidos con los encinos de Cahuacán se encontró un efecto significativo del individuo y de la temporada, pero no de la especie ni de la interacción especie × temporada sobre la DAE (Tabla 9). En la temporada de lluvias las DAE fueron en promedio diez veces más alta que en sequia (Tabla 5).

El Chico registró un efecto significativo del individuo, de la especie de encino, la temporada de colecta y la interacción especie × temporada sobre las DAE (Tabla 10). Con la prueba de Tukey se encontró que la especie con mayor DAE fue *Q. crassipes* (355.9 ± 41.9 ind./ m²). Tanto en sequia como en lluvias la DAE varió en el orden siguiente: *Q. crassipes* > *Q. crassifolia* > *Q. rugosa*. En la temporada de lluvias estas especies presentaron 5.8, 5.2 y 3.8 veces más DAE que en la temporada de sequia, respectivamente (Tabla 6).

En Juchitepec se encontró un efecto significativo de la especie de encino, de la temporada y de la interacción especie × temporada sobre las DAE (Tabla 11). En la temporada de lluvias las tres especies de encinos seleccionadas en la localidad (*Q. greggii*, *Q. crassipes*, *Q. rugosa*) no difirieron en su DAE; sin embargo, en la temporada de sequia *Q. greggii* y *Q. rugosa* presentaron mayor densidad de AE que *Q. crassipes*. En lluvias estas especies presentaron en promedio 7.5 veces más DAE que en sequia (Tabla 7).

c. Variación entre localidades. Se encontró un efecto significativo del sitio y de la temporada sobre la DAE asociados a *Q. crassipes*, pero no de la interacción sitio × temporada (Tabla 12). En la temporada de lluvias *Q. crassipes* presentó la mayor densidad de artrópodos en JU (392.6 ± 58.1 ind./ m²) y la menor en el CH (355.9 ± 41.9 ind./ m²).

Tabla 8. Análisis de varianza anidado para determinar el efecto del individuo, especie, temporada y la interacción sobre las densidades de artrópodos epífitos asociados a seis especies de encinos en el Valle de México.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	P
Individuo	10.392	24	0.4330	4.2617	<0.0001
Especie (E)	16.335	5	3.2670	32.1528	<0.0001
Temporada (T)	65.0558	1	65.0558	640.2648	<0.0001
E x T	3.0765	5	0.6153	6.0556	<0.0001
Error	94.8593	504	0.1882		

Tabla 9. Análisis de varianza anidado para determinar el efecto del individuo, especie, temporada y la interacción sobre las densidades de artrópodos epífitos asociados a tres especies de encinos (*Q. crassipes*, *Q. castanea* y *Q. laeta*) en Cahuacán, México.

ns = no significativo con $P < 0.05$

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	P
Individuo	3.7464	12	0.3122	2.8702	<0.001
Especie (E)	0.6116	2	0.3058	2.8115	ns
Temporada (T)	33.4672	1	33.4672	307.6989	<0.0001
E x T	0.38	2	0.1900	1.7473	ns
Error	38.2052	162	0.2358		

Tabla 5. Densidad de artrópodos epífitos (No./m² ± e.e.) en tres especies de encinos de Cahuacán, Méx. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (Prueba de Tukey).

Especie	Temporada	Densidad (No./m ² ± e.e.)
<i>Q. crassipes</i>	lluvias	384.4±63.4 a
<i>Q. castanea</i>	lluvias	327.4±46.8 a
<i>Q. laeta</i>	lluvias	279.3±66.3 a
<i>Q. castanea</i>	sequia	33.4±7.9 b
<i>Q. crassipes</i>	sequia	31.4±5.5 b
<i>Q. laeta</i>	sequia	26.1±4.1 b

Tabla 10. Análisis de varianza anidado para determinar el efecto del individuo, especie temporada y la interacción sobre las densidades de artrópodos epífitos asociados a tres especies de encinos (*Q. crassipes*, *Q. greggii* y *Q. rugosa*) en El Chico, Hidalgo.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	P
Individuo	4.3668	12	0.3639	5.8346	<0.0001
Especie (E)	7.424	2	3.7120	59.5089	<0.0001
Temporada (T)	14.9341	1	14.9341	239.4183	<0.0001
E x T	0.8042	2	0.4021	6.4468	<0.005
Error	27.5291	162	0.1699		

Tabla 6. Densidad de artrópodos epífitos (No./m² ± e.e.) en tres especies de encinos de El Chico, Hidalgo. Letras diferentes denotan diferencias significativas con P < 0.05 (Prueba de Tukey).

Especie	Temporada	Densidad (No./m ² ± e.e.)	
<i>Q. crassipes</i>	lluvias	355.9 ± 41.9	a
<i>Q. crassifolia</i>	lluvias	147.4 ± 16.6	b
<i>Q. rugosa</i>	lluvias	76.0 ± 10.9	c
<i>Q. crassipes</i>	sequia	60.9 ± 7.3	c
<i>Q. crassifolia</i>	sequia	28.5 ± 4.4	d
<i>Q. rugosa</i>	sequia	20.3 ± 2.8	e

Tabla 11. Análisis de varianza anidado para determinar el efecto del individuo, especie temporada y la interacción sobre las densidades de artrópodos epífitos asociados a tres especies de encinos (*Q. crassipes*, *Q. greggii* y *Q. rugosa*) en Juchitepec, México.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	P
Individuo	5.316	12	0.4430	5.9685	<0.0001
Especie (E)	3.9952	2	1.9976	26.9109	<0.0001
Temporada (T)	30.3601	1	30.3601	409.0078	<0.0001
E x T	0.668	2	0.334	4.4993	<0.01
Error	40.3393	162	0.2490		

Tabla 7. Densidad de artrópodos epífitos (No./m²±e.e.) en tres especies de encinos de Juchitepec, Méx. Letras diferentes denotan diferencias significativas con P< 0.05 (Prueba de Tukey).

Especie	Temporada	Densidad (No./m ² ± e.e.)	
<i>Q. greggii</i>	lluvias	1079±120.1	a
<i>Q. crassipes</i>	lluvias	392.6±58.1	a
<i>Q. rugosa</i>	lluvias	337.3±53.6	a
<i>Q. greggii</i>	sequia	111.3±20.2	b
<i>Q. rugosa</i>	sequia	66.5±10.3	b
<i>Q. crassipes</i>	sequia	44.2±6.3	c

Tabla 12. Análisis de varianza anidado para determinar el efecto del individuo, sitio, temporada y la interacción sobre la densidad de artrópodos epífitos asociados a *Quercus crassipes* en tres localidades del Valle de México. ns = diferencias no significativas con P = 0.05

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	P
Individuo	4.5048	12	0.3754	4.6243	<0.0001
Sitio (S)	0.8014	2	0.4007	4.9371	<0.01
Temporada (T)	31.4701	1	31.4701	387.7003	<0.0001
S x T	0.4044	2	0.2022	2.4911	ns
Error	37.1807	162	0.2295		

encontrándose diferencias entre ambas localidades (Tabla 13). Sin embargo, la DAE asociada a esta especie de encino en JU no difirió de la encontrada en el CH y CA. En la temporada de sequía no se encontraron diferencias entre localidades en la DAE asociada a *Q. crassipes*.

Se encontró un efecto significativo del sitio, la temporada y de la interacción sitio × temporada sobre las DAE en *Q. rugosa* (Tabla 14). En JU, *Q. rugosa* presentó 5 y 3.8 veces más DAE que en el CH, en lluvias y sequía respectivamente (Tabla 15).

B. Composición y abundancia relativa de la comunidad.

Veinte grupos de artrópodos viven en el dosel de los encinos estudiados: ácaros, arañas, coleópteros, colémbolos, dermápteros, dípteros, hemipteros, homópteros, himenópteros, isópteros, lepidópteros, mecópteros, neurópteros, opiliones, ortópteros, seudoescorpiones, psicópteros, quilópodos, tisanópteros y tricópteros. En general, la composición de artrópodos epífitos de dosel fue muy diferente entre temporadas y entre especies de encinos. Los grupos más importantes por sus densidades fueron los colembolos y los ácaros en la temporada de lluvias, y los ácaros, los colémbolos, los himenópteros y los homópteros durante la temporada de sequía (Figs. 9, 10 y 11).

Los colémbolos y los coleópteros redujeron su abundancia relativa durante la temporada de sequía, mientras que los himenópteros incrementaron su abundancia relativa en esta temporada. Los lepidópteros fueron un grupo muy importante en el CH en ambas temporadas, lo cual no ocurrió en la localidad de CA y JU. Los psicópteros fueron importantes en CA y JU durante la temporada de lluvias, pero en la localidad del CH no se registraron. Los homópteros, en general, fueron un grupo importante en ambas temporadas en las tres localidades, excepto en *Q. greggii* y *Q. crassipes* de JU durante la temporada de sequía. Los dípteros constituyeron siempre un grupo importante en ambas temporadas en las tres localidades.

En general, hubo diferencias estacionales en la composición de artrópodos en todas las localidades. Por ejemplo, en la localidad de CA los principales grupos para *Q. laeta* durante la temporada de lluvias por su abundancia relativa fueron: los colembolos (37%), los ácaros (31%), los psicópteros (8%) y los homópteros (7%), mientras que en sequía los

Tabla 13. Densidad de artrópodos epífitos (No./m²±e.e.) sobre *Quercus crassipes* en el Valle de México. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (Prueba de Tukey).

Sitio	Temporada	Densidad ± e.e.	
Juchitepec	lluvias	392.6±58.1	a
Cahuacán	lluvias	384.4±63.4	ab
El Chico	lluvias	355.9±41.9	b
El Chico	secas	60.9±7.3	c
Juchitepec	secas	44.2±6.3	c
Cahuacán	secas	33.4±7.9	c

Tabla 14. Análisis de varianza anidado para determinar el efecto del individuo, sitio, temporada y la interacción sobre la densidad de artrópodos epífitos asociados a *Quercus rugosa* en dos localidades del Valle de México.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	P
Individuo	2.8992	8	0.3624	5.3187	<0.0001
Sitio (S)	6.6877	1	6.6877	98.1459	<0.0001
Temporada (T)	8.3814	1	8.3814	123.0009	<0.0001
S x T	0.5288	1	0.5288	7.7609	<0.01
Error	18.4971	108	0.1713		

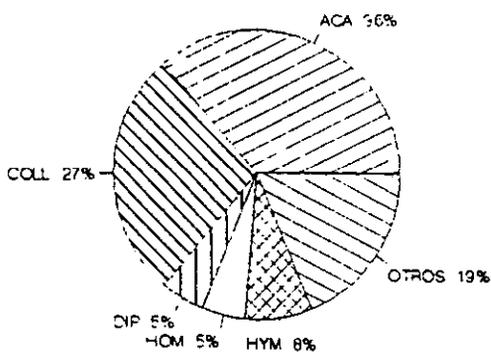
Tabla 15. Densidad de artrópodos epífitos (No./m²±e.e.) sobre *Quercus rugosa* en dos localidades del Valle de México. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (Prueba de Tukey).

Sitio	Temporada	Densidad ± e.e.	
Juchitepec	lluvias	337.3±53.6	a
El Chico	lluvias	76.0±10.9	b
Juchitepec	sequia	66.5±10.3	b
El Chico	sequia	20.3±2.8	c

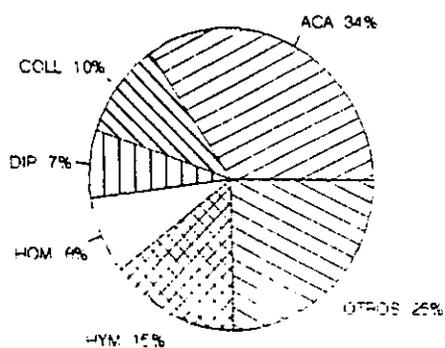
CAHUACÁN

SECAS

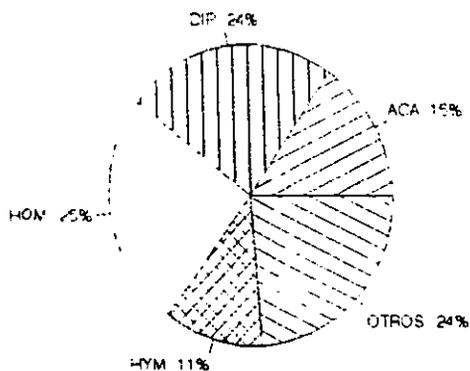
Quercus crassipes



Quercus castanea

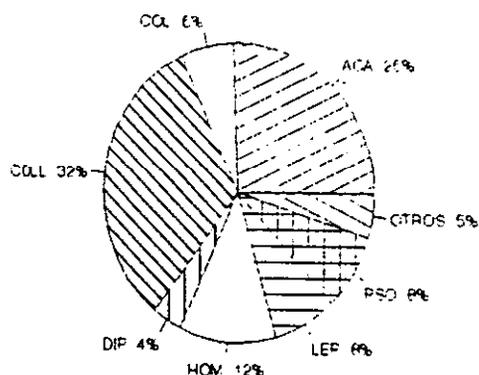


Quercus laeta

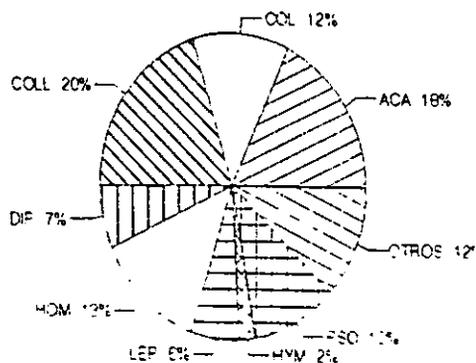


LLUVIAS

Quercus crassipes



Quercus castanea



Quercus laeta

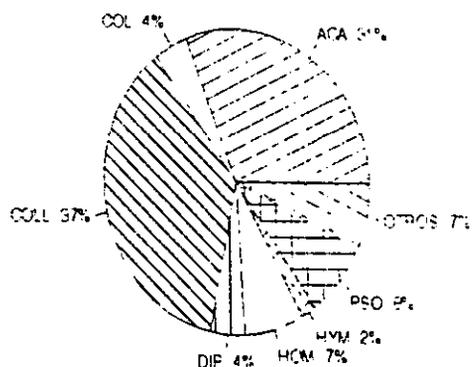


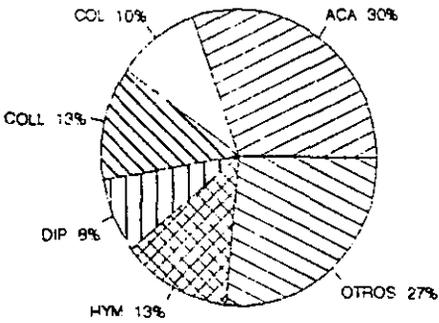
Figura 9. Comparación de la abundancia relativa de artrópodos epífitos entre especies y dos temporadas en Cahuacán, Edo. de México.

ACA= ácaros, COL= coleópteros, COLL= colémbolos, DIP= dípteros, HOM= homópteros, HYM= himenópteros, PSO= psicópteros y OTROS

JUCHITEPEC

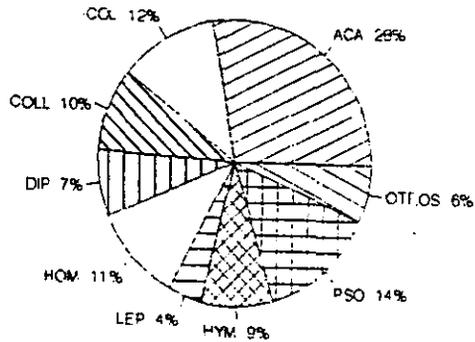
SECAS

Quercus crassipes

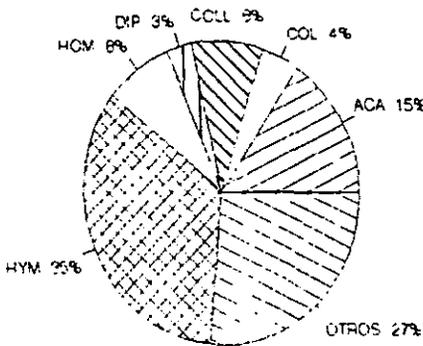


LLUVIAS

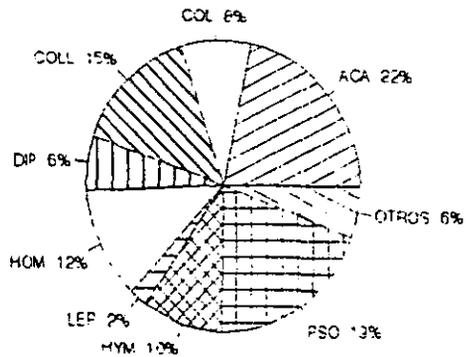
Quercus crassipes



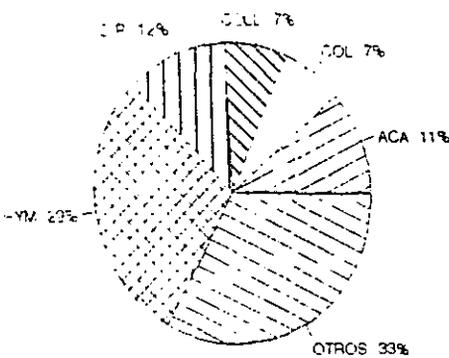
Quercus rugosa



Quercus rugosa



Quercus greggii



Quercus greggii

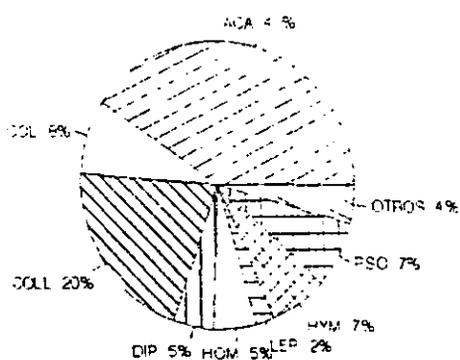


Figura 10. Comparación de la abundancia relativa de artrópodos epífitos entre especies y dos temporadas en Juchitepec, Edo. de México.

ACA= ácaros, COL= coleópteros, COLL= colémbolos, DIP= dípteros, HOM= homópteros, HYM= himenópteros, PSO= psicópteros y OTROS

EL CHICO

SECAS

LLUVIAS

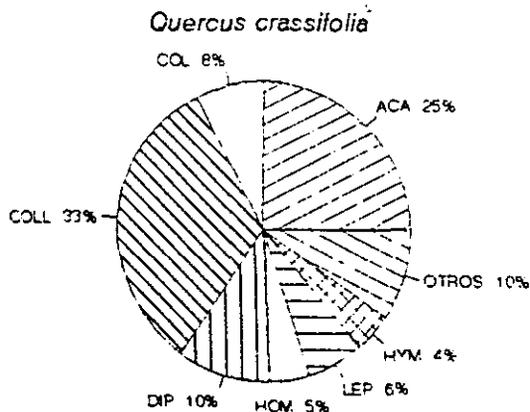
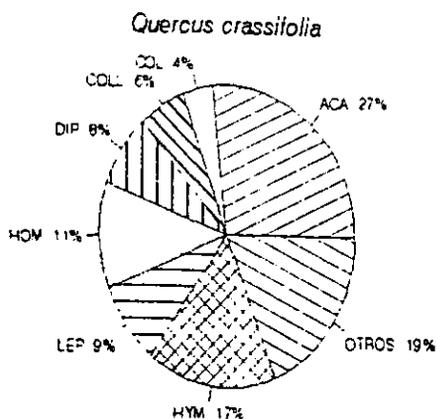
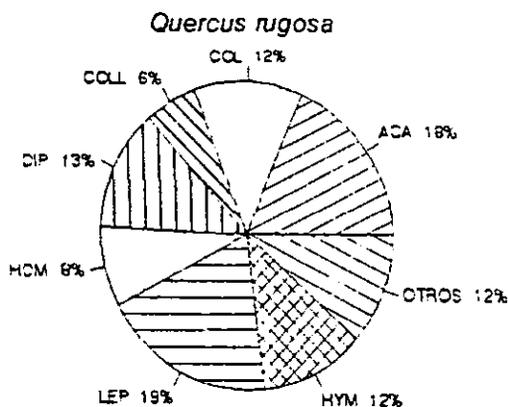
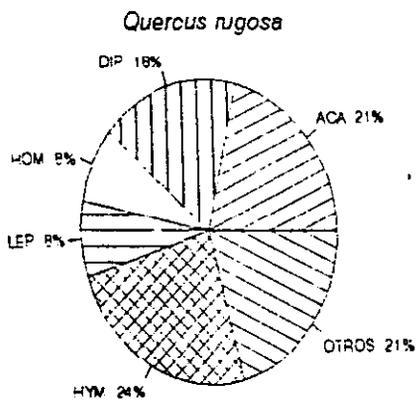
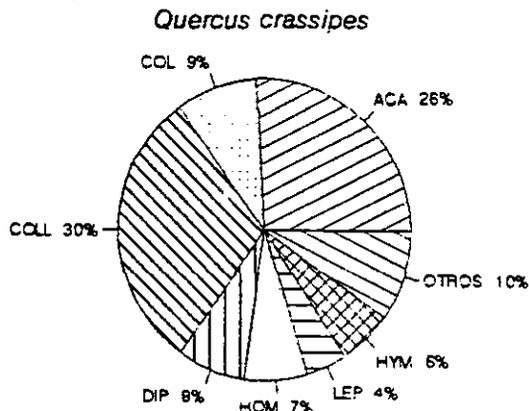
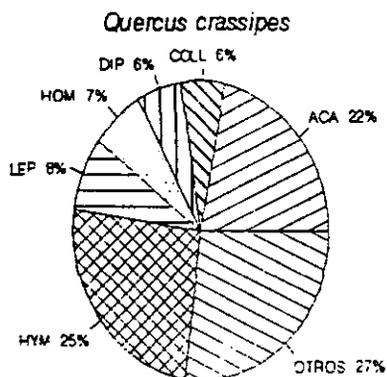


Figura 11. Comparación de la abundancia relativa de artrópodos epifitos entre especies y dos temporadas en el Chico, Hidalgo.

ACA= ácaros, COL= coleópteros, COLL= colémbolos, DIP= dípteros, HOM= homópteros, HYM= himenópteros, PSO= psicópteros y OTROS

grupos mejor representados fueron los homópteros (25%), los dípteros (24%), los ácaros (15%) y los himenópteros (11%) (Figura 9). En el CH, por su parte, los grupos dominantes en *Q. crassifolia* durante la temporada de lluvias fueron: los colémbolos (33%), los ácaros (25%) y los dípteros (10%). en la temporada de sequía los grupos más abundantes fueron los ácaros (27%), los himenópteros (17%) y los homópteros (11%) (Figura 10). En la localidad de JU en *Q. greggii* los grupos que presentaron la mayor abundancia relativa durante la temporada de lluvias fueron: los ácaros (40%), los colémbolos (20%), los coleópteros (8%). por otro lado, los himenópteros (29%), los dípteros (12%) y los ácaros (11%) fueron los grupos más importantes para la temporada de sequía (Figura 11).

Se encontraron diferencias significativas en la composición de artrópodos epífitos del dosel entre temporadas para todas las especies de encinos y para todos los sitios, con excepción de *Q. rugosa* de el CH, donde la composición de la comunidad de artrópodos fue la misma entre ambas temporadas (Tabla 16).

Por otro lado, tanto en *Q. crassipes* como en *Q. rugosa* se encontraron diferencias significativas en la composición de artrópodos del dosel durante la temporada de lluvias, hecho que no ocurrió durante la temporada de sequía (Tabla 17).

Por último, durante la temporada de lluvias se presentaron diferencias significativas en la composición de artrópodos del dosel entre especies de la misma localidad, hecho que no ocurrió con los datos de la temporada de sequía (Tabla 18)

Sin tomar en cuenta al grupo de los ácaros y los colembolos se realizó la determinación a morfoespecie. Los grupos de artrópodos que registraron el mayor número de especies permanentes en ambas temporadas fueron: tisanópteros (40%), himenópteros (13.5%), homópteros (9.3%), coleópteros (9.2%), ortópteros (7.7%), lepidópteros (6.7%), psocópteros (6.3%), hemipteros (5.6%), dípteros (4.7%) y arañas (2.8%) Los grupos restantes no presentaron especies con permanencia en ambas temporadas.

C. Diversidad y riqueza específica.

a. *Variación entre temporadas.* En general, los índices de diversidad de Shannon (H') y los valores de riqueza específica (S) fueron más bajos en sequía que durante la temporada de lluvias. De la temporada de sequía a la de lluvias los valores de S se incrementaron desde 1.9

Tabla 16. Pruebas de *chi* cuadrada para comparar la composición de artrópodos del dosel entre temporadas para cada especie de encino en las tres localidades del Valle de México.

especie		χ^2	<i>p</i>
Juchitepec			
<i>Q. greggii</i>	lluvias vs. sequía	222.54	<0.001
<i>Q. rugosa</i>	lluvias vs. sequía	65.37	<0.001
<i>Q. crassipes</i>	lluvias vs. sequía	30.5	<0.001
Cahuacán			
<i>Q. crassipes</i>	lluvias vs. sequía	43.60	<0.001
<i>Q. castanea</i>	lluvias vs. sequía	29.86	<0.001
<i>Q. laeta</i>	lluvias vs. sequía	52.76	<0.001
El Chico			
<i>Q. crassifolia</i>	lluvias vs. sequía	17.88	<0.05
<i>Q. crassipes</i>	lluvias vs. sequía	49.22	<0.001
<i>Q. rugosa</i>	lluvias vs. sequía	5.33	ns

Tabla 17. Pruebas de *chi* cuadrada para comparar la composición de artrópodos del dosel de *Q. crassipes* y *Q. rugosa* entre localidades por temporada en el Valle de México. JU= Juchitepec, CH= El Chico, CA= Cahuacán.

especie	temporada	localidad	χ^2	<i>P</i>
<i>Q. crassipes</i>	lluvias	JU vs. CH vs CA	157.54	<0.001
	sequia	JU vs. CH vs CA	21.63	ns
<i>Q. rugosa</i>	lluvias	JU vs CH	57.64	<0.001
	sequia	JU vs. CH	13.83	ns

Tabla 18. Pruebas de χ^2 cuadrada para comparar la composición de artrópodos del dosel entre especies de encino en dos temporadas en tres localidades del Valle de México.

temporada	especie	χ^2	<i>p</i>
Juchitepec			
lluvias	Q. crassipes vs. Q. rugosa vs. Q. greggii	129.82	<0.001
sequia	Q. crassipes vs. Q. rugosa vs. Q. greggii	24.33	ns
Cahuacán			
lluvias	Q. crassipes vs. Q. castanea vs. Q. laeta	98.94	<0.001
sequia	Q. crassipes vs. Q. castanea vs. Q. laeta	6.7	ns
El Chico			
lluvias	Q. crassipes vs. Q. crassifolia vs. Q. rugosa	88.37	<0.001
sequia	Q. crassipes vs. Q. crassifolia vs. Q. rugosa	18.88	ns

veces, en *Q. crassifolia* de el CH, a 6.9 veces, en *Q. castanea* de CA (Tabla 19). En la localidad de CA los valores de H' tuvieron un incremento significativo durante la temporada de lluvias, estos valores presentaron un intervalo de 1.6 a 2.7 en sequía y 3.2 a 3.9 en lluvias. Por su parte, los valores de H' en JU en sequía presentaron valores de 2.0 a 3.6, en tanto que en lluvias variaron de 2.7 a 4.1. Por último, en la localidad de el CH los valores de H' variaron de 2.2 a 3.5 en sequía y de 2.8 a 4.2 en lluvias (Tabla 19).

b. **Variación entre árboles individuales en sequía.** Durante la temporada de sequía los valores de (H') variaron entre árboles individuales de 1.6 en el individuo 6 de *Q. crassipes* de CA a 3.6 en el individuo 17 de *Q. greggii* en JU. En general, los índices de diversidad más bajos se presentaron en la localidad de CA (Tabla 19). Asimismo, no se presentaron diferencias significativas entre individuos de la misma especie dentro de una misma localidad (Tabla 20). En la localidad de CA los valores de H' no presentaron diferencias significativas entre los nueve individuos de encinos (Tabla 20). En general, los individuos de *Q. greggii* difirieron significativamente con la mayoría de los individuos de las especies restantes de las tres localidades. el individuo 17 de esta especie difirió significativamente con los individuos de todas las especies exceptuando a los individuos de *Q. crassipes* y *Q. crassifolia* del CH. Por su parte, el individuo 27 de *Q. crassifolia* tuvo una H' significativamente más alta que la mayoría de las comunidades de artrópodos de otros árboles individuales, exceptuando a los individuos de *Q. greggii* y de *Q. crassipes* del CH, que fueron las especies que presentan los valores más altos de H' (Tablas 19 y 20).

El menor valor de S se presentó en el individuo seis de *Q. crassipes* de CA (8), en tanto que el valor mayor de S lo registró el individuo 17 de *Q. greggii* de JU (42).

Los coeficientes de variación de S entre individuos durante la temporada de sequía fueron generalmente $< 25\%$, sin embargo, en *Q. crassifolia* del CH éste fue de 49.35% debido a que el individuo 27 presentó poco más del doble de especies que los individuos 25 y 26 (Tabla 19).

c. **Variación entre individuos en lluvias.** Los valores de H' variaron durante la temporada de lluvias de 2.7 registrado en el individuo 11 de *Quercus rugosa* en JU a 4.2 que fue registrado en el individuo 20 de *Q. crassipes* en el CH (Tabla 19). En general, la variación de los valores de H' entre individuos de la misma especie y la misma localidad fue baja,

Tabla 19 Índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'), riqueza específica (S) y Coeficiente de Variación (CV) de los valores de S para las comunidades de artrópodos epífitos asociados al dosel de encinos en tres localidades del Valle de México, sin tomar en cuenta ácaros ni colémbolos.

localidad	especie	individuo	temporada						global anual	
			sequía			lluvias			H'	S
			H'	S	$CV(S)$	H'	S	$CV(S)$		
Cahuacán	<i>Q. laeta</i>	1	2.5	15		3.2	49			
	<i>Q. laeta</i>	2	2.7	20		3.4	41			
	<i>Q. laeta</i>	3	2.7	17		3.4	38			
	global		3.1	28	14.51	3.9	90	13.33	4.3	118
Cahuacán	<i>Q. crassipes</i>	4	2.3	10		3.3	44			
	<i>Q. crassipes</i>	5	1.9	9		3.2	52			
	<i>Q. crassipes</i>	6	1.6	8		3.5	58			
	global		2.5	20	11.11	3.9	106	13.68	4.1	126
Cahuacán	<i>Q. castanea</i>	7	2.5	14		3.9	84			
	<i>Q. castanea</i>	8	2.5	14		3.8	71			
	<i>Q. castanea</i>	9	2.1	9		3.9	70			
	global		2.9	23	23.41	4.5	159	10.41	4.6	182
Juchitepec	<i>Q. rugosa</i>	10	2.5	15		3.2	52			
	<i>Q. rugosa</i>	11	2.1	18		2.7	51			
	<i>Q. rugosa</i>	12	2.7	17		3.5	49			
	global		3.1	33	9.16	3.7	119	3.01	4.0	152
Juchitepec	<i>Q. crassipes</i>	13	2.4	13		3.8	75			
	<i>Q. crassipes</i>	14	2.1	11		3.9	82			
	<i>Q. crassipes</i>	15	2.5	13		4.1	77			
	global		3.1	26	19.79	4.6	179	4.62	4.7	205
Juchitepec	<i>Q. greggii</i>	16	2.1	38		4.1	96			
	<i>Q. greggii</i>	17	3.6	42		3.9	102			
	<i>Q. greggii</i>	18	3.3	32		4.1	107			
	global		3.5	54	13.48	4.6	204	5.42	4.9	258
El Chico	<i>Q. crassipes</i>	19	3	24		4	79			
	<i>Q. crassipes</i>	20	3.1	27		4.2	72			
	<i>Q. crassipes</i>	21	3.1	21		3.9	72			
	global		3.5	50	12.50	4.7	163	5.44	5	213
El Chico	<i>Q. rugosa</i>	22	2.5	13		3.6	46			
	<i>Q. rugosa</i>	23	2.2	10		3.3	39			
	<i>Q. rugosa</i>	24	2.5	14		3.7	41			
	global		2.9	23	16.88	4.2	98	8.58	4.4	121
El Chico	<i>Q. crassifolia</i>	25	2.7	16		3.4	38			
	<i>Q. crassifolia</i>	26	2.7	15		3.2	31			
	<i>Q. crassifolia</i>	27	3.5	34		2.8	32			
	global		3.7	44	49.35	3.9	85	11.24	4.4	129

Tabla 20. Matriz de valores de I' al aplicar pruebas de t para comparar los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H') de la artrópodo fauna durante la temporada de sequía en tres localidades del Valle de México. Sin incluir ácaros y colémbolos. ns = diferencias no significativas, * = $p < 0.001$. Los datos fueron sometidos a una corrección de Bonferroni.

CAHUACÁN									JUCHITEPEC									EL CHICO										
<i>Q. laeta</i>			<i>Q. crassipes</i>			<i>Q. castanea</i>			<i>Q. rugosa</i>			<i>Q. crassipes</i>			<i>Q. greggii</i>			<i>Q. crassipes</i>			<i>Q. rugosa</i>			<i>Q. crassifolia</i>				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27		
1	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*		
	2	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns		
		3	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns		
			4	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*		
				5	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	*	*	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	*		
					6	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	*	*	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	*		
						7	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	*	*	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	*		
							8	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	*	*	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	*		
								9	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	*	*	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	*		
									10	ns	ns	ns	ns	ns	*	*	*	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	*		
										11	ns	ns	ns	ns	*	*	*	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	*		
											12	ns	ns	ns	*	*	*	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	*		
												13	ns	ns	*	*	*	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	*		
													14	ns	*	*	*	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	*		
														15	*	*	*	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	*		
															16	ns	ns	ns	ns	ns	*	*	*	ns	ns	ns		
																17	ns	ns	ns	ns	*	*	*	ns	ns	ns		
																	18	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns		
																		19	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns		
																			20	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns		
																				21	ns	ns	ns	ns	ns	ns		
																					22	ns	ns	ns	ns	*		
																						23	ns	ns	ns	*		
																							24	ns	ns	*		
																								25	ns	ns		
																									26	ns	ns	
																										27	ns	ns

excepto en *Q. rugosa* de JU donde el individuo 12 tuvo un valor de H' significativamente más alto que el individuo 11 (Tabla 18). En la localidad de CA los índices de diversidad no presentaron diferencias significativas entre individuos de *Q. laeta* y *Q. crassipes*, pero los individuos de estas especies difirieron significativamente de *Q. castanea* que es la especie que presentó los valores mayores de H' (de 3.8 a 3.9) (Tablas 19 y 21).

En JU los tres individuos de *Q. crassipes* y los tres de *Q. greggii* presentaron valores más altos de H' que los individuos de *Q. rugosa*. Asimismo, los individuos *Q. crassipes* no presentaron diferencias significativas en sus valores de H' al compararlos con los de *Q. greggii* (Tabla 19 y 21).

El menor valor de S se presentó en el individuo 26 de *Q. crassifolia* de CH (31), mientras que el mayor valor de S se registró en el individuo 18 de *Q. greggii* de JU (107).

En esta temporada los coeficientes de variación de S entre individuos fueron generalmente bajos, registrándose el mas alto valor de este parámetro en *Q. crassipes* de CA (13.68%) (Tabla 19).

d. Comparación entre especies y localidades. Durante la temporada de sequía los tres individuos de *Q. crassipes* de el CH presentaron valores de H' significativamente más altos que los individuos 5 y 6 de esta especie de CA. así mismo, los individuos de *Q. crassipes* de CA no presentaron diferencias significativas en los valores de H' de los individuos de esta especie de JU y CH. Por su parte, los individuos de *Q. rugosa* de JU y de CH no presentaron diferencias significativas en los valores de H' (Tablas 19 y 20).

Los valores globales de S de *Q. crassipes* en la temporada de sequía variaron entre localidades en el siguiente orden: CA (20)<JU (26)<CH (50) Por su parte, los valores globales de S de *Q. rugosa* en esta temporada varió entre localidades en el siguiente orden: CH (23)<JU (33) (Tabla 19)

Durante la temporada de lluvias los tres individuos de *Q. crassipes* de CA presentaron valores de H' más bajos que los individuos de JU y uniformemente más bajos que los obtenidos en los individuos de esta especie de el CH (Tablas 19 y 21). Asimismo, no se encontraron diferencias en los valores de H' entre los individuos de *Q. crassifolia* de el CH y JU (Tabla 18). Por otra parte, en general, los individuos de *Q. rugosa* de JU y el CH no presentaron diferencias significativas en los valores de H' , con excepción del individuo 11

Tabla 21. Matriz de valores de *P* al aplicar pruebas de *t* para comparar los índices de diversidad de Shannon-Wiener (*H'*) de la artropodofauna durante la temporada de lluvias en tres localidades del Valle de México. Sin incluir ácaros y colémbolos. ns = diferencias no significativas, * = *p* < 0.001. Los datos fueron sometidos a una corrección de Bonferroni.

		CAHUACÁN							JUCHITEPEC							EL CHICO												
		<i>Q. laeta</i>			<i>Q. crassipes</i>			<i>Q. castanea</i>	<i>Q. rugosa</i>			<i>Q. crassipes</i>			<i>Q. greggii</i>				<i>Q. crassipes</i>			<i>Q. rugosa</i>			<i>Q. crassifolia</i>			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27		
1	ns	ns	ns	ns	ns	*	*	*	ns	*	ns	*	*	*	*	*	*	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns		
2		ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	*	ns	ns	ns	*	*	*	*	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns		
3			ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	*	ns	ns	ns	*	*	*	*	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns		
4				ns	ns	*	*	*	ns	*	ns	ns	*	ns	*	*	*	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns		
5					ns	*	*	*	ns	*	ns	*	*	*	*	*	*	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns		
6						ns	ns	*	ns	*	ns	ns	ns	*	*	*	*	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	*		
7							ns	ns	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	*		
8								ns	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	*		
9									*	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	*		
10										ns	ns	*	*	*	*	*	*	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns		
11											*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	ns	*	ns	ns	ns	ns		
12												ns	ns	*	*	*	*	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns		
13													ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	*		
14														ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	*	*		
15															ns	ns	ns	ns	ns	*	*	ns	*	*	*	*		
16																ns	ns	ns	ns	*	*	ns	*	*	*	*		
17																	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	*	*	*		
18																		ns	ns	ns	*	*	ns	*	*	*		
19																			ns	ns	ns	*	ns	*	*	*		
20																				ns	ns	*	ns	*	*	*		
21																					ns	ns	ns	*	*	*		
22																						ns	ns	ns	ns	*		
23																							ns	ns	ns	ns		
24																								ns	ns	*		
25																									ns	ns		
26																										ns		
27																												

de JU que presentó un valor de H' significativamente más bajo que los individuos 22 y 24 de el CH (Tablas 19 y 21).

En la temporada de lluvias la mayor valor de S global registrado fue de 204 perteneciente a *Q. greggii* de JU, el menor valor fue de 85 presentado por *Q. crassifolia* del CH. La S global de *Q. crassipes* en lluvias varió entre localidades en el siguiente orden: CA (106)<CH(163)<JU(179). Por su parte, *Q. rugosa* de JU presentó una S global en lluvias de 98 en el CH y de 119 en JU. (Tabla 19).

e. Diversidad y riqueza específica global anual. Las seis curvas de acumulación de especies sugieren que la comunidad de artrópodos epífitos del dosel aún no está bien representada en el muestreo (Figura 12). Sin embargo, se presentó una estabilización en las curvas antes de la muestra treinta que corresponde a la temporada de sequía. A partir de la muestra 31 hay un incremento constante de especies.

La menor H' global anual se presentó en *Q. rugosa* de JU (4.0) y la mayor en *Q. crassipes* de el CH (5.0) (Tabla 16). El H' global anual en *Q. crassipes* se incrementó entre localidades en el orden siguiente: CA (4.1)<JU (4.7)=CH (5.0) (Tabla 22). La S global anual varió de 118 en *Q. laeta* de CA a 258 en *Q. greggii* de JU. La S global anual de *Q. crassipes* se incrementó de la siguiente forma: CA (126)< JU (205) < CH (213); *Q. rugosa*, por su parte, presentó un valor de S global anual de 152 en JU y de 121 en el CH (Tabla 19) En promedio cada especie de encino sostiene 167 ± 16.6 especies de artrópodos epífitos.

Quercus crassipes del CH fue la especie que presentó el valor significativamente más altos de H' (5.0) que el resto de las especies exceptuando a *Q. greggii* de JU con cuyo valor de H' no difirió. Por su parte, *Q. rugosa* de JU fue la especie que presentó el valor más bajo de H' el que difirió significativamente del resto de las especies exceptuando a *Q. laeta* y *Q. crassipes* de CA (Tablas 19 y 22)

f. Correlaciones. No se encontró ninguna correlación significativa entre la riqueza específica y la diversidad de características biológicas y ecológicas de los encinos. El valor de r con el tamaño máximo de la hoja fue de -0.7766 ($gl=4$, $P>0.05$), con la amplitud de distribución altitudinal el valor de r fue de -0.1337 ($gl=4$, $P>0.05$), con el número de tipos de vegetación con los que se encuentra asociada cada especie de encino el valor de r fue de -0.1306 ($gl=4$, $P>0.05$), con el número de estados en los que se distribuye cada especie de encino el valor

Figura 12. Número acumulativo de especies de artrópodos epífitos del dosel de encinos en tres localidades del Valle de México, sin incluir ácaros y colémbolos. Las primeras 30 muestras corresponden a la temporada de sequías y las restantes a lluvias.

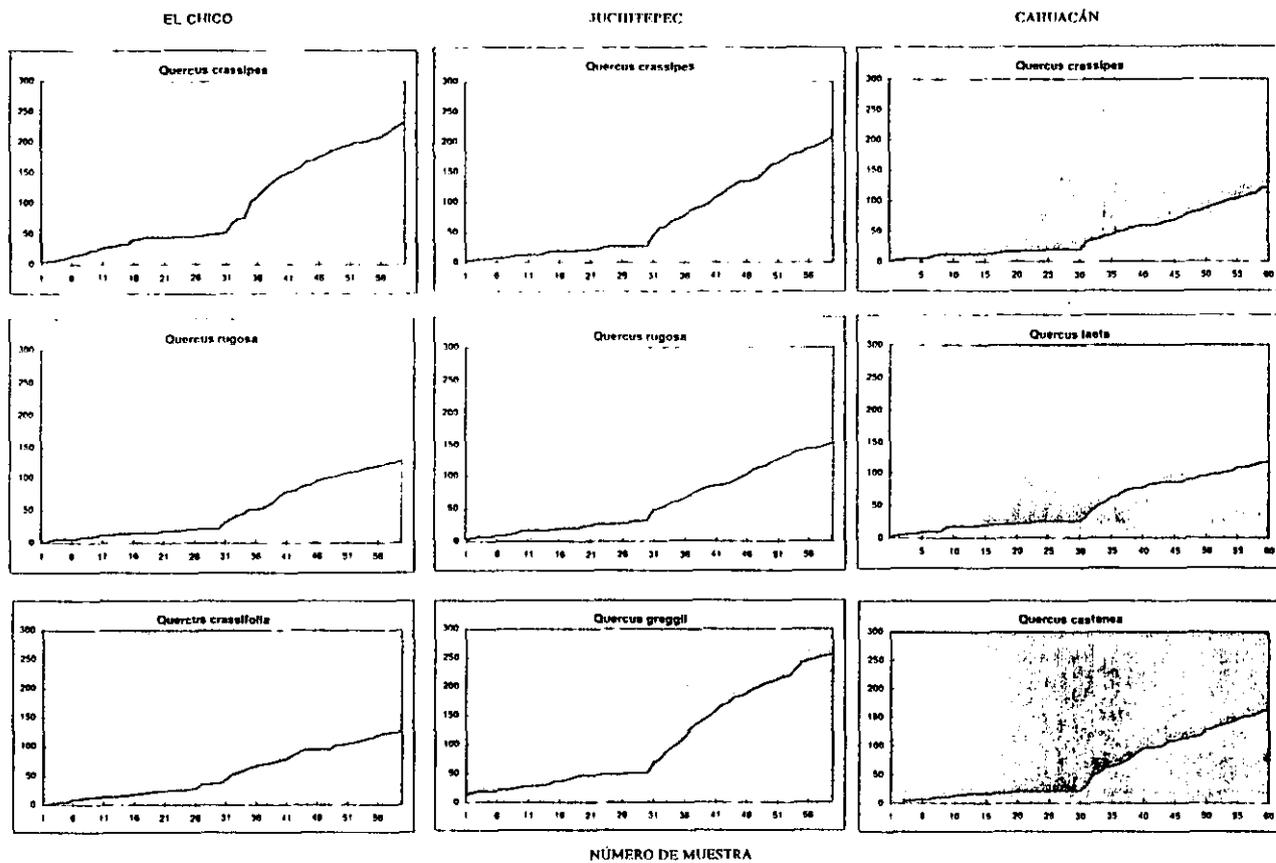


Tabla 22. Matriz de valores de P obtenidos de pruebas de t para comparar índices de diversidad de Shannon-Wiener (H') de la artrópodo-fauna del dosel de encinos colectada en dos muestreos (sequía y lluvias) en tres localidades del Valle de México. Sin incluir ácaros y colémbolos. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.005$. ns = diferencias no significativas. * = $P < 0.005$.

			1	2	3	4	5	6	7	8	9
Cahuacán	<i>Q. laeta</i>	1a	1	ns	ns	ns	ns	*	*	ns	ns
	<i>Q. crassipes</i>	2a		1	*	ns	*	*	*	*	ns
	<i>Q. castanea</i>	3ab			1	*	ns	ns	*	ns	ns
Juchitepec	<i>Q. rugosa</i>	4a				1	*	*	*	*	*
	<i>Q. crassipes</i>	5 ac					1	ns	*	*	*
	<i>Q. greggii</i>	6 bcd						1	ns	*	*
El Chico	<i>Q. crassipes</i>	7 d							1	*	*
	<i>Q. rugosa</i>	8a								1	ns
	<i>Q. crassifolia</i>	9a									1

de r fue de -0.7666 ($g=4$, $P>0.05$), y con el índice de heterogeneidad el valor de r fue de -0.6613 ($g=4$, $P>0.05$)

D. Índices de Similitud.

a. Variación entre individuos. Durante la temporada de sequía el índice de similitud de Czekanowski varió de 0% (que corresponde al 36% de los índices obtenidos) a 61% (registrado entre el individuo 17 y el 18 de *Q. greggii*, y entre el individuo 10 y el 11 de *Q. rugosa* de JU) (Tabla 20). El índice de similitud de Jaccard mostró que el mayor porcentaje de especies de artrópodos que comparten entre encinos fue del 44% y se presentó entre el individuo 10 y 11 de *Q. rugosa* y entre el individuo 17 y el 18 de *Q. greggii* en JU (Tabla 23). El individuo 14 de *Q. crassipes* de JU fue el que compartió el menor porcentaje de especies de artrópodos con los demás individuos.

Durante la temporada de lluvias el índice de similitud varió de 0% entre el individuo 24 de *Q. rugosa* en el CH y el individuo 7 de *Q. castanea* en CA hasta el 37% encontrado entre el individuo 1 y el 2 de *Q. laeta* y entre el individuo 8 y el 9 de *Q. castanea* en CA (Tabla 25).

El índice de similitud de Jaccard, por su parte, varió de 0% entre el individuo 1 y el 3 de *Q. laeta*, entre el individuo 7 de *Q. laeta* en CA y el 24 de *Q. rugosa* en el CH, y entre el individuo 22 de *Q. rugosa* en el CH con el individuo 12 de *Q. laeta* en CA, a 23% registrado entre el individuo 9 y el 8 de *Q. castanea* en CA (Tabla 26). La mayoría de los índices de similitud presentaron un valor por debajo del 10%

Para ambos índices de similitud (Jaccard y Czekanowski) y para ambas temporadas, se encontró que los índices de similitud fueron más altos entre individuos de la misma especie pertenecientes a una misma localidad, seguido por los valores de similitud entre las especies dentro de la misma localidad (Tablas 23, 24, 25 y 26). Por consiguiente, el análisis de Cluster derivado de los índices de similitud de Jaccard mostró que los individuos de la misma especie y la misma localidad se parecen más entre sí. Asimismo, los individuos de la misma localidad presentan una composición de artrópodos más parecida que los individuos de la misma especie que se encuentran en diferentes localidades (Figuras 13 y 14)

Tabla 23. Matriz de similitud de Czekanowski para comparar comunidades de artrópodos epífitos del dosel de encinos durante la temporada de sequía tres localidades del Valle de México, sin tomar en cuenta ácaros y colémbolos. Los valores en negritas señalan la similitud que hay entre individuos de la misma especie dentro de la misma localidad.

CAHUACÁN									JUCHITEPEC									EL CHICO								
<i>Q. laeta</i>			<i>Q. crassipes</i>			<i>Q. castanea</i>			<i>Q. rugosa</i>			<i>Q. crassipes</i>			<i>Q. greggi</i>			<i>Q. crassipes</i>			<i>Q. rugosa</i>			<i>Q. crassifolia</i>		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
1	0.41	0.40	0.12	0.04	0.00	0.19	0.17	0.12	0.08	0.00	0.08	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.03	0.07	0.03	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	2	0.50	0.17	0.00	0.00	0.28	0.24	0.08	0.07	0.03	0.04	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.13	0.07	0.06	0.13	0.05	0.04	0.00	0.05	0.03
		3	0.18	0.05	0.06	0.14	0.14	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.05	0.04	0.00	0.05	0.03
			4	0.23	0.20	0.09	0.27	0.00	0.00	0.00	0.12	0.00	0.00	0.00	0.04	0.05	0.02	0.05	0.00	0.06	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.03
				5	0.36	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05
					6	0.10	0.06	0.06	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.02	0.03	0.02	0.05	0.00	0.06	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.03
						7	0.34	0.37	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.10	0.04	0.00	0.04	0.13	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05
							8	0.29	0.04	0.00	0.16	0.00	0.00	0.10	0.02	0.03	0.02	0.08	0.04	0.08	0.05	0.05	0.09	0.00	0.05	0.10
								9	0.04	0.00	0.04	0.00	0.00	0.06	0.01	0.00	0.02	0.05	0.02	0.03	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.03
									10	0.61	0.36	0.17	0.00	0.00	0.10	0.12	0.13	0.04	0.18	0.13	0.04	0.07	0.04	0.05	0.07	0.03
										11	0.18	0.17	0.00	0.00	0.04	0.06	0.05	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
											12	0.16	0.04	0.17	0.14	0.14	0.16	0.12	0.15	0.18	0.04	0.07	0.09	0.05	0.07	0.09
												13	0.12	0.20	0.16	0.06	0.08	0.07	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03
													14	0.19	0.01	0.08	0.02	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13
														15	0.13	0.03	0.04	0.10	0.02	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.10
															16	0.47	0.46	0.10	0.10	0.08	0.00	0.06	0.07	0.05	0.06	0.10
																17	0.61	0.07	0.10	0.09	0.00	0.07	0.07	0.05	0.07	0.18
																	18	0.09	0.11	0.10	0.02	0.07	0.06	0.07	0.09	0.15
																		19	0.24	0.44	0.16	0.10	0.04	0.15	0.13	0.13
																			20	0.39	0.04	0.11	0.09	0.10	0.13	0.09
																				21	0.25	0.21	0.11	0.31	0.24	0.15
																					22	0.51	0.29	0.21	0.17	0.08
																						23	0.24	0.32	0.27	0.10
																							24	0.16	0.20	0.10
																								25	0.37	0.18
																									26	0.36
																										27

Tabla 24. Matriz de similitud de Jaccard para comparar comunidades de artrópodos epifitos del dosel de encinos durante la temporada de sequía tres localidades del Valle de México, sin tomar en cuenta ácaros y colémbolos. Los valores en negritas señalan la similitud que hay entre individuos de la misma especie dentro de la misma localidad.

CAHUACÁN									JUCHITEPEC									EL CHICO								
<i>Q. laeta</i>			<i>Q. crassipes</i>			<i>Q. castanea</i>			<i>Q. rugosa</i>			<i>Q. crassipes</i>			<i>Q. graggi</i>			<i>Q. crassipes</i>			<i>Q. rugosa</i>			<i>Q. crassifolia</i>		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
1	0.25	0.20	0.08	0.02	0.00	0.11	0.09	0.06	0.04	0.00	0.04	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.01	0.03	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	2	0.30	0.09	0.00	0.00	0.16	0.14	0.04	0.03	0.01	0.02	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.07	0.03	0.03	0.07	0.03	0.02	0.00	0.03	0.01
		3	0.10	0.02	0.03	0.08	0.07	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.02	0.02	0.00	0.02	0.01
			4	0.13	0.11	0.05	0.16	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.02	0.01	0.03	0.00	0.03	0.00	0.00	0.02	0.00	0.02	0.00	0.01
				5	0.22	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03
					6	0.05	0.03	0.03	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02	0.01	0.03	0.00	0.03	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.01
						7	0.20	0.22	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.05	0.02	0.00	0.02	0.07	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03
							8	0.17	0.02	0.00	0.09	0.00	0.00	0.05	0.01	0.02	0.01	0.04	0.02	0.04	0.02	0.02	0.05	0.00	0.02	0.05
								9	0.02	0.00	0.02	0.00	0.00	0.03	0.01	0.00	0.01	0.03	0.01	0.01	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.01
									10	0.44	0.22	0.10	0.00	0.00	0.05	0.06	0.07	0.02	0.10	0.07	0.02	0.03	0.02	0.03	0.03	0.01
										11	0.10	0.10	0.00	0.00	0.02	0.03	0.03	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
											12	0.09	0.02	0.11	0.08	0.07	0.09	0.06	0.08	0.10	0.02	0.03	0.05	0.03	0.03	0.05
												13	0.06	0.10	0.09	0.03	0.04	0.04	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
													14	0.10	0.01	0.04	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07
														15	0.07	0.02	0.02	0.05	0.01	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.05
															16	0.31	0.30	0.05	0.05	0.04	0.00	0.03	0.03	0.03	0.03	0.05
																17	0.44	0.04	0.06	0.05	0.00	0.03	0.04	0.03	0.03	0.10
																	18	0.05	0.06	0.05	0.01	0.03	0.03	0.04	0.05	0.08
																		19	0.13	0.28	0.09	0.05	0.02	0.08	0.07	0.07
																			20	0.25	0.02	0.06	0.05	0.05	0.07	0.05
																				21	0.14	0.11	0.06	0.18	0.14	0.08
																					22	0.34	0.17	0.12	0.09	0.04
																						23	0.14	0.19	0.15	0.05
																							24	0.10	0.11	0.06
																								25	0.22	0.10
																									26	0.21
																										27

Tabla 25. Matriz de similitud de Czekanowski para comparar comunidades de artrópodos epífitos del dosel de encinos durante la temporada de lluvias en tres localidades del Valle de México, sin incluir ácaros y colémbolos. Los valores en negritas señalan la similitud que hay entre individuos de la misma especie por localidad.

CAHUACÁN									JUCHITEPEC									EL CHICO								
<i>Q. laeta</i>			<i>Q. crassipes</i>			<i>Q. castanea</i>			<i>Q. rugosa</i>			<i>Q. crassipes</i>			<i>Q. greggii</i>			<i>Q. crassipes</i>			<i>Q. rugosa</i>			<i>Q. crassifolia</i>		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
1	0.37	0.10	0.11	0.08	0.15	0.09	0.21	0.27	0.15	0.11	0.09	0.09	0.13	0.13	0.13	0.18	0.12	0.10	0.07	0.09	0.07	0.08	0.07	0.05	0.06	0.06
	2	0.20	0.15	0.16	0.13	0.19	0.30	0.30	0.21	0.12	0.15	0.08	0.20	0.10	0.16	0.12	0.17	0.15	0.09	0.09	0.07	0.13	0.06	0.04	0.08	0.11
		3	0.13	0.10	0.13	0.21	0.23	0.18	0.04	0.05	0.04	0.03	0.02	0.03	0.04	0.02	0.05	0.04	0.02	0.06	0.06	0.14	0.05	0.05	0.04	0.13
			4	0.36	0.30	0.17	0.19	0.18	0.07	0.07	0.11	0.05	0.07	0.10	0.09	0.03	0.10	0.07	0.09	0.11	0.07	0.10	0.06	0.04	0.13	0.09
				5	0.24	0.20	0.19	0.20	0.11	0.05	0.17	0.09	0.21	0.08	0.11	0.06	0.13	0.05	0.11	0.14	0.08	0.11	0.03	0.04	0.13	0.12
					6	0.19	0.22	0.24	0.08	0.07	0.10	0.10	0.06	0.10	0.08	0.05	0.13	0.13	0.12	0.14	0.06	0.10	0.06	0.03	0.13	0.12
						7	0.29	0.24	0.07	0.08	0.08	0.07	0.08	0.05	0.10	0.13	0.17	0.05	0.07	0.08	0.06	0.14	0.00	0.04	0.05	0.12
							8	0.37	0.19	0.11	0.17	0.07	0.10	0.11	0.11	0.10	0.10	0.07	0.07	0.07	0.05	0.16	0.05	0.06	0.05	0.12
								9	0.10	0.10	0.12	0.09	0.14	0.08	0.16	0.10	0.10	0.10	0.10	0.13	0.07	0.13	0.06	0.06	0.10	0.13
									10	0.21	0.26	0.20	0.21	0.23	0.25	0.22	0.22	0.10	0.07	0.07	0.14	0.05	0.04	0.10	0.10	0.06
										11	0.15	0.20	0.14	0.14	0.26	0.26	0.12	0.10	0.05	0.06	0.11	0.03	0.04	0.03	0.03	0.02
											12	0.15	0.22	0.14	0.24	0.10	0.20	0.05	0.12	0.05	0.01	0.05	0.06	0.04	0.04	0.02
												13	0.30	0.24	0.22	0.17	0.15	0.08	0.07	0.06	0.12	0.05	0.04	0.02	0.03	0.03
													14	0.28	0.29	0.17	0.21	0.07	0.10	0.08	0.09	0.07	0.03	0.01	0.04	0.04
														15	0.18	0.17	0.19	0.12	0.08	0.05	0.10	0.05	0.14	0.04	0.06	0.02
															16	0.31	0.26	0.08	0.13	0.09	0.11	0.04	0.05	0.08	0.10	0.06
																17	0.24	0.10	0.12	0.09	0.10	0.04	0.04	0.03	0.04	0.03
																	18	0.11	0.13	0.13	0.08	0.04	0.10	0.06	0.11	0.08
																		19	0.24	0.12	0.08	0.07	0.06	0.05	0.08	0.07
																			20	0.26	0.07	0.07	0.09	0.07	0.11	0.12
																				21	0.10	0.15	0.06	0.05	0.08	0.08
																					22	0.24	0.16	0.10	0.17	0.08
																						23	0.19	0.08	0.15	0.24
																							24	0.07	0.18	0.05
																								25	0.14	0.20
																									26	0.21
																										27

Tabla 26. Matriz de similitud de Jaccard para comparar comunidades de artrópodos epífitos del dosel de encinos durante la temporada de lluvias en tres localidades del Valle de México, sin incluir ácaros y colémbolos. Los valores en negritas señalan la similitud que hay entre individuos de la misma especie por localidad.

CAHUACÁN									JUCHITEPEC									EL CHICO								
<i>Q. laeta</i>			<i>Q. crassipes</i>			<i>Q. castanea</i>			<i>Q. rugosa</i>			<i>Q. crassipes</i>			<i>Q. greggii</i>			<i>Q. crassipes</i>			<i>Q. rugosa</i>			<i>Q. crassifolia</i>		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
1	0.22	0.00	0.06	0.04	0.08	0.05	0.12	0.15	0.08	0.06	0.05	0.05	0.07	0.07	0.07	0.10	0.06	0.05	0.03	0.05	0.03	0.04	0.04	0.03	0.03	0.03
	2	0.10	0.08	0.09	0.07	0.11	0.18	0.18	0.12	0.06	0.08	0.04	0.11	0.06	0.09	0.07	0.09	0.08	0.05	0.05	0.04	0.07	0.03	0.02	0.04	0.06
		3	0.07	0.05	0.07	0.12	0.13	0.10	0.02	0.02	0.02	0.02	0.01	0.02	0.02	0.01	0.03	0.02	0.01	0.03	0.03	0.07	0.03	0.03	0.02	0.07
			4	0.21	0.18	0.09	0.10	0.10	0.04	0.03	0.06	0.03	0.04	0.05	0.04	0.02	0.05	0.04	0.05	0.06	0.03	0.05	0.03	0.02	0.07	0.05
				5	0.14	0.11	0.11	0.11	0.06	0.03	0.09	0.04	0.12	0.04	0.06	0.03	0.07	0.03	0.06	0.08	0.04	0.06	0.02	0.02	0.07	0.06
					6	0.11	0.13	0.13	0.04	0.04	0.05	0.05	0.03	0.05	0.04	0.03	0.07	0.07	0.06	0.07	0.03	0.05	0.03	0.02	0.07	0.07
						7	0.17	0.14	0.04	0.04	0.04	0.04	0.04	0.03	0.05	0.07	0.09	0.03	0.04	0.04	0.03	0.08	0.00	0.02	0.02	0.06
							8	0.23	0.11	0.06	0.09	0.04	0.06	0.06	0.06	0.05	0.05	0.04	0.04	0.04	0.02	0.09	0.03	0.03	0.03	0.07
								9	0.05	0.05	0.06	0.05	0.08	0.04	0.09	0.05	0.05	0.05	0.05	0.07	0.04	0.07	0.03	0.03	0.05	0.07
									10	0.12	0.15	0.11	0.11	0.13	0.14	0.12	0.12	0.05	0.04	0.03	0.07	0.02	0.02	0.05	0.05	0.03
										11	0.08	0.11	0.07	0.07	0.15	0.15	0.06	0.05	0.02	0.03	0.06	0.01	0.02	0.01	0.01	0.01
											12	0.08	0.12	0.08	0.14	0.05	0.11	0.02	0.06	0.03	0.00	0.02	0.03	0.02	0.02	0.01
												13	0.18	0.14	0.12	0.09	0.08	0.04	0.04	0.03	0.06	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01
													14	0.16	0.17	0.09	0.12	0.04	0.06	0.03	0.05	0.04	0.01	0.01	0.02	0.02
														15	0.10	0.09	0.10	0.06	0.04	0.03	0.05	0.02	0.07	0.02	0.03	0.01
															16	0.18	0.15	0.04	0.07	0.05	0.06	0.02	0.03	0.04	0.05	0.03
																17	0.13	0.05	0.06	0.05	0.05	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02
																	18	0.06	0.07	0.07	0.03	0.02	0.08	0.03	0.08	0.04
																		19	0.14	0.06	0.04	0.04	0.03	0.02	0.04	0.04
																			20	0.15	0.04	0.04	0.04	0.04	0.06	0.06
																				21	0.05	0.08	0.03	0.03	0.04	0.04
																					22	0.14	0.09	0.05	0.09	0.04
																						23	0.10	0.03	0.08	0.14
																							24	0.04	0.10	0.03
																								25	0.07	0.11
																									26	0.12
																										27

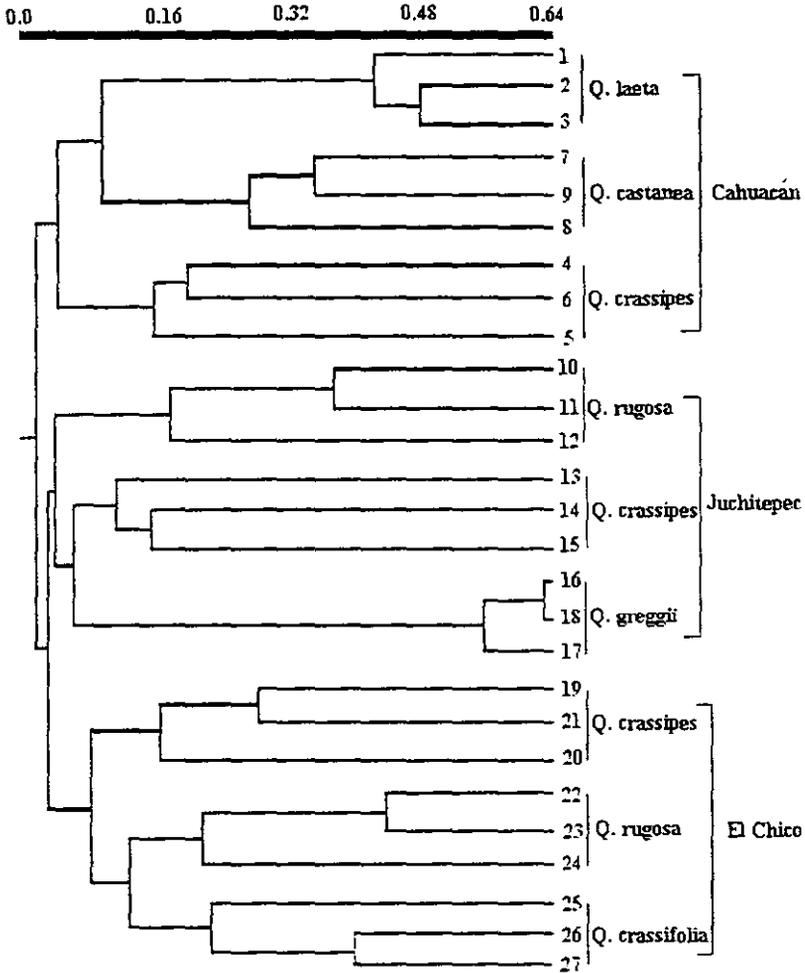


Figura 13 Dendrograma de similitud (excepto ácaros y colémbolos) taxonómica para fauna de artrópodos epífitos del dosel de encinos durante la temporada de sequía en el Valle de México, basado en el índice de similitud de Jaccard.

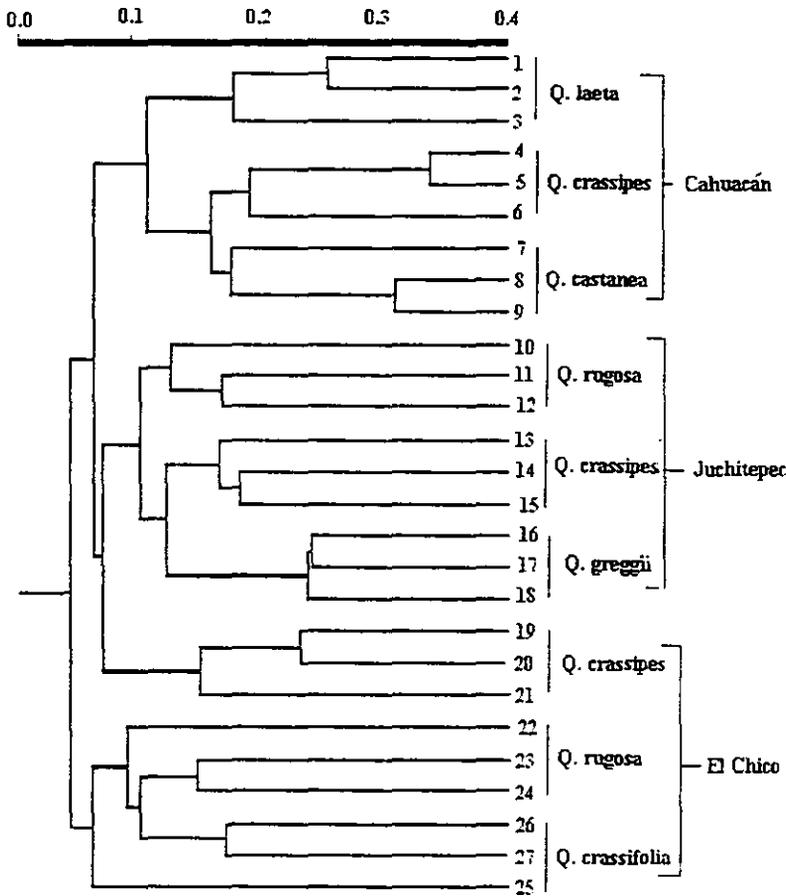


Figura 14. Dendrograma de similitud (excepto acaros y colembolos) taxonómica para fauna de artrópodos epífitos del dosel de encinos durante la temporada de lluvias en el Valle de México, basado en los valores de los índices de similitud de Jaccard.

b. *Comparación entre especies y localidades.* El índice de similitud de Czekanowski global anual, resultado de agrupar los datos de la temporada de lluvias y de sequía varió de 6% que fue registrado entre *Q. crassifolia* del CH y *Q. crassipes* de JU a 32% que fue obtenido al comparar la comunidad de artrópodos epífitos de *Q. greggii* y *Q. crassipes* de JU (Tabla 27). Los índices de similitud encontrados entre especies de la misma localidad fueron más altos que los índices encontrados entre comunidades de AE de encinos de la misma especie en diferentes localidades. El mismo patrón se observó en la matriz realizada con el índice de similitud de Jaccard global anual, pero los índices obtenidos son más bajos que los encontrados en Czekanowski (Tabla 28).

Tabla 27. Matriz de similitud de Czekanowski para comparar las comunidades de artrópodos epífitos del dosel de encinos en tres localidades del Valle de México. Sin incluir ácaros y colémbolos.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Cahuacán	<i>Q. laeta</i>	1	0.18	0.29	0.14	0.14	0.18	0.12	0.12	0.09
	<i>Q. crassipes</i>	2	1	0.31	0.12	0.17	0.13	0.13	0.11	0.11
	<i>Q. castanea</i>	3		1	0.17	0.15	0.19	0.13	0.11	0.14
Juchitepec	<i>Q. rugosa</i>	4			1	0.29	0.31	0.12	0.10	0.08
	<i>Q. crassipes</i>	5				1	0.32	0.13	0.13	0.06
	<i>Q. greggii</i>	6					1	0.18	0.11	0.11
El Chico	<i>Q. crassipes</i>	7						1	0.17	0.15
	<i>Q. rugosa</i>	8							1	0.23
	<i>Q. crassifolia</i>	9								1

Tabla 28. Matriz de similitud de Jaccard para comparar las comunidades de artrópodos epífitos del dosel de encinos en tres localidades del Valle de México. Sin incluir ácaros y colémbolos.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Cahuacán	<i>Q. laeta</i>	1	1	0.10	0.17	0.07	0.07	0.10	0.06	0.06	0.05
	<i>Q. crassipes</i>	2		1	0.18	0.07	0.10	0.07	0.07	0.06	0.06
	<i>Q. castanea</i>	3			1	0.09	0.08	0.11	0.07	0.06	0.08
Juchitepec	<i>Q. rugosa</i>	4			1	0.17	0.19	0.06	0.05	0.04	
	<i>Q. crassipes</i>	5				1	0.19	0.07	0.07	0.03	
	<i>Q. greggii</i>	6					1	0.10	0.06	0.06	
El Chico	<i>Q. crassipes</i>	7						1	0.09	0.08	
	<i>Q. rugosa</i>	8							1	0.13	
	<i>Q. crassifolia</i>	9								1	

VII. DISCUSIÓN

A. Aspecto metodológico

Las comparaciones que se realicen entre los datos obtenidos de estudios de comunidades de artrópodos epífitos del dosel deben de manejarse con cuidado porque los autores han empleado diferentes técnicas de muestreo, lo cual impide que éstos sean comparables. Los estudios enfocados en analizar las comunidades de artrópodos epífitos del dosel pueden estar limitados por los siguientes factores: (a) la técnica de muestreo empleada (Basset, 1988), (b) el día que se haga el muestreo y/o a un periodo particular o estación del año (Basset y Arthington, 1992), (c) la espesura de follaje que se encuentre alrededor de la trampa de muestreo (Bernard *et al.*, 1986), (d) la unidad de área colectada pues los resultados pueden ser difíciles de comparar entre especies de árboles, con diferente área foliar y distinta compactación del follaje (Basset y Arthington, 1992), y (e) la asignación de gremios es raramente verificada en el campo (por ejemplo, se presupone que los herbívoros colectados se alimentan de la planta hospedera) (Basset y Arthington, 1992).

Es evidente que la técnica de fumigación empleada en este trabajo limitó el tipo de artrópodos colectados, ya que los organismos que se encontraban protegidos (i.e., los endófitos del dosel: minadores, formadores de agallas y barrenadores) no fueron muestreados. Asimismo, los artrópodos que producen seda como las arañas o larvas de mariposa en la mayoría de los casos no fueron colectados porque quedaban colgando de su seda, lo cual impedía que cayeran a la charola de colecta. Si consideramos este hecho en combinación con los artrópodos que aún muertos quedan atrapados en el follaje, los valores de abundancia y riqueza específica están subestimados en cierto grado no determinado.

Sin embargo, es evidente que esta metodología es una fuerte herramienta para obtener información rápida sobre la diversidad de los artrópodos epífitos del dosel, los cuales conforman el grupo más diverso sobre la Tierra. Por lo anterior, si deseamos tener una idea más real de la diversidad de los ecosistemas es importante que en los listados que se realicen se incluyan a los artrópodos del dosel. Es notorio mencionar que este es el segundo estudio que se realiza en México con la finalidad de conocer la diversidad de artrópodos del dosel y el primero en hacerlo en el dosel de bosques de encinos, Palacios-Vargas *et al.*

(1998, 1999) realizaron un muestreo, del cual se han derivado dos trabajos publicados a la fecha. En el primero, determinan los colémbolos del dosel en un bosque tropical deciduo en Chamela, Jal., encontrando 19 especies de colémbolos en el dosel y 14 especies en los arbustos. En total 25 especies se encontraron en los dos hábitats. En el segundo trabajo, estudiaron la fenología de los artrópodos del dosel en el mismo sistema de estudio. Encontraron en total 20 taxa, de los cuales el grupo más abundante fue el de los colémbolos (95% del total de la abundancia), seguido por los ácaros (1.25%) y los himenópteros (0.90%). La densidad y composición de artrópodos del dosel varió marcadamente entre estaciones.

Para este trabajo, los organismos capturados sólo fueron determinados a morfoespecie porque no existen especialistas para todos los grupos obtenidos, además de que los pocos entomólogos que existen en general se especializan en una familia o en un género por su alta complejidad taxonómica.

El número de especies acumuladas de artrópodos en el dosel de encinos se puede analizar en dos partes: temporada de sequía y temporada de lluvias (Fig. 12). Durante la temporada de sequía ($n = 30$ muestras) el muestreo fue suficiente ya que las curvas de especies acumuladas se estabilizan en todas las especies de encinos para las tres localidades. Después de la muestra treinta se observó un claro incremento en el número de especies sin que la curva llegue a estabilizarse, lo cual sugiere que durante la temporada de lluvias es necesario incrementar el esfuerzo de muestreo (Fig. 12).

Se recomienda que para futuros trabajos de artrópodos del dosel se utilice la misma técnica para que los trabajos sean comparables y se puedan hacer nuevos aportes a la teoría de la ecología. Por ejemplo, determinar cómo varía la talla corporal y la estructura de la comunidad de artrópodos del dosel en diferentes gradientes latitudinales y altitudinales.

B. Variación estacional y composición

Los datos reflejan una clara variación estacional en las densidades (Tabla 3), la riqueza específica (Tabla 16) y en la composición (Figs. 9, 10 y 11) de artrópodos epífitos del dosel de encinos. La densidad de artrópodos epífitos del dosel varió entre estaciones en todas las especies de encinos, siendo la temporada de lluvias la que presentó densidades de

3.6 a 10 veces más altas que en sequía. Los datos obtenidos mostraron un efecto significativo de la temporada sobre las densidades de artrópodos epífitos del dosel asociados a las seis especies de encinos en el Valle de México, así como para las tres localidades (Tablas 8, 9, 10, 11, 12 y 14)

La variación estacional también se reflejó en la estructura de las comunidades de artrópodos (Figs. 9, 10 y 11), en donde ocurrieron cambios en los grupos dominantes entre temporadas. Los grupos que presentaron las más altas densidades durante la temporada de sequía fueron los ácaros, himenópteros y dípteros, mientras que en la temporada de lluvias los más importantes fueron colémbolos, ácaros y homópteros. Los ácaros fueron el grupo más abundante registrado en el trabajo de Nadkarni y Longino (1990), en un bosque de montaña neotropical en Costa Rica y Ozanne (1996), por su parte, encontró que los grupos dominantes en un bosque de coníferas en Gran Bretaña fueron los ácaros y los colémbolos.

En la temporada de sequía los himenópteros fueron el grupo dominante para todas las especies, exceptuando a *Q. laeta* en CA donde dominaron los homópteros y dípteros (Figs. 9, 10 y 11). En la temporada de lluvias se incrementó el número de grupos dominantes y la dominancia recayó sobre diversos grupos. En *Q. crassipes* dominaron los homópteros en CA, los psicópteros en JU y los coleópteros en el CH, en *Q. rugosa* los psicópteros dominaron en JU y los lepidópteros en el CH. En *Q. castanea* dominaron los homópteros y coleópteros, en *Q. laeta* los psicópteros y homópteros, en *Q. greggii* los coleópteros, y en *Q. crassifolia* los dípteros.

La composición de artrópodos del dosel entre temporadas mostró que todas las especies de encino en todos los sitios la composición varió significativamente entre temporadas, exceptuando a *Q. rugosa* de el CH (Tabla 16).

La riqueza específica varió entre temporadas para todos los individuos y para todas las especies de encinos en las tres localidades, siendo la temporada de lluvias la que presentó los mayores valores (Tabla 19).

Las diferencias antes mencionadas están determinadas por los cambios estacionales que provocan modificaciones en los patrones fenológicos del dosel (i.e. formación de flores, frutos, retoños, hojas nuevas etc.), así como cambios en el ambiente (i.e. cambios climáticos con relación a la temperatura, lluvia, luz, viento etc.) en donde los artrópodos puedan

desarrollarse (Roughgarden y Diamond, 1986). Por ejemplo, Palacios-Vargas *et al.* (1998) encontraron que existe una correlación positiva entre la variación estacional de la temperatura y precipitación con la abundancia relativa de colémbolos en el bosque tropical decíduo de Chamela, Jal.

La variación en un factor climático como la precipitación dentro de un sistema influye tanto en el hábitat como en los recursos alimentarios. Por ejemplo, se ha observado que los distintos componentes de la vegetación (pastos, herbáceas y arbustos perennes) responden de manera particular con un crecimiento estacional a la variación en la precipitación, mientras que los arbustos responden a la variación en escalas de décadas o grandes periodos de tiempo de variación climática los pastos y herbáceas lo hacen en semanas (Wiens, 1986). El grado en que la estructura de hábitat o la composición florística se modifique con respecto a las variaciones climáticas, está en función de la forma de crecimiento. por lo que se debe esperar una mayor respuesta en un hábitat desértico dominado por pastos que en un hábitat dominado por plantas perennes (Wiens, 1986), es decir, en una zona desértica va a ser mucho más evidente el cambio en la composición vegetal entre la temporada de lluvias y de sequía debido a que la vegetación está compuesta principalmente por herbáceas y pastos, los cuales son organismos anuales con ciclos de vida cortos, donde sus semillas germinan en respuesta a los incrementos de humedad que ocurren en el ambiente durante la temporada de lluvias. Por su parte, las áreas dominadas por plantas perennes (bosques, selvas, manglares, etc.) cambian menos drásticamente la dominancia de sus especies entre temporadas, por lo que la respuesta a los cambios de humedad en la temporada de lluvias se ve reflejado principalmente en el incremento en el follaje de las especies

Las poblaciones de artrópodos también pueden ser afectadas por las variaciones en la precipitación, pero con un espacio de tiempo reflexivo en sus características de historia de vida o la fenología estacional. Como los componentes de los artrópodos de un sistema están directa o indirectamente dependiendo de la vegetación, el tiempo de respuesta puede ser medido a través de los componentes de la vegetación. Cabe destacar que el efecto del crecimiento de la vegetación sobre los artrópodos va a ser retrasada por procesos tales

como: (a) la alimentación, (b) el crecimiento individual, (c) la reproducción y (d) la fenología diferencial de las especies (Wiens, 1986).

Es evidente que durante la temporada de lluvias existe un incremento en la abundancia y riqueza específica de las comunidades de artrópodos del dosel y esto se debe a una serie de factores que se producen con la precipitación. En primera instancia, existe un incremento en la humedad durante esta temporada en todo el ambiente incluyendo el suelo, es en éste último donde se encuentra el banco de semillas y el incremento de la humedad se encarga por un lado de romper la latencia de las semillas (provocando la germinación de éstas) y estimulan el crecimiento de la vegetación, tanto de plantas anuales como de perennes, por otro lado, se ha observado que el incremento en la humedad del suelo provoca que los artrópodos que habitan en la hojarasca como los colémbolos tengan que emigrar al dosel de los árboles en busca de un hábitat con menos humedad (Palacios-Vargas com. per.). En segundo lugar, el incremento de la vegetación durante la temporada de lluvias trae como consecuencia una mayor abundancia de artrópodos fitófagos del dosel, esto se puede atribuir a la amplia gama de alimento que le brinda el dosel del árbol (i.e., formación de hojas con mayor concentración de nitrógeno, menor dureza, con menor cantidad de fibras y menor concentración de metabolitos secundarios) (Miller y Miller, 1986; Chapman y Joern, 1990). Las teorías actuales sobre la interacción planta herbívoro sugieren que especies vegetales diferentes, así como hojas de diferente edad difieren en su grado de composición química (Cates y Rhoades, 1977; Rhoades, 1979), bajo este supuesto, se espera que las hojas maduras y las hojas de plantas maduras del bosque, tengan mejores defensas que las hojas jóvenes y las hojas de plantas típicas de los estados sucesionales (Milton, 1979). Estudios de campo han demostrado que los insectos que forrajean en un bosque templado lo hacen con mayor frecuencia sobre las hojas jóvenes, las cuales son más abundantes durante la temporada de lluvias (Reichle *et al.*, 1973). Por otro lado, durante la temporada de sequía las hojas maduras pueden ser más duras y contener sustancias que reducen la digestibilidad, como los taninos y las resinas (Feeny, 1976; Cates y Rhoades, 1977; Rhoades, 1979), mientras que las hojas jóvenes, son más nutritivas (Feeny, 1970), y pueden no estar bien defendidas químicamente, ya que presentan bajo contenido de sustancias que reducen la digestibilidad (Feeny, 1970; Cates y Rhoades, 1977; Rhoades, 1979). Por ejemplo, Feeny

(1970) estudió los cambios químicos que sufría el follaje de *Quercus robur* en el tiempo, encontrando que en la temporada de lluvias las hojas presentan una mayor concentración de agua, proteínas, así como una menor concentración de taninos, lo cual hace más apetecible el follaje para los herbívoros. Este autor concluye que lo anterior puede ser uno de los factores que permitan a las especies ser temporalmente específicas. El hecho de que durante la temporada de lluvias exista un incremento en la calidad y cantidad de alimento en el dosel de los árboles permite que muchas poblaciones de insectos fitófagos puedan alimentarse, la importancia de la relación entre los productores (plantas) y los consumidores primarios (herbívoros) radica en que estos dos niveles tróficos constituyen la base de las pirámides alimenticias (Miller y Miller, 1986; Crawley, 1989). Mientras mayor sea el número de artrópodos fitófagos que utilicen al dosel para alimentarse mayor será el número de niveles tróficos que soporte el dosel de un árbol y la composición de artrópodos epífitos incrementará su complejidad.

En tercer lugar, el incremento de los herbívoros aumenta la posibilidad de que los depredadores puedan alimentarse de éstos, por lo que al haber mayor cantidad de alimento (representado por las presas) las poblaciones de depredadores pueden incrementarse. En cuarto lugar, sería evidente esperar que las poblaciones de parasitoides se incrementen al aumentarse la cantidad de hospederos tanto herbívoros como carnívoros. Por último, el incremento de la vegetación en los bosques durante la temporada de lluvias puede servir de puente para que nuevas especies de artrópodos incrementen la posibilidad de colonizar el dosel de nuevos árboles.

Diferencias estacionales y anuales en la abundancia, la biomasa de artrópodos y la riqueza de especies están correlacionadas con cambios temporales en la lluvia afectando a los eventos fenológicos del árbol, por ejemplo, el crecimiento de nuevas hojas y la productividad (Recher *et al.*, 1996). Por ejemplo, se han observado variaciones temporales de las comunidades de artrópodos en los bosques del oeste de Australia, en donde, durante la temporada de lluvias, se encontró un incremento en la diversidad de insectos. En este mismo estudio se encontró que en los bosques del este de Australia hay un mayor número de taxa en primavera o verano respecto a los que se hallan en el invierno.

C. Variación entre localidades

Las tres localidades de estudio presentaron diferentes tipos de perturbación y fragmentación, siendo la localidad de Juchitepec la localidad menos perturbada localmente y con una fragmentación alta. El bosque de encino de este sitio se encuentra asentado sobre roca volcánica impidiendo que éste sea utilizado para la agricultura o pastoreo, sin embargo el parche de roca volcánica está rodeado por carreteras y ejidos agrícolas. La localidad con un nivel de perturbación intermedio y una baja fragmentación es el Parque Nacional de El Chico, donde la cercanía con una rancharía provoca un aumento en la tala de los encinos para uso doméstico, incrementando la erosión de suelo. En contraste, Cahuacán es la localidad más perturbada local y regionalmente y con alto grado de fragmentación. Los parches de bosque utilizados se encuentran a 150 m de una zona urbana, además la mayor parte del bosque ya había sido talado, por lo que, el tronco de los encinares tenían entre 10 y 15 años de edad, de acuerdo con los datos aportados por los habitantes del lugar. Lo anterior puede ser uno de los factores que expliquen la riqueza específica y diversidad de las comunidades de artrópodos de dosel que se encontraron (Tabla 19). Considerando que *Q. crassipes* presentó el siguiente patrón general con respecto a sus valores de H' y S de artrópodos epífitos del dosel Chico>Juchitepec>Cahuacán (Tablas 19 y 22) y que *Q. rugosa* presentó en JU valores más altos de S de artrópodos epífitos que en el CH, pero H' fue significativamente más alta en el CH que en JU, se puede concluir con reservas que la localidad de CA fue la localidad que presentó los valores de H' y de S más bajos, lo cual está asociado a su alta perturbación local y alta fragmentación. En contraste, el CH (con alta perturbación local y baja fragmentación regional) presentó mayor diversidad de artrópodos epífitos que JU (con baja perturbación local y alta fragmentación regional). Esto sugiere que la perturbación local presente en el CH no afectó menos a la diversidad como lo fue la fragmentación del hábitat en JU. En este mismo sentido Basset (1996) reporta que la fragmentación moderada del hábitat trae como consecuencia pérdida de la diversidad local. Como el objetivo de este trabajo fue determinar el efecto de la localidad en lo general, y no el de la perturbación y la fragmentación en lo particular, se requieren estudios más detallados para dilucidar los factores dependientes de la localidad que afectan la estructura de las comunidades de AE, aunque nuestros datos sugieren un efecto de ambos factores.

De manera consistente se registró un efecto significativo de la localidad sobre las densidades y la composición de artrópodos epífitos del dosel asociados a *Q. crassipes* y a *Q. rugosa*, sobre todo en la temporada de lluvias (Tablas 12, 13 y 17). Asimismo, se encontró que la localidad determina profundamente la composición de artrópodos epífitos, más que la especie de encinos (Fig. 13 y 14).

La riqueza específica global anual varió en *Q. crassipes* de 126 en Cahuacán, 205 en Juchitepec y 213 en el Chico; por su parte *Q. rugosa* varió de 121 en el Chico a 152 en Juchitepec. Moran y Southwood (1982) encontraron que *Q. robur* en Sudáfrica tenía una riqueza específica de 149, mientras que la misma especie en Inglaterra tenía una *S* de 465 (datos que excluyen a ácaros y colémbolos). Los datos antes mencionados sugieren que la localidad juega un papel muy importante en la riqueza de artrópodos epífitos del dosel que soporta cada especie de encino. Esto se debe en parte a que en el Valle de México existe una alta heterogeneidad del sustrato que afecta las propiedades físicas (trícomas, no glandulares, espinas, y el tamaño, grosor y la dureza de las hojas (Esau, 1985)) y químicas (proteínas, nitrógeno, contenido de agua foliar, metabolitos secundarios Chapman y Joern, 1990) de las especies vegetales y a su vez afectan las condiciones microclimáticas del dosel de los árboles (Feeny, 1970). Por lo anterior, las plantas individuales representan un mosaico de recursos que varía temporal (Cano-Santana y Oyama, 1994) y espacialmente (Denno y McClure, 1983; Slansky y Rodríguez, 1987). Por lo tanto, la composición y riqueza de artrópodos cambiará espacialmente porque los recursos y condiciones en el dosel se modifican dependiendo de las características locales, así como de los procesos biogeográficos y ecológicos tales como la depredación, parasitismo, competencia, disturbio y fluctuaciones abióticas (Ricklefs, 1987; Cornell y Lawton, 1992). Reynolds y Crossley (1997), por ejemplo, encontraron que la variación espacial afecta la estructura de gremios de artrópodos del dosel.

Las condiciones ambientales bajo las cuales se desarrolla una planta puede provocar variaciones en las características físicas y químicas de una misma especie vegetal (Feeny, 1976; Rhoades, 1979), por ejemplo, Louda y Rodman (1983) encontraron que la composición de metabolitos secundarios en *Cardamine cordifolia* varía conforme se modifica la altitud. Por su parte, Chapman y Joern (1990) proponen que las bases para que

una planta sea seleccionada como alimento son, en su mayoría, químicas. Algunas de estas sustancias sirven para inhibir el crecimiento y desarrollo de los insectos (Miller y Miller, 1986).

D. Diversidad local, amplitud de distribución geográfica y heterogeneidad

En este trabajo se realizaron correlaciones entre la riqueza específica de artrópodos (excluyendo ácaros y colémbolos) y las características biológicas y ecológicas de los encinos. Las correlaciones fueron negativas y no significativas para todos los casos. Los resultados obtenidos se pueden deber al bajo número de datos que se están analizando (sólo seis especies de encinos) y además *Q. greggii* que es la especie que soporta la mayor riqueza específica presentaba los menores valores de las variables correlacionadas. lo cual sugiere que esta especie se encuentra poco estudiada. En este trabajo, se registró a *Q. greggii* como especie nueva para la localidad de Juchitepec, Edo de México. Se sugiere, realizar estudios posteriores que aborden de manera más detallada el efecto de las variables biológicas y ecológicas del huésped sobre la riqueza de especies de artrópodos del dosel. Por ejemplo, determinar si los encinos que presentan un mayor intervalo de distribución altitudinal presentan una mayor riqueza de artrópodos asociados. Para esto, es necesario contar con herbarios donde se halla realizado una purificación del género.

Otro factor que puede explicar estos resultados es el hecho de que *Q. rugosa*, que fue la especie con una gran amplitud de distribución geográfica presentó bajos valores de H' a nivel local. Esto puede sugerir que esta especie tiene características defensivas que le permite distribuirse con éxito a todo lo largo de los gradientes latitudinales y altitudinales. Es necesario hacer estudios detallados de este aspecto para corroborar esta observación.

E. Variación intra e interespecifica

Los análisis de varianza mostraron un efecto significativo del individuo y la especie de encino, con excepción de la localidad de CA donde no hay un efecto de la especie sobre las densidades de artrópodos epífitos del dosel (Tablas 8, 9, 10, y 11) Algo similar encontraron Kruger-Oliver y McGavin-George (1998) en el dosel de un bosque de Acacias en la reserva de Mkomazi, al noroeste de Tanzania.

El patrón general muestra que los datos de similitud de Jaccard y de Czekanowski sugieren que los individuos de una misma especie de encino comparten una mayor cantidad de especies de artrópodos epífitos del dosel que entre individuos de especies diferentes (Tablas 23, 24, 25 y 26). En general, las especies de encinos de una misma localidad comparten entre sí una mayor cantidad de especies, que entre especies de diferentes localidades (Tabla 27 y 28). Lo anterior sugiere que el dosel de las especies de encinos se comportan como comunidades naturales, en las cuales la fauna de artrópodos no se están estableciendo sólo de manera azarosa sino que existe una organización de las especies, es decir, que la comunidad de artrópodos del dosel de los árboles no es una abstracción hecha por el investigador.

La tabla de contingencia de *chi* registró diferencias significativas entre especies en la composición de artrópodos epífitos del dosel en las tres localidades durante la temporada de lluvias, pero no durante la temporada de sequía (Tabla 18).

Como se ha observado en este trabajo la temporada (lluvias y sequía) es un factor que determina la estructura de artrópodos epífitos del dosel, seguido por la localidad. Posteriormente, los individuos de una misma especie de encinos comparten un mayor porcentaje de especies artrópodos dentro de una misma localidad, que con especies diferentes. Lo anterior puede ser atribuido a las diferencias filogenéticas y biológicas, que provocan cambios químicos y estructurales entre los encinos. Individuos de una misma especie de encino compartirán un mayor número de características químicas y estructurales por estar más cercanas genéticamente. Por ejemplo, las características que influyen para que un insecto seleccione a su hospedero son: (a) el microclima (Lewis y Bernays, 1985; Whitman, 1987), (b) la distribución de sitios óptimos para la protección de depredadores (Joern, 1979; Lewis y Bernays, 1985) y para oviposición (Joern *et al.*, 1986), y (c) el grado de perturbación (Quinn y Walgenbach, 1990). Por lo tanto, se espera que artrópodos de una misma especie prefieran o eviten las mismas especies arbóreas ya que sus requerimientos nutricionales y conductuales son muy semejantes.

F. Diversidad y conservación de insectos

Continuamente los especialistas en conservación se dan cuenta que sus conocimientos sobre insectos son muy pobres a pesar de que éstos son los principales integrantes de cualquier ecosistema terrestre dada su densidad y biomasa (Martín-Piera, 1998). Además, las medidas que suelen aplicarse están destinadas a proteger paisaje o grandes vertebrados, mientras que los insectos escapan a su efecto o se benefician indirectamente de ellas. Si se pretende preservar la diversidad biológica, no es posible ignorar a los insectos (Pyle *et al.*, 1981), aunque para ello haya que vencer los prejuicios humanos (Cano-Santana, 1997; Cano-Santana *et al.*, en prensa)

Siendo los insectos el grupo más diverso sobre la Tierra es evidente que cuando se habla de extinción de especies o pérdida de diversidad nos referimos casi por completo a los insectos y otros grupos como ácaros, anélidos y hongos. Sin embargo, es difícil conocer con exactitud el número de especies extintas cuando la mayoría éstas ni siquiera se han descrito. Wilson (1988) propuso que la tasa anual de extinción en las zonas tropicales es de 17.500 especies. Por su parte, May *et al.* (1995) sitúan la tasa de extinción anual entre las 10.000 y 25.000 especies, es decir, de 24 a 72 especies diarias. La deforestación es una de las causas de este alarmante incremento de la extinción de especies. En los trópico, la deforestación es de 70.000 km² anuales. Estimaciones más recientes hechas por Groom y Schumaker (1993) sitúan la tasa de deforestación en el ámbito de 0.8 a 2% anual.

Los artrópodos no solamente son importante en los ecosistemas terrestres por el alto número de especies que representan, sino, por el papel ecológico que desempeñan en éstos, por ejemplo, son componentes importantes en la regulación del ciclaje de nutrientes (Kimmins, 1972; Chew, 1974; Mattson y Addy, 1975; Wickman, 1980; Wickman y Starr, 1990). Swank *et al.* (1981) reportan que los eventos que producen los insectos defoliadores sobre el dosel de los árboles son (a) decremento en la producción de madera pero incremento en la producción de hojas, (b) altos incremento del mantillo, (c) incrementos de nitrógeno por la caída de hojarasca durante el periodo de defoliación y (d) incremento significativo en la cantidad de nutrientes disponibles (especialmente nitrógeno) en la capa superficial del suelo. Risley y Crossley (1988) y Risley (1986) encontraron que las hojas verdes que se caen como resultado de la herbivoría presentaron una mayor concentración de

nitrógeno que las hojas senescentes que se encontraban en el suelo, por lo tanto, se sugiere que estas hojas son más apetecibles para los organismos descomponedores. Por lo anterior, se puede pensar que los insectos herbívoros del dosel aceleran el ciclaje de nutrientes (Risley y Crossley, 1992).

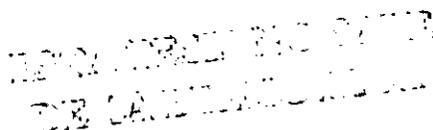
Lo antes mencionado nos proporciona información para entender el papel que juegan las perturbaciones debidas sobre todo a la deforestación que genera el hombre provocando una disminución en la diversidad y riqueza de las especies de artrópodos asociados al dosel. Además, ahora contamos con datos de diversidad y riqueza específica de artrópodos del dosel que nos ayudan a entender la importancia de conservar los bosques de encinos y lo que implicaría la pérdida de éstos en el Valle de México. Cabe mencionar que si la localidad está determinando los grupos dominantes de artrópodos epífitos del dosel, es necesaria la conservación de un mayor número de bosques con características contrastantes.

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

Muy pocos insectos en el mundo se encuentran protegidos y cada día se incrementa la pérdida de diversidad en el mundo, por lo que se recomienda hacer un esfuerzo en las siguientes direcciones. En primer lugar, es necesario describir e inventariar la diversidad de insectos. En segundo lugar, es necesario investigar los factores que causan las fluctuaciones poblacionales de insectos así como conocer la respuesta que tienen las comunidades a tales perturbaciones. En tercer lugar, se deben difundir los avances que se tienen sobre la diversidad de artrópodos del dosel y el papel ecológico que tienen en los ecosistemas terrestres. Por último, como actualmente se tiene muy poca información sobre la diversidad de artrópodos del dosel y las causas de esta alta diversidad, es necesario conservar la mayor cantidad de paisajes que sean posibles que garanticen la conservación de un mayor número de especies.

LITERATURA CITADA

- Adis, J., Y. D. Lubin y G. G. Montgomery. 1984. Arthropods from the canopy of inundated and terra firma forest near Manaus, Brazil, with critical considerations on the pyrethrum-fogging technique. *Stud. Neotrop. Fauna Envir.*, 19:223-236.
- Barnard, P. C., S. J. Brooks y N.E. Stork. 1986. The seasonality and distribution of Neuroptera, Raphidioptera, and Mecoptera on oaks in Richmond Park: Surrey as revealed by insecticide sampling. *J. Nat. Hist.*, 20:1321-1331.
- Basset, Y. 1985. Aspects de la répartition des peuplements d'arthropodes dans les couronnes de *Pinus mugo* Turra. *Mitt. Schwetz. Ent. Ges.*, 58:263-274.
- Basset, Y. 1988. A composite interception trap for sampling arthropods in tree canopies. *J. Aust. Entomol. Soc.*, 19:213-219.
- Basset, Y. 1996. Local communities of arboreal herbivores in Papua New Guinea: predictors of insect variables. *Ecology*, 11:1906-1919.
- Basset, Y. y R. L. Kitching 1991. Species number, species abundance and body length of arboreal associated with an Australian rainforest tree. *Ecol. Entomol.*, 22: 211-215
- Basset, Y. y A. H. Arthington. 1992. The arthropod community of an Australian rainforest tree: Abundance of component taxa, species richness and guild structure. *Aust. J. Ecol.*, 17:89-98.
- Barbosa, P. y M.R. Wagner. 1989. *Introduction to Forest and Shade Tree Insects*. Academic Press, Philadelphia. 639 pp.
- Borror, D. J. y R. E. White. 1976. *Insects*. Houghton Mifflin Company, Boston, Massachussets. 404 pp.
- Briand, F. 1983. Environmental control of food web structure. *Ecology*, 64: 253-263.
- Burgman, M. A. y M. R. Williams. 1995. Analysis of the spatial pattern of arthropod fauna of jarrah (*Eucalyptus marginata*) foliage using a Mantel correlogram. *Aust. J. Ecol.*, 20:455-457.
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1994. Ambito de hospederos de tres especies de insectos herbivoros de *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae). *Southwest. Entomol.*, 19: 167-172.



- Cano-Santana, Z. 1997. Conservación de las monarcas, desprecio por los plebeyos. *Ciencias*, 46:46-47.
- Cano-Santana, Z., I. Pisanty, S. Segura, P.E. Mendoza-Hernández, R. León-Rico, J. Soberón, E. Tovar, E. Martínez-Romero y L. C. Ruiz. (En prensa). Ecología y conservación de las áreas naturales del sur de la Ciudad de México: El caso de las áreas naturales y protegidas del derrame del Xitle. Sometido a *Bol. Soc. Bot. Méx.*
- Cates, R. G. y D. F. Rhoades. 1977. *Prosopis* leaves as a resource for insects. Pp. 61-83. In: B. B. Simpson (ed.). *Mesquite*. Dowden, Hurchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
- Chapman, R. F. y A. Joern. 1990. *Biology of Grasshoppers*. John Wiley y Sons, New York. 562 pp
- Chew, R. M. 1974. Consumers as regulators of ecosystems: and alternative to energetics. *Ohio J. Sci.*, 74:359-369.
- Claridge, M. F. y M. R. Wilson. 1982. Insect herbivore quills and species-area relationships: leafminers on British trees. *Ecol. Entomol.*, 7:19-30.
- Cornell, H. V. y J. H. Lawton. 1992. Species interactions local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *J. Anim Ecol.*, 61: 1-12.
- Cortéz, L. A., G. León y R. Hernández. 1966. Suelos derivados de rocas y cenizas volcánicas andesíticas de la zona oriental del Iztaccihuatl. *Agrociencia*, 1:143-153.
- Crawley, M. J. 1989. The relative importance of vertebrate and invertebrate herbivore. Pp. 45-71. In: E. A. Bernays (ed.). *Insect-Plant Interactions*. Vol. 1. DRT, Boca Raton, Florida.
- Darveau, M., J. Martel, J. L. Desgranges y Y. Mauffette. 1997. Associations between forest decline and bird and insect communities in northern hardwoods. *Can. J. Forest Res.*, 27:876-882.

- Del Rio, M. y J. Mayo. 1985. Entomofauna asociada a *Quercus* spp. en la Meseta Tarasca. Boletín Técnico No. 124. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, México. 16 pp.
- Denno, F. R. y S. M. MacClure. 1983. *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. Academic Press, New York. 717 pp.
- Diamon, J. M. y R. M. May. 1981. Island biogeography and the desing of natural reserves. Pp. 228-252. In: R. M. May (ed.) *Theoretical Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Diamond, J. y T.J. Case. 1986. *Community Ecology*. Harper & Row, New York. 665 pp.
- Elton, C. 1973. The structure of invertebrate populations inside neotropical rain forest. *J. Anim. Ecol.*, 42:55-104.
- Erwin, T. L. 1983. Tropical forest canopies: the last biotic frontier. *Bull. Entomol. Soc. Amer.*, 29:14-19.
- Erwin, T.L. 1988. The tropical forest canopy: the heart of biotic diversity. Pp 123-129. In: S.L. Sutton *et al.* (eds.). *Tropical Rainforest Ecology and Management*. Blackwell, Oxford.
- Flores, M., J. Jiménez, X. Madrigal, F. Moncayo y F. Takaki. 1971. *Memoria del Mapa de la Vegetación de la República Mexicana*. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. México, D.F. 59 pp
- Foelix, R. F. 1982. *Biology of Spiders*. Harvard University Press, London. 210 pp
- Frankie, G. W., J. M. Tucker y B. Welch. 1979. Arthropod fauna of live oak in urban and natural stands in Texas. I. Site descriptions, oak taxonomy, phenology and sampling methods. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 52:71-85.
- Gallina, M. P., A. González, R. C. Moutal y G. C. Tello. 1974. Bases para la reestructuración del Parque Nacional "El Chico", Hidalgo. Mexico. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F. 144 pp.
- García, M. C. 1974. Primer catálogo de insectos fitófagos de México. *Fitófilo* No. 69. Secretaría de Agricultura y Ganadería, México. 176 pp.
- García, M. C. 1977. *Insectos y Ácaros de las Plantas Forestales*. *Fitófilo* No. 73. Secretaría de Agricultura y Ganadería, México. 163 pp.

- Gaston, K. J. 1991. The magnitude of global insect species richness. *Conserv. Biol.*, 5:283-330.
- Germán, R. T. P. Trejo. 1980. Daños asociados a la entomofauna en una población de encinos. *Rev. Inst. Nac. Inv. Forest.*, 23:51-64.
- Giller, P. S. 1984. *Community Structure and the Niche*. Chapman and Hall, London, 176 pp.
- González-Cortés, C. (En prep.). Factores que estructuran a las comunidades de artrópodos epífitos de los tepozanes del Pedregal de San Ángel, México. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, D. F.
- González, R. R. 1993. La diversidad de los encinos mexicanos. *Rev. Soc. Hist. Nat.*, 44:125-142.
- Groom, M. J. y N. Schumaker. 1993. Evaluating lands-cape change: patterns of worldwide deforestation and local fragmentation. Pp. 24-44. In: P.M. Kareiva, J.G. Kingsolver y R.N. Huey (eds.) *Biotic Interactions and Global Change*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Guilbert, E., J. Chazeau y L. B. De Larbogne. 1994. Canopy arthropod diversity of New Caledonian forests sampled by fogging. Preliminary results. *Mem. Queensl. Mus.*, 36 77-85.
- Guilbert, E., M. Baylac y J. Nait. 1995. Canopy arthropod diversity in a new caledonian primary forest sampled by fogging. *Pan. Pac. Entomol.*, 71:3-13.
- Gut, L. J., W. J. Liss y P. H. Westigard 1991. Arthropod community organization and development in pear. *Environ. Manage.*, 15:83-104.
- INEGI. Instituto Nacional de Estadística e Informática. 1992a. Síntesis Geográfica del Estado de Hidalgo. INEGI, México. 134 pp.
- INEGI. Instituto Nacional de Estadística e Informática. 1992b. Síntesis Geográfica del Estado de México. INEGI, México. 161 pp.
- Janzen, D. H. 1973 Host plants as islands. II. Competition in evolutionary and contemporary time. *Am. Nat.*, 107:786-790.
- Joern, A. 1979. Resource utilization and community structure in assemblages of arid grassland grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Trans. Am. Entomol. Soc.*, 105: 253-300.

- Jones, J. H. 1986. Evolution of the Fagaceae: Implications of defoliation. *Bot. Garden*, 73: 228-275.
- Karr, J. R. y F. C. James. 1975. Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities. Pp. 258-291. *In*: M. L. Cody y J. M. Diamond (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Kato, M., T. Inoue, A. A. Hamid, T. Nagamitsu, M. Ben-Merdek, A. R. Nona, S. Yamane y T. Yumoto. 1995. Seasonality and vertical structure of light-attracted insect communities in a dipterocarp forest in Sarawak. *Res. Popul. Ecol.*, 37:59-79.
- Kim, K. C. 1993. Biodiversity, conservation and inventory: why insects matter. *Biodiv. and Conserv.*, 2: 191-214.
- Kimmins, J. P. 1972. Relative contributions of leaching litterfall, and defoliation by *Neodiprion fertifer* (Hymenoptera) to the removal of cesium-134 from red pine. *Oikos*, 23:226-234.
- Kitching, R. L., J. M. Bergelson, M. D. Lowman, S. McIntyre, y G. Carruthers. 1993. The biodiversity of arthropods from Australian rainforest canopies: General introduction, methods, sites and ordinal results. *Aust. J. Ecol.*, 18:181-191.
- Krants, G. W. 1978. A manual of acarology. Ed. OSU Bookstores. Corvallis, Oregon. 509 pp.
- Kruger-Oliver y C. McGavin-George. 1998. Insect diversity of *Acacia* canopies in Makomazi game reserve, north-east Tanzania. *Ecography* 21:261-268.
- Kuris, A. M., A. R. Blaustein y J. J. Alió. 1980. Hosts as islands. *Am. Nat.*, 116: 570-586.
- Lawton, J. H. 1982. Vacant niches and unsaturated communities: a comparison of bracken herbivores at sites on two continents. *J. Anim. Ecol.*, 51:573-795.
- Lawton, J. H. y D. Schröder. 1978. Some observations on the structure of phytophagous insect communities: the implications for biological control. *Proceedings of the 4th Symposium on Biological Control of Weeds*. Gainesville, Florida. Pp. 57-73.
- Lewis, A. C. y A. Bernays. 1985. Feeding behavior: selection of both wet and dry food for increased growth in *Schistocerca gregaria* nymphs. *Entomol. Exp. Appl.* 37: 105-112.

- Lowman, M. D. y P. K. Wittman. 1996. Forest canopies: Methods, hypotheses and future directions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 27:55-81.
- Mac Arthur R. H. y E. O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Monographs in Population Biology. Princeton University Press, Princeton. 203 pp.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Princeton. 179 pp.
- Majer, J. D. y H. F. Recher. 1988. Invertebrate communities on western Australian eucalypts: A comparison of branch clipping and chemical knockdown procedures. *Aust. J. Ecol.*, 13:269-278.
- Majer, J. D., H. F. Recher y A. C. Postle. 1994. Comparison of arthropod species richness in eastern and western Australian canopies: A contribution to the species number debate. *Mem. Queensl. Mus.*, 36:121-131.
- Martin-Piera, F. 1998. Apuntes sobre biodiversidad y conservación de insectos. dilemas ficciones y ¿soluciones? *Bol. Soc. Entomol. Arg.*, Número extraordinario.
- Mattson, W. J. y N. D. Addy. 1975. Phytophagous insects as regulators of forest primary production. *Science*, 190, 515-522.
- May, R. M. y W. J. Leonard. 1975. Nonlinear aspects of competition between three species. *SIAM J. Appl. Math.*, 29:243-253.
- Medina, J. M. 1980. Análisis fitogeográfico de la vertiente Sur de la Sierra de Pachuca, Hidalgo. Tesis Profesional. E.N.C.B., I.P.N., México. 58 pp.
- Miller, R. J. y A. T. Miller. 1986. *Insect-Plant Interactions*. Springer-Verlag, New York, 342 pp.
- Milton, K. 1979. Factors influencing leaf choice by howler monkeys: a test of some hypothesis of food selection by generalist herbivores. *Am. Nat.*, 114: 362-378
- Muller, C. y McVaugh, 1972. The oaks (*Quercus*), with comments on related species. *Contr. Univ. Mich. Herb.*, 9:507-522.
- Murillo, R. M., J. G. Palacios-Vargas, J. M. Labougle, E. M. Hentschel, J. E. Llorente, K. Luna, P. Rojas y S. Zamudio. 1985. Variación estacional de la entomofauna asociada a *Tillandsia* spp. en una zona de transición biótica. *Southwest. Entomol.*, 8: 292-312.

- Moran, V. C. y T. R. E. Southwood. 1982. The guild composition of arthropod communities in trees. *J. Anim. Ecol.*, 51:289-306.
- Morris, M.G. y F.H. Perring. 1974. *The British Oak*. Pendragon, Cambridge. 375 pp.
- Morse, D. R., N. E. Stork y J. H. Lawton. 1988. Species number, species abundance and body length relationships of arboreal beetles in Bornean lowland rain forest trees. *Ecol. Entomol.*, 13:25-37.
- Nadkarni, N. M. y J. T. Longino. 1990. Invertebrates in canopy and ground organic matter in a neotropical montane forest. Costa Rica *Biotropica*, 22: 286-289.
- Nixon, K.C. 1993. Infrageneric classifications of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Ann. Sci. Forest.* 1: 25-34.
- Ohmart, C. P., L. G. Stewart y J. R. Thomas. 1983. Leaf consumption by insects in three *Eucalyptus* forest types in southeastern Australia and their role in short-term nutrients cycling. *Oecologia*, 59:322-330
- Ozanne, C. M. P. 1996. The arthropod communities of coniferous forest trees. *Selbyana*, 17:43-49.
- Palacios-Vargas, J. G. 1981. Collembola asociados a *Tillandsia* (Bromeliaceae) en el derrame lávico del Chichinautzin, Morelos, México. *Southwest. Entomol.*, 6: 87-98
- Palacios-Vargas J. G., G. Castaño-Meneses y J. A. Gómez-Anaya. 1998. Collembola from the canopy of a Mexican tropical deciduous forest. *Pan Pac. Entomol.*, 14: 47-54.
- Palacios-Vargas J. G., G. Castaño-Meneses y A. R. Pescador. 1999. Phenology of canopy arthropods of a tropical deciduous forest in western Mexico. *Pan. Pac. Entomol.*, 75.
- Pyle, R., M. Bentzien y P. Opler. 1981. Insect conservation. *Ann. Rev. Entomol.*, 26: 233-258.
- Reynolds, B. C. y D.A. Crossley Jr. 1997. Spatial variation in herbivory by forest canopy arthropods along an evaluation gradient. *Environ. Entomol.*, 26:1232-1239.

- Recher, H. F., J. D. Majer y S. Ganesh. 1996. Seasonality of canopy invertebrate communities in eucalypt forests of eastern and western Australia. *Aust. J. Ecol.*, 21:64-80.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235: 167-171.
- Riess, H. C. 1956. Insectos productores de agallas entomocecidias de algunos lugares de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 129 pp.
- Rios-Casanova, L. 1993. Variación espacial y temporal de los artrópodos epífitos del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Rios-Casanova, L. y Z. Cano-Santana. 1994. Análisis cuantitativo de los artrópodos epífitos del Pedregal de San Ángel. Pp. 275-281 In: A. Rojo (comp.). *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. UNAM, México.
- Risley, L. S. 1986. The influence of herbivores on seasonal leaf-fall: premature leaf abscission and petiole clipping. *J. Agric. Entomol.*, 3: 152-162.
- Risley, L. S. y D. A. Crossley Jr. 1988. Herbivore-caused greenfall in the southern Appalachians. *Ecology*, 69: 1118-1127.
- Risley, L. S. y D. A. Crossley Jr. 1992. Contribution of herbivore-caused greenfall to litterfall N flux in several southern Appalachian forested watersheds. *Am. Midl. Nat.*, 129: 67-74.
- Romero, R. y Z. Rojas. 1986. Contribución al conocimiento de las plagas y enfermedades del género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de México. Memorias del VI Coloquio de Investigación. UNAM-SEDUE. México.
- Romero, R. S. 1993. El género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 151 pp.
- Roughgarden, J. y J. Diamond. 1986. Overview: The role of species interactions in community ecology. Pp. 333-343. In: Diamond y Case (eds.). *Community Ecology*. Harper & Row, New York.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México. 432 pp.

- Rzedowski, J y J. M. Medina. 1981. *Guía Botánica de la Parte Alta de la Sierra de Pachuca*. Sociedad Botánica de México, México. 20 pp.
- Rzedowski, J. y G. C. Rzedowski (eds.). 1991. *Flora Fanerogámica del Valle de México*: Vol. I. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N., México. 403 pp.
- Samways, M.J. 1994. *Insect Conservation Biology*. Chapman & Hall, London. 310 pp.
- SARH, Secretaria de Agricultura y Recursos Hidráulicos. 1989. *Observaciones Climáticas*. Subdirección de Hidrología, Departamento de Hidrometría (documento de información interna) s.p
- SEDUE, Secretaria de Desarrollo Urbano y Ecología. 1988. *Plan de Manejo del Parque Nacional "El Chico", Delegación Hidalgo, México*. (Documento de información interna) s.p.
- Slansky, F y J. G. Rodriguez. 1987. *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and Related Invertebrates*. Wiley and Sons, New York.
- Simandi, J. 1993. Canopy arthropods on Scots pine: Influence of season and stand age on community structure and the position of sawflies (Diprionidae) in the community. *For. Ecol. Manage.*, 62:85-98.
- Simpson, G. G. 1969. Species density of North American recent mammals. *Syst. Zool.*, 13:57-73.
- Schoener, T. W. y D. Janzen. 1968. Notes on environmental determinants of tropical versus temperate insect size patterns. *Am. Nat.*, 102:207-224.
- Schowalter, T. D. 1985. Adaptations of insects to disturbance. Pp. 235-252. In: S. T. A. Pickett y P.S. White (eds.). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York.
- Showalter, T. D. 1994. Invertebrate community structure and herbivory in a tropical rain forest canopy in Puerto Rico following hurricane Hugo. *Source Biotropical*, 26: 312-319.
- Schowalter, T. D. 1995. Canopy invertebrate community response to disturbance and consequences of herbivory in temperate and tropical forest. *Selbyana*, 16: 41-48

- Schowalter, T. D. y D. A. Crossley Jr. 1987. Canopy arthropods and their response to forest disturbance. Pp. 207-218. *In*: D. A. Crossley y W.T. Swank (eds.). *Forest Hydrology and Ecology at Coweeta*. Springer-Verlag, New York.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1995. *Biometry*. W.H. Freeman, New York. 420 pp.
- Southwood, T. R. E. 1972. The Insect/Plant Relationship Evolutionary Perspective. Pp. *In*: H. F. Van Emden (ed.). *Insect/Plant Relationship*. Blackwell, Oxford.
- Southwood, T. R. E. 1978. The components of diversity. Pp. 19-40. *In*: L. A. Mound y N. Waloff (eds.). *Diversity of Insects Fauna*. Symposia of the Royal Entomological Society of London No. 9.
- Southwood, T. R. E., V. C. Moran y C. E. J. Kennedy. 1982. The richness, abundance y biomass of the arthropod communities on trees. *J. Anim. Ecol.*, 51:635-649.
- Stork, N. E. 1987. Guild structure of arthropods from Bornean rain forest trees. *Ecol. Entomol.*, 12:69-80.
- Strong, D. R. 1974. The insects of British trees community equilibration in ecological time. *Ann. MO Bot. Gard.*, 61:692-701
- Strong, D. R. y D. A. Levin. 1979. Species richness of plant parasites and growth form of their hosts. *Am. Nat.*, 114:1-22
- Strong, D. R., J. H. Lawton y T. R. E. Southwood. 1984. *Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms*. Blackwell, Oxford. 420 pp.
- Swank, W. T., J. B. Waide, D. A. Crossley Jr. y R. L. Todd. 1981. Insect defoliation enhances nitrate export from forest ecosystems. *Oecologia*, 51: 297-299.
- Vázquez, U. M. L. 1992. El género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de Puebla, México. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Zaragoza. UNAM, México. 123 pp.
- Wickman, B. E. 1980. Increase growth of white fir after a Douglas-fir tussock moth outbreak. *J. For.*, 78: 31-33
- Wickman, B. E. y G. L. Starr. 1990. Mammoth lakes revisited-50 years after a Douglas-fir tussock moth outbreak. U. S. For. Serv. Res. Note PNW-RN-496.
- Wiens, J. A. 1986. Spacial scale and temporal variation in studies of shrubsteppe birds. Pp. 154-172 *In*: J. Diamond y T. J. Case (eds.). *Community Ecology*. Harper & Row, New York.

- Wilson, E. O. 1988. The current state of biological diversity. Pp. 3-18. *In*: E.O. Wilson (ed.). *Biodiversity*. National Academy Press, Washington.
- Winchester, N. N. y R. A. Ring. 1996. Northern temperature coastal sitkal spruce forest with special emphasis on canopies: Studying arthropods in an unexplored frontier. *Northwest Sci.*, 70:94-103.
- Whitman, D. W. 1987. Thermoregulation and daily activity patterns in a black desert grasshopper, *Taeniopoda eques*. *Anim. Behav.*, 35: 1814-1828.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. 718 pp.

Apéndice 1. Altura y cobertura de los individuos de encinos sobre los que se colectaron los artrópodos epifitos en el Valle de México

	EL CHICO						JUCHITEPEC				CAHUACÁN							
	secas			lluvias			secas		lluvias		secas			lluvias				
	altura (m)	cobertura (m ²)		altura (m)	cobertura (m ²)		altura (m)	cobertura (m ²)	altura (m)	cobertura (m ²)	altura (m)	cobertura (m ²)		altura (m)	cobertura (m ²)			
<i>Q. crassipes</i>	1	8.5	969	1	9	1454	1	9	1188	1	8	712	1	8.1	1166	1	8.4	1074
	2	8	747	2	8.7	1205	2	8.8	798	2	8.3	1604	2	9.7	1720	2	8.6	1892
	3	9.5	1076	3	10	1567	3	10.1	1112	3	9.9	1888	3	10.2	2045	3	10	1990
<i>Q. rugosa</i>	1	8.1	1058	1	8.9	1558	1	8.3	954	1	8.9	1074						
	2	9.5	1017	2	9.6	914	2	9	1022	2	9	1524						
	3	9.5	1257	3	9.8	1658	3	9	1317	3	9.3	1481						
<i>Q. crassifolia</i>	1	9	1413	1	9.9	1396												
	2	10.5	1481	2	9.8	1792												
	3	8.8	1703	3	10	1567												
<i>Q. greggii</i>							1	8.3	763	1	8	789						
							2	8	773	2	9.2	1125						
							3	8.1	1066	3	8.1	881						
<i>Q. laeta</i>												1	9	1565	1	9.2	1484	
												2	9.7	1748	2	9.8	1700	
												3	10.1	1847	3	10	1910	
<i>Q. castanea</i>												1	8.7	1183	1	8.7	1317	
												2	9.5	1398	2	9.7	1429	
												3	9.5	1567	3	10	1934	