



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Diversidad de insectos y niveles de daño en
semillas de *Quercus candicans* Née y
Quercus crassipes Humb. & Bonpl. en
Valle de Bravo, México.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

LAURA LOPEZ ESQUIVEL

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. MARIA DEL CONSUELO BONFIL SANDERS

CODIRECTOR DE TESIS:

ZENON CANO SANTANA



2004



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



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.



ACADEMIA NACIONAL DE CIENCIAS
EXACTAS Y FÍSICAS

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

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Diversidad de insectos y niveles de daño en semillas de Quercus candicans Née y Quercus crassipes Humb. & Bonpl. en Valle de Bravo, México."

realizado por Laura López Esquivel

con número de cuenta 95202680 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders

Co-Director de Tesis
Propietario

Dr. Zenón Cano Santana

Propietario

Dra. Rosa Gabriela Castaño Meneses

Suplente

M. en C. Efraín Tovar Sánchez

Suplente

M. en C. Pedro Eloy Mendoza Hernández

Consejo Departamental de Biología FACULTAD DE CIENCIAS

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



UNIDAD DE ENSEÑANZA DE BIOLOGÍA

*"Alcanzarás la región de las nubes, rozarás la transparencia del cielo y no
tendrás miedo de caer"*

Popol Vuh

*En cada trozo de tiempo que dejamos en las pisadas...en cada sueño invisible,
en cada aliento náufrago...nace el movimiento... aunque el silencio vieje bajo la
piel...*

Lauris

*Con las caricias orladas del silvestre prado... el fulgor de los pétalos tan
frágiles, se aferran a lo agreste, a lo catafalco... sonríen a la muerte y siguen
cálidos, austeros y luminosos....*

Razón que me enseña....

Lauris

A mis padres..... quienes me brindaron la luz de un amanecer.....
A mis hermanos Meche, Angelín y Pepe.....porque juntos somos
puntos cardinales en un universo místico.....
A mi bello amor... por que mi ojos son el reflejo de nuestras almas
fusionadas.....
A la Naturaleza, por que cada amanecer toca mi espíritu y sonrío.....y
en el crepúsculo.... me brinda esperanza.....

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS RESUMEN

INTRODUCCIÓN

Los encinos y su importancia	1
Depredación pre-dispersión	4
Ecología de poblaciones: Importancia de las interacciones	6
Depredación y tamaño de bellotas	8
Hongos patógenos asociados a las bellotas de encinos	9
Daños mecánicos asociados a las bellotas de encinos	10
Los artrópodos asociados a las bellotas de encinos	11
Efecto del tamaño de la bellota sobre el desempeño de las plántulas	13

OBJETIVOS E HIPÓTESIS 16

MÉTODOS

Sitio de estudio	18
Sistema de estudio	20
Colecta y clasificación de semillas	21
Análisis de datos	24

RESULTADOS

Artropodofauna asociada a las bellotas	29
Fuentes y niveles de daño en bellotas	34
Variación intraespecífica en los niveles de daño de las bellotas	35
Asociación entre tipos de daño en las bellotas	37
Tamaño de semilla e infestación	37
Germinación y crecimiento	41

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES 46

LITERATURA CITADA 57

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 4.1 Insectos y ácaros asociados a las bellotas de <i>Q. candicans</i> y <i>Q. crassipes</i>	30
Tabla 4.2 Abundancia y densidad de insectos depredadores de las bellotas	32
Tabla 4.3 Índice de diversidad de Shannon-Wiener de los insectos y ácaros	33
Tabla 4.4 Variación de la densidad de insectos en las bellotas	33
Tabla 4.5 Niveles de daño en las bellotas	34
Tabla 4.6 Niveles de infestación por tipo de daño asociado a las bellotas	35
Tabla 4.7 Comparación del tamaño de la bellota y grosor de la testa	39
Tabla 4.8 Resultados del GLIM en la correlación del tamaño de bellota y tipo de daño	39
Tabla 4.9 Porcentaje de germinación en las semillas de ambas especies	42
Tabla 4.10 Andeva del tamaño y no. de hojas de plántulas de <i>Q. crassipes</i>	44
Tabla 4.11 Andeva del tamaño y longitud de plántulas de <i>Q. crassipes</i>	45
Tabla 4.12 Comparación del tamaño de plántula con el tamaño de la semilla madre	45
Tabla 5.1 Niveles de infestación por insecto en varias especies de <i>Quercus</i>	49

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 3.1 Mapa del sitio de estudio	18
Figura 3.2 <i>Quecus candicans</i> y <i>Q. crassipes</i>	21
Figura 3.3 Sitio de colecta	22
Figura 3.4 Esquema del arreglo de semillas para la germinación	27
Figura 4.1 Distintas larvas encontradas en las bellotas	31
Figura 4.2 Variación intraespecífica en la frecuencia de daño en las bellotas	36
Figura 4.3 Asociación entre tipos de daño en las bellotas	38
Figura 4.4 Correlación entre tamaño de bellota e infestación de insectos	40
Figura 4.5 Correlación entre tamaño de bellota y el ataque por hongos	40
Figura 4.6 Correlación entre tamaño de bellota y el daño mecánico	41
Figura 4.7 Porcentaje de germinación en las semillas	42
Figura 4.8 Germinación acumulada comparada con el tamaño de semilla	43
Figura 4.9 No. de hojas y la longitud de plántulas por el tamaño de semillas	45

Agradecimientos

Mil gracias.....abrazos.....sonrisas a cada ser que puso un ladrillo en la construcción de este trabajo.

Agradezco a todos los miembros del Laboratorio Especializado en Ecología de Poblaciones por su apoyo logístico, intelectual y financiero brindado a lo largo de la realización de este trabajo.

Al Laboratorio de Ecología, en especial al Biól. Marco Romero Romero por todo el apoyo técnico brindado..

Al INIFAP por su gran apoyo logístico y su dedicación durante la identificación de larvas de insectos.

Al Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos, en especial a la Dra. Gabriela Castaño por su valioso tiempo brindado.

Al Instituto de Ecología por todos los momentos brindados y por tenderme la mano en momentos duros.

A la Dra. Cosuelo Bonfil por su asesoría y sus consejos no sólo académicos, para que se finalizara este proceso.

Al Dr. Zenón Cano por sus sonrisas, su linda amistad, buenas críticas, confianza, apoyo, consejos, preocupación y empeño en la realización de mi formación personal y académica.

Al Dr. Rodolfo Dirzo, por sus amistad, confianza, paciencia, altruismo, preocupación y consejos obsequiados a lo largo de la carrera.

Al Dr. Carlos Martorel por sus consejos de estadística, que enraizaron parte de este documento.

Al Dr. Raúl Alcalá por su amistad y sus acertados consejos brindados no sólo para este trabajo.

Al M. en C. Pedro E. Mendoza, por toda su valiosa ayuda brindada a cada instante.

Al M. en C. Efraín Tovar, por que en poco tiempo me ha ofrecido su confianza.

Al Biól. Héctor por su ayuda logística en las salidas al campo.

Al Dr. Adolfo Navarro, por la guía incondicional que siempre me brindó.

A M. en C. Gerardo Rivas, por su linda amistad y sus palabras reconfortantes.

A la Dra. Cecilia Vanegas de Ecofisiología, por su amistad y apoyo.

Y en los momentos de lágrimas, dolor, desesperación, sonrisas, alegría, reflexión, juegos.....doy todo mi calor...mis abrazos.... besos y protección.....A mis amigos... y a cada personita que estuvo tan cerca de mí....

A Pery Álvarez, por sus sonrisas, su confianza, apoyo y amor brindado durante toda mi vida... y a Paty Feria, por que siempre me ha atendido mis inquietudes.

A Isa...por ser una bella gotita de dulzura que siempre abrazaba mis pensamientos y me brindaba calor.

A Karlita.... por su tierna ingenuidad y su bella amistad.

A Mary Carmen, Harry, Vania, Elizabeth, Karlis, Nanda, Mirza, Carlitos I, II, III, Micke, Abraham, Chucho, Ehinar, Luis, Tonatiuh, César, Ferito, Pau, Pao, Brenda, Gaby I, II, Vale, Lau, Lalo, Jaimillo, Juanillo, Fer, Jhonny, Andrés I, II, Nelson, Nestor, Nelle, Elsitá, Cris, Lupita, Robert, Albert, Paty Lucero, Mundo, etc.....por que aunque me falten palabras para demostrarles cuanto significan para mí...siempre estaré en su corazón y cuando me necesiten....

A Ramirini... por esas tardes de grandes aventuras en la imaginación y creación.... A Rafa...por su hermosa esencia...siempre firme y amorosa.....A Roy... por su paciencia y amistad...

A Dulce Figueroa, por que además de ofrecerme su gran amistad, me brindó grandes enseñanzas.

A Lore, por ser tan especial y fuerte a contracorriente...A Estebancillo, por sus eternos incentivos que me animan....

A Iván por su confianza y su cariño incondicional.... A Baldo, Ivan II, por sus sonrisas...

A todos los médicos que han dado su esfuerzo y alma para que siga viviendo, especialmente, a la Dra. García Vidal y Dr. Calderón y a todos los del laboratorio de inmunología.

Al personal de la Facultad de Ciencias, a Baldo de Cómputo, laboratoristas y demás personitas que me brindaron sus sonrisas y abrazos en algún momento.

A pesar de todos los nombramientos anteriores, sé muy bien que falta mucha gente por mencionar, pero siempre están en mi corazón, siempre los recuerdo y siempre brindaré mi ayuda de cualquier índole.....

Se que la realización de este trabajo científico, es solo una razón más para recordar que cada uno dejamos huellas profundas en la vida de los demás y que eso es razón suficiente para mirar al horizonte y volar a cada instante.....

López-Esquivel, L. 2004. Diversidad de insectos y niveles de daño en semillas de *Quercus candicans* Née y *Quercus crassipes* Humb. & Bonpl. en Valle de Bravo, México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 71 pp.

RESUMEN

Se evaluó la diversidad de insectos y los niveles de daño en 776 bellotas de *Q. candicans* (con semillas más grandes) y en 990 bellotas de *Q. crassipes* (con semillas más pequeñas). Se analizó la asociación entre tipos de daño (insectos, hongos y daño mecánico); se determinó el papel del tamaño de la semilla sobre la probabilidad de ser atacada por insectos, hongos y de dañarse mecánicamente; y se determinó el efecto del daño sobre la germinación y el crecimiento de plántulas. Se registraron 10 especies de insectos en las bellotas de *Q. candicans* y 11 en las de *Q. crassipes*, pero la diversidad de artrópodos fue más alta en las bellotas de *Q. candicans*, en tanto que la abundancia de éstos fue más alta en *Q. crassipes*. No se encontraron diferencias entre especies en la diversidad de insectos asociados a las bellotas. El nivel de infestación por insectos en las bellotas de *Q. candicans* fue 12.3% y en *Q. crassipes* 20.7%. El porcentaje de semillas dañadas por hongos fue de 7.0% en *Q. candicans* y de 15.2% en *Q. crassipes*, en tanto que 28.0% de las bellotas de *Q. candicans* y el 1.8% de *Q. crassipes* estuvieron dañadas por fuentes mecánicas. En ambas especies se encontró una asociación positiva entre el daño por hongos y el ataque de insectos, probablemente debido a que los insectos son vectores importantes de los hongos. También se encontró una asociación positiva entre el ataque de hongos y el daño mecánico, debido probablemente a que las bellotas con algún daño en su testa facilitan la entrada de hongos. Sólo en *Q. candicans* se registró una asociación negativa entre el daño mecánico y el ataque de insectos, debido tal vez a que los insectos no ovipositan en bellotas dañadas mecánicamente. No se encontró una correlación entre el tamaño de la bellota y el ataque por insectos en *Q. candicans*, debido a que el grosor de la testa de las bellotas de esta especie constituye una barrera importante para los curculiónidos. En *Q. crassipes* se encontró una correlación positiva entre ambas variables debido a que se incrementa la disponibilidad de alimento y, en este caso, el grosor de la testa no estuvo correlacionado con el tamaño de la bellota. En *Q. candicans*, el tamaño de la bellota no se correlacionó con el daño mecánico, pero sí de manera marginal y positiva con el ataque por hongos; mientras que en *Q. crassipes* el tamaño de la bellota se correlacionó negativamente con el daño mecánico y con el ataque por hongos. No se pudo lograr la germinación de las bellotas de *Q. candicans*. El efecto de la infestación por insectos en la germinación fue letal para las bellotas de *Q. crassipes*. En este caso, las bellotas pequeñas germinaron más rápido, pero a las siete semanas el porcentaje de germinación fue similar en bellotas de los tres tamaños contrastantes. Se encontró que entre más grande son las bellotas de *Q. crassipes*, mayor biomasa y altura tienen las plántulas que derivan de ellas. Se concluye que los niveles de daño por distintos factores dependen tanto del tamaño de las bellotas como del grosor de la testa, y que el daño causado por hongos, insectos y fuentes mecánicas son interdependientes, lo que tiene consecuencias desfavorables en la germinación de las bellotas.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Los encinos y su importancia

Los bosques de *Quercus* o encinos son comunidades vegetales características de las zonas montañosas de México. Constituyen el 72% de la cubierta vegetal de las zonas de clima templado, aunque también penetran en regiones de clima cálido e incluso en las semiáridas, en las que asumen una fisonomía de tipo matorral (Rzedowski, 1989). Con frecuencia los encinos forman parte de bosques mixtos cuando se asocian con especies de *Pinus* y *Abies*, y forman parte de los bosques mesófilos de montaña y algunas comunidades de tipo tropical (Rzedowski, 1989).

Los encinos pertenecen a la familia Fagaceae, que tuvo su origen probable en las montañas tropicales, de donde sus miembros migraron y divergieron en el Cretácico Tardío (hace 60 m.a.) (Axelrod, 1983). En el Eoceno Medio hubo especiación rápida en la familia debido a la expansión de los climas más fríos y secos, por lo que se estima que durante todo el Cenozoico poblaron las zonas montañosas del Hemisferio Norte y fueron desplazándose al sur hasta llegar a México por el este de Estados Unidos hasta poblar las zonas en las que hoy se distribuyen (Nixon, 1998).

En el mundo se reconocen 531 especies de *Quercus* (Govaerts y Frodin, 1998); las especies americanas se agrupan en los siguientes subgéneros o secciones: encinos rojos (sección Lobatae o Erythobalanus); encinos blancos (sección Quercus, Lepidobalanus o Leucobalanus) y encinos intermedios (sección Protobalanus) (Johnson *et al.*, 2002).

La diversidad de encinos en México es muy amplia, y actualmente se reconocen más de 150 especies, de las cuales 86 son consideradas endémicas, lo

que coloca a nuestro país en el segundo lugar mundial por la diversidad de encinos que alberga, por arriba de Estados Unidos (~90 especies), Malasia (~70 especies) y China (35 especies) (Nixon, 1998).

Debido a que la hibridación introgresiva es común en el género, los encinos blancos presentan una gran dificultad sistemática, ya que forman complejos de especies de importancia económica y ecológica que revisten problemas taxonómicos debido a que las especies son morfológicamente muy similares, muy variables a nivel intraespecífico y frecuentemente simpátricas (Zavala, 1989; Bacon, 1997). Entre las especies de los Estados Unidos que conforman estos grupos destacan *Quercus arizonica*, *Q. grisea*, *Q. laeta*, *Q. convallata*, *Q. obtusata*, *Q. chihuahuensis*, *Q. transmontana*, *Q. striatula* y otras (Bacon y Spellenberg, 1996).

A pesar de su alta diversidad, en México los encinos son en general poco explotados a escala industrial, aunque a nivel local se usan ampliamente como fuente de leña y para la obtención de carbón (Camacho, 1985; Bonfil y Valencia, 1993). Su bajo nivel de explotación comercial se atribuye a que muchas especies tienen talla baja y troncos delgados, y que su madera suele ser más dura que la de los pinos (Equihua, 1980).

Los encinos son elementos importantes para la conservación de la biodiversidad. Se han realizado diversos estudios sobre su papel en el funcionamiento de los ecosistemas y en el mantenimiento de la vida silvestre, aunque la mayor parte de esta información se ha generado en Europa y en los Estados Unidos. Se ha mostrado, por ejemplo, que en Inglaterra los robles *Quercus robur* y *Q. petrae* albergan una gran diversidad de epífitas, como orquídeas (Orchidaceae), bromelias (Bromeliaceae), muérdagos (Viscaceae) y numerosas familias de líquenes y briofitas (Rose, 1974). Los hongos macroscópicos asociados a estas especies incluyen 59 especies parásitas, 27 micorrícicas y 59 saprófitas (Watling, 1974).

Una gran diversidad de especies de artrópodos que habitan el follaje, frutos, ramas y raíces de diversas especies de *Quercus* (Morris, 1974; Coulson y Witter, 1984; Szujecki, 1987; Cibrán *et al.*, 1995; Keator y Bazell, 1998; Tovar-Sánchez, 1999; Schowalter, 2000). Por ejemplo, Tovar-Sánchez *et al.* (2003) encontraron 20 órdenes de artrópodos asociados al dosel de encinos con una riqueza de varía entre 54 y 258 especies según el sitio y la temporada.

Los vertebrados que se alimentan de y/o habitan en los encinos incluyen mamíferos pequeños (lagomorfos, sciúridos, múridos y cávidos) y grandes como los jabalíes, cerdos salvajes y cérvidos (Corbet, 1974; Johnson *et al.*, 2002). Se han registrado 38 especies de aves asociadas a los encinares de los Estados Unidos, algunas de las cuales actúan como dispersores (Johnson *et al.*, 2002). Flegg y Bennett (1974) registraron 43 especies de aves que anidan en tres encinares del sur de Inglaterra. En nuestro país, Cabrera (1995) registró 104 especies de aves en la zona del Ajusco Medio, D. F., en la cual dominan los encinares de *Q. rugosa*, *Q. laurina*, *Q. castanea* y *Q. crassipes* (Robledo, 1997).

Lo anterior permite concluir que los encinos son elementos determinantes para la conservación de una gran cantidad de especies, que ven desaparecer su hábitat cuando los encinares son perturbados o eliminados. A pesar de ello, en México el conocimiento de la biodiversidad asociada a los encinares es muy limitada, ya que gran parte de los estudios disponibles se enfocan a la problemática taxonómica y en menor medida a su historia natural. Por ello, cobra especial relevancia la realización de estudios que contribuyan al conocimiento de las diversas especies de insectos asociadas a diferentes órganos y tejidos de la distintas especies de encinos de México, así como a evaluar su impacto en la dinámica poblacional de éstos, ya que la acción de los insectos herbívoros puede

tener un efecto importante sobre procesos tales como la producción de semillas, su dispersión y germinación, y el establecimiento y crecimiento de las plántulas.

1.2 Depredación pre-dispersión de semillas

La producción de frutos y la dispersión de semillas son procesos fundamentales que permiten el mantenimiento de las poblaciones vegetales, ya que están determinados tanto por las condiciones ambientales como por las interacciones bióticas, entre las que destacan la depredación y la competencia (Janzen, 1971; Zimmerman, 1980; Crawley, 1992; Mckone *et al.*, 1998). Los depredadores de semillas pueden tener un negativo y fuerte impacto sobre el crecimiento y mantenimiento de las poblaciones de plantas (Janzen, 1971; Stanton, 1994).

Las semillas, a diferencia de las hojas, presentan generalmente mayor contenido de proteínas y lípidos y frecuentemente están disponibles sólo en ciertas épocas del año y por periodos breves (Dey y Buchanan, 1995). Se ha registrado que las bellotas de diversas especies de encinos de Norteamérica son particularmente atractivas como fuente de alimento para diversos depredadores debido a su alto contenido de lípidos (alrededor del 20% del peso seco) y carbohidratos (entre 35 y 46% del peso seco) (Bonner y Vozzo, 1987).

La distribución espacial y temporal de las semillas está asociada a los patrones de forrajeo de sus depredadores (Holbrook *et al.*, 2000; Fenner y Lee, 2001). Existen depredadores de semillas que actúan antes de que éstas sean dispersadas (depredación pre-dispersión), los cuales explotan un recurso limitado tanto espacial como temporalmente, por lo que tenderán a buscar plantas progenitoras con una alta densidad de semillas (Louda, 1982; Howe *et al.*, 1985). La depredación post-dispersión por lo general se asocia con una búsqueda

exhaustiva, principalmente en sitios en donde las semillas se han esparcido recientemente (Tripathi y Khan, 1990; Moegenburg, 1996).

Los depredadores pre-dispersión de los encinos son generalmente insectos invertebrados, principalmente coleópteros, himenópteros y lepidópteros, entre otros, en tanto que los asociados a la post-dispersión son organismos de mayor talla, como roedores, aves y murciélagos (Crawley, 1992; Perry y Mangini, 1997; Fenner, 2000).

La posibilidad que tiene un depredador para encontrar semillas de una planta está relacionada con sus capacidades sensoriales, de búsqueda y de dispersión, en combinación con las características de la planta y la semilla (Singer, 1986; Hanks y Denno, 1993; García y O'Neil, 2000; Besset, 2001). Los insectos, en particular, usan un sistema complejo de señales químicas y visuales para encontrar a sus hospederos (Prokopy y Owens, 1983). Por otro lado, algunas semillas son más fáciles de encontrar, lo cual está relacionado de manera directa con su tamaño, su coloración y densidad (Zimmerman, 1980; Puchet y Vázquez-Yañes, 1987).

En el caso de los insectos que ovipositan en las semillas, la selección está en función de las habilidades de las hembras, que dependen en parte de su comportamiento discriminatorio, lo que resulta en que las semillas de ciertas plantas tengan más oviposiciones que otras (Singer, 1986); esta discriminación puede darse tanto a nivel interespecífico como intraespecífico, mediante un proceso conocido como selección del hospedero. Este concepto es relativamente engañoso, pues la hembra generalmente encuentra a sus hospederos en secuencia y debe tomar decisiones acerca de la aceptabilidad de cada uno, más que hacer una elección entre hospederos simultáneamente disponibles (Jones, 1991; Udayagiri y Jones, 1992; Kawecki y Mery, 2003). El componente conductual de selección es complejo y las causas del patrón de oviposición se clasifican en

ecológicas (como las señales sensoriales químicas o morfológicas, la calidad nutricional, la variación ambiental y en las interacciones bióticas); ontogenéticas (que incluyen los cambios en el desarrollo), y las evolutivas, que reflejan tanto la acción de la selección natural como la historia filogenética (Jones, 1991). Si las características que determinan la oviposición de los insectos tienen una base genética, existe potencial para el moldeado de respuestas de selección. Además, se ha registrado que el aprendizaje modifica las respuestas en función de experiencias pasadas de oviposición (Singer, 1986; Courtney y Kibota, 1990; Turlings *et al.*, 1993).

Diversos estudios han mostrado que en este proceso las plantas no juegan un papel pasivo: muchas flores y semillas presentan metabolitos secundarios, como alcaloides, saponinas, aminoácidos no proteicos, fenoles y aceites volátiles que disminuyen la intensidad de la depredación o incluso la impiden (Dirzo, 1984; Evans, 1992). Otras defensas son de naturaleza física, como espinas o exocarpos duros (Herrera, 1982; Derek y Black, 1986; Dirzo y Domínguez, 1986; Wheelwright, 1993; Herrera y Pellmyr, 2002). Sea cual fuere la función principal u origen de tales defensas, se ha encontrado que muchas de ellas son efectivas contra el ataque por depredadores de semillas (Janzen, 1972; Green y Palmald, 1975; Janzen *et al.*, 1990).

1.3 Ecología de poblaciones: Importancia de las Interacciones

El impacto de los depredadores de semillas en la dinámica poblacional de las plantas se ha evaluado en algunos casos (Leck, 1989; Hille *et al.*, 2002), pero los resultados obtenidos no son generalizables. Existen ejemplos en los que la depredación afecta severamente la proporción de semillas viables, como en las poblaciones del género *Astragalus* en Utah y Wyoming, en las que la depredación por brúquidos ocasionó pérdidas del 93% de las semillas de *A. cibarius* y del 60% de las de *A. utahensis* (Green y Palmald, 1975). Esto produjo que *A. cibarius*, a

pesar de ser la especie más fecunda, dispersara 94.2% menos semillas viables que la segunda especie. En algunas plantas anuales se ha registrado que los cambios en la tasa de depredación de semillas pueden tener un impacto indirecto en el reclutamiento de plantas (Crawley, 1992; García *et al.*, 2000), ya que las pérdidas se amortiguan por el reclutamiento a partir del banco de semillas del suelo (Leck, 1989; Kaspari, 1996), o por la llegada de propágulos de otras poblaciones (Kollmann y Schill, 1996; Hulme, 2002).

Resulta más difícil documentar el impacto de la depredación de semillas en plantas perennes de larga vida. Se ha mostrado que altos niveles de depredación por insectos (~ 95%) no causan un impacto considerable en el reclutamiento de especies como *Eucalyptus baxteri*, *Leptospermum juniperum*, *L. mysinoides* y *Casuarina pusilla* debido a que éste está limitado más por la falta de sitios seguros que por la disponibilidad de semillas (Andersson, 1992). En contraste, las poblaciones de algunas plantas perennes de vida corta (como *Cirsium canescens*) son más vulnerables a la pérdida de semillas causada por insectos (Louda, 1982).

Existen algunos estudios que documentan la magnitud de la depredación de las semillas de los encinos (llamadas bellotas) por insectos en diversas especies. Se han registrado distintos niveles de infestación de semillas en poblaciones de *Q. rubra* (57.5 al 79.1%) y *Q. velutina* (50.0%) (Gibson, 1982), *Q. alba* (15.1%), *Q. coccinea* (5.7%), *Q. marilandica* (2.5%), *Q. shumardii* (4.7%), *Q. stellata* (37.8%) y *Q. virginiana* (19.3%) (Oliver y Chapin, 1984) y *Q. rugosa* (43.3%) y *Q. laurina* (36.0%) (Sandoval, 1992). En *Q. leucotrichophora* los niveles de infestación van del 10.0 al 53.0% (Kaushal y Kalia, 1989), mientras que *Q. alba* y *Q. douglasii* éstos varían del 0.0 al 45.0%, dependiendo del año y el tipo de insecto (Perry y Mangini, 1997; Swiecki y Bernhardt, 2000; Johnson *et al.*, 2002).

Las variaciones en los niveles de ataque de las semillas también están relacionadas con la variación anual en la producción de bellotas de las distintas especies (Unnasch, 1990; Johnson *et al.*, 2002). En general, la producción de

semillas parece ser altamente variable entre años e incluso entre árboles, aunque hasta la fecha existen pocos estudios publicados (Bonner y Vozzo, 1987; Sierra, 1993; Sork, 1993; Bacon y Spellenberg, 1996; Vázquez 1998). Esta variación puede deberse a factores climáticos, como ciertas temperaturas que inhiban la floración, o las condiciones de humedad cuando se produce la liberación de polen al ambiente (Sierra, 1993; Perry y Mangini, 1997; Horng , 1997; Johnson *et al.*, 2002). En algunas especies se ha encontrado la producción masiva de semillas en algunos años, espaciada por intervalos de baja o nula producción, fenómeno que ha sido denominado frutificación masiva o mast-seeding y que se ha registrado tanto en encinos tropicales como de zonas templadas (Sork, 1993).

1.4 Depredación y tamaño de las bellotas

Existe una amplia variación en el tamaño de las semillas; difiere entre especies, poblaciones, individuos e incluso entre las semillas que provienen de una misma planta (Janzen, 1971; Crawley, 1992). En general, las semillas pequeñas son características de especies que mantienen latencia en el suelo por largos períodos (Winn, 1985; Paz-Hernández *et al.*, 1999). Se ha mostrado que un tamaño reducido es ventajoso para evitar la depredación durante el periodo en que las semillas permanecen enterradas (Janzen, 1971; Wulff, 1986).

Aunque diversos estudios han mostrado que las reservas contenidas en las semillas grandes se traducen en un mejor desempeño de las plántulas en ciertas condiciones (Tripathi y Khan, 1990; Stanton, 1994; Schupp, 1995; Bonfil, 1998; Paz-Hernández y Martínez-Ramos, 2003), en otras especies las semillas pequeñas pueden verse favorecidas, como se ha encontrado en las plantas del género *Virola*, pues sus dispersores prefieren los frutos con semillas pequeñas, ya que la biomasa relativa de la pulpa es más alta (Carpinera, 1989; Sánchez-Garduño, 1995). Estos estudios sugieren que los tamaños de propágulos óptimos

están condicionados tanto por el ambiente biótico como por las condiciones del medio físico y los recursos de la planta (Howe y Ritcher, 1982; Armella, 1990).

Las estructuras externas de las semillas, como la testa o el pericarpio, pueden funcionar como una barrera contra los depredadores, pero también desempeñan otras funciones, como evitar la germinación en condiciones poco favorables, protegerlas de la invasión de hongos, o evitar daños mecánicos letales para el embrión (Willson, 1993).

Las estructuras bucales de los depredadores se han modificado en respuesta al engrosamiento de ciertas estructuras en las semillas, de forma que se facilite la penetración de esta barrera y puedan consumir los tejidos nutritivos u ovipositar dentro de la semilla (Dirzo y Domínguez, 1986; Molau *et al.*, 1989; Moegenburg, 1996). En los diferentes órdenes de insectos que atacan a las semillas antes de la dispersión (como Diptera, Lepidoptera, Coleoptera e Hymenoptera) existen adaptaciones particulares en la morfología bucal y en aspectos relacionados con su reproducción, por la sincronización necesaria entre la maduración de larvas y la maduración de semillas (Hornig, 1997; Fenner, 2000).

1.5 Hongos patógenos asociados a las bellotas de encinos

Uno de los daños más frecuentes que presentan las bellotas es el ataque de hongos patógenos. Los hongos, en primera instancia, atacan a los cotiledones; posteriormente, hacen inviable al embrión y, por consecuencia, a toda la semilla (Vázquez, 1998). La entrada de los hongos en las semillas está fomentada por las heridas en el pericarpio ocasionadas de forma natural o por el ataque de fitófagos, lo que lleva a la idea general de que algunos patógenos de semillas son transmitidos por insectos (Wilding *et al.*, 1989; Andersson, 1992).

Se han registrado más de 20 géneros de hongos parásitos de bellotas en el género *Quercus*, entre los que se encuentran *Discula*, *Penicillium*, *Aspergillus*, *Ceratocystis*, *Ciboria*, *Coniothyrium*, *Fusarium*, *Gloeosporium*, *Pestalotia*, *Phomopsis*, *Stemphylium*, *Trichothecium*, *Coemycete* e *Hymenoscyphus* (Murray, 1974; Vázquez, 1998). De éstos, algunos se especializan en colonizar la superficie de las bellotas, como es el caso de *Ciboria*, mientras que otros, como *Phomopsis*, *Fusarium*, *Coniothyrium* y *Penicillium*, aprovechan la pudrición o daño mecánico de la testa para entrar a los cotiledones, e incluso aún cuando la semilla germina, infectan a las plántulas que emergen (Murray, 1974; Andersson, 1992; Vázquez, 1998; Rauscher, 2002).

1.6 Daños mecánicos asociados a las bellotas de encinos

Mientras las bellotas se forman, desarrollan y maduran, pueden sufrir daños mecánicos que favorecen la entrada de organismos patógenos (Jolivet, 1998). Otros daños pueden ser resultado de la caída al piso, el clima y el pisoteo por animales de gran talla (Vázquez, 1998). El efecto de estos daños influye casi siempre de manera negativa en el potencial reproductivo de la planta (Bonner y Vozzo, 1987; Dey y Buchanan, 1995). Los daños mecánicos o malformaciones que afectan negativamente a las bellotas son el agrietamiento de la testa (en bellotas rajadas), la curvatura de ápice (en bellotas cerradas) y el desecamiento y encogimiento de los cotiledones (bellotas avellanadas) (Vázquez, 1998).

Las bellotas rajadas son consecuencia directa de una fragmentación del pericarpio en las últimas etapas de maduración; es un fenómeno frecuente cuando se produce un crecimiento excesivo de los cotiledones a causa principalmente de factores abióticos como los cambios de temperatura bruscos o exceso de humedad (Bonner y Vozzo, 1987; Vázquez, 1998). Se ha observado que las grietas y curvaturas constituyen una vía de entrada para los insectos (Andersson, 1992) y estas bellotas suelen tener muy baja viabilidad, por lo que frecuentemente

no germinan (Bonner y Vozzo, 1987; Dey y Buchanan, 1995; Vázquez, 1998). No se conoce la causa de la presencia del ápice curvado, aunque este tipo de daño se ha observado preferentemente en las bellotas de tamaño ≤ 3 cm, y suele presentarse en árboles no emparentados, lo cual sugiere que su causa es solo ambiental (Vázquez, 1998).

Las bellotas avellanadas probablemente son consecuencia del desecamiento de la semilla cuando ha estado expuesta al viento y a temperaturas más altas de lo habitual (Vázquez, 1998). Normalmente, las bellotas de testa gruesa son las que más tardan en desecarse, así como las que contienen altas concentraciones de ácidos grasos y de carbohidratos en los cotiledones (Bonner y Vozzo, 1987; Vázquez, 1998).

1.7 Los artrópodos asociados a las bellotas de encinos

Las larvas de los insectos consumidores de bellotas crecen dentro de ellas, y se alimentan de los tejidos del endospermo, las cuales contienen altas concentraciones de aceites y carbohidratos (Germán y Trejo, 1980; Silva *et al.*, 1996; Keator y Bazell, 1998). El orden Coleoptera es el representante más abundante de insectos consumidores de semillas, pues de las 300.000 especies descritas en más de 20 familias, aproximadamente 195 000 especies (de más de 13 familias) son depredadores de semillas (Anderson y O'Brien, 1996; Rauscher, 2002). Varias familias tienen importancia forestal y se les considera plagas (Coulson y Witter, 1984). Sin embargo a pesar de que existen datos bien documentados para las coníferas (Coulson y Witter, 1984; Cibrán *et al.*, 1995), en pocos casos se documenta el impacto de estos depredadores en encinos de México (p. ej. Sandoval, 1992). Es imprescindible reconocer el efecto barrenador causado por las estructuras bucales de los coleópteros para entrar a las semillas y alimentarse de ellas (Alves-Costa y Knogge, en prensa). Se ha registrado que los coleópteros tienen sincronizado su ciclo de vida con el periodo de formación de

frutos de sus especies hospederas (Gibson, 1982; García y O'Neil, 2000; Fenner *et al.*, 2002; Rauscher, 2002).

Los ácaros son organismos que aún no se han estudiado en los encinos, sin embargo sus estudios ecológicos registran que además de ser los artrópodos más abundantes, sus sitios de alimentación, crecimiento y reproducción se asocian de manera estrecha con el hábitat de otros organismos, incluso, al grado de desplazarlos o reconocerse como buenos competidores (Krantz, 1978).

Entre los coleópteros más conocidos como depredadores de bellotas de encinos se encuentran en orden de importancia los géneros *Curculio* (Curculionidae), *Conotrachelus* y *Stelidota* (Nitidulidae), y *Micrasis* (Scolitidae), los cuales se han registrado como depredadores de semillas de diversas especies de encinos y pinos (Sandoval, 1992; Perry y Mangini, 1997). Otros depredadores de semillas son lepidópteros de las familias Trycidae y Tortricidae, esta última incluye los géneros *Cydia* y *Pammene*, que son depredadores oportunistas que aprovechan los orificios de entrada realizados por otros insectos para ovipositar (Barnes, 1955).

Otros insectos asociados a las bellotas escasamente conocidos son los del orden Diptera que son enemigos naturales de otros insectos por lo que han sido usados como control biológico (p. ej., larvas de díptero *Pseudacteon* sp. que parasitan huevos de hormigas del género *Solenopsis* sp.). No obstante, las larvas de las especies más primitivas de la familia Cecidomyiidae, son depredadores de ácaros, áfidos, cóccidos y algunos insectos granívoros, o bien viven en asociación con ciertos hongos. (Hornig, 1997; Perry y Mangini, 1997; Carles-Tolrá, 2002). Otros insectos parasitoides son los himenópteros (p. ej., avispas del género *Callirhytis*), los cuales se consideran oportunistas, ya que dependen de la incidencia de otros insectos en las semillas para entrar a éstas (Bronstein, 1992; Schönrogge *et al.*, 1996; Frank, 2000; Swiecki y Bernhardt, 2000; Stone *et al.*, 2001; Johnson *et al.*, 2002).

Las agallas de encinos son muy frecuentes y se desarrollan como resultado del ataque de más de 600 especies de organismos, entre los que se incluyen bacterias, hongos, nemátodos e insectos (Darlington, 1974; Speight, 1999). Entre los insectos formadores de agallas en semillas se encuentran los hemípteros, los homópteros (p. ej. Eriosomatidae, Chermidae y Phylloxeridae), los himenópteros (p. ej. Cynipidae, Chalcidae y Tenthredinidae) y los dípteros (p. ej. Cecidomyiidae) (Barbosa y Wagner, 1989; Rieder et al., 2001).

Lo anterior apunta a que el aprovechamiento de los encinos como recurso por los insectos tiene una distribución temporal y espacial altamente variable (Morris, 1974; Stanton, 1983; Holbrook *et al.*, 2000). Janzen (1968 y 1972), por ejemplo, sugiere que la depredación de semillas por brúquidos en plantas tropicales ha determinado las tendencias evolutivas de cada especie.

1.8 Efecto del tamaño de la bellota sobre el desempeño de las plántulas

La sobrevivencia de las plántulas puede estar directamente relacionada con el tamaño de las semillas de las que procede, pues hay evidencias de que las mayores reservas de las semillas grandes originan plántulas que afrontan con mayor éxito el efecto de los factores bióticos y abióticos que actúan en las primeras etapas de vida (Careaga, 1989; Kelly y Purvis, 1993; Frost y Rydin, 1997; Bonfil, 1998; Bonfil y Soberón, 1999, Geritz *et al.*, 1999).

En las selvas tropicales húmedas las plántulas recién establecidas se enfrentan a distintos factores externos que juegan un papel importante en su desempeño y sobrevivencia, tales como la herbivoría o la competencia (Dirzo, 1984; Foster, 1986; Stanton, 1994; Barret y Fox, 1997; Frost y Rydin, 1997). Marshall (1986) comparó el desempeño de tres especies de plantas del género *Sesbania* con semillas de tamaños contrastantes y encontró que la especie con

semillas grandes (*S. vesicaria*) produjo plántulas con mejor desempeño, las cuales finalmente produjeron pocas semillas, mientras que *S. macrocarpa*, de semillas más pequeñas y un desempeño más pobre de las plántulas, asignó más recursos a la producción de semillas. A pesar de estos hallazgos, algunos autores afirman que el tamaño de la semilla sólo afecta a las etapas iniciales del ciclo de vida de las plantas y no en la etapa de producción de semillas (Foster y Janson, 1985; Stanton, 1994; Bekker *et al.*, 1998). Sin embargo, se sabe que en muchas especies de plantas la etapa de plántula resulta crítica y, una vez superada ésta, la supervivencia se incrementa (Marshall, 1986; Geritz *et al.*, 1999; Minchinton y Dalby-Ball, 2001).

En los bosques templados, que ocupan más del 30% de la cubierta vegetal del mundo, el efecto de la herbivoría y daño a las semillas por la depredación, se han descrito como los factores bióticos más severos en la sobrevivencia de las plántulas (Smith III, 1987; Branco *et al.*, 2002; Donoso *et al.*, 2003). Tal es el caso del daño por insectos en semillas de *Q. suber*, que reduce la supervivencia de las plántulas hasta en un 77%, dependiendo del tamaño de sus semillas (Branco *et al.*, 2002). En la región de los Apalaches (EUA) las semillas de *Q. rubra* (Gribko, 1998), y en la región de Uppsala (Suecia) las de *Q. suber* (Frost y Rydin, 1997) sufren altos niveles de infestación por insectos, y las plántulas sobrevivientes al ataque muestran una pérdida de vigor, por lo que se ven afectadas por la competencia con plántulas de otras especies (principalmente de los géneros *Acer* y *Fagus*).

1.9 Justificación

Hasta la fecha no se conocen con detalle la magnitud y el efecto de la depredación de semillas de los encinos, ni tampoco la variación espacial y temporal de estos procesos. Por otro lado, a pesar de la importancia potencial de los insectos depredadores de bellotas, no se han realizado estudios que muestren su

diversidad, ni el grado de especificidad de la asociación entre especies de insectos y especies de encinos. Asimismo, pocos estudios han analizado los niveles de infestación por insectos que se registran en las bellotas de diversas especies y poblaciones de encinos. Es de esperarse, por un lado, que el impacto de los insectos en la producción de bellotas sea variable entre poblaciones y especies, así como entre años (Sandoval, 1992; Romero y Rojas, 1986; Gribko, 1998; Suárez 1998). Por otro lado, podría suponerse que el daño causado por las larvas que se alimentan de bellotas esté relacionado con el tamaño de la misma, pues conforme ésta disponga de un endospermo mayor, la probabilidad de que consuma los tejidos del embrión disminuirá (WVU, 1990).

Es importante conocer la biología de los patógenos e insectos que infestan a las semillas de encinos, así como evaluar su impacto en diferentes especies, poblaciones e individuos. Esto permitirá, además de incrementar el conocimiento de la biodiversidad asociada a los encinos mexicanos, fundamentar acciones para el manejo y conservación de los encinares y los bosques de pino-encino (Swiecki y Bernhardt, 2000; Johnson *et al.*, 2002).

El presente trabajo pretende evaluar la diversidad e impacto de los insectos asociados a las bellotas, así como los niveles de daño ocasionados por hongos y fuentes mecánicas en dos especies de encinos mexicanos con bellotas de tamaños contrastantes: *Q. candicans*, con bellotas grandes (hasta 5 cm de diámetro) y *Q. crassipes* con bellotas pequeñas (hasta 1.8 cm de diámetro). Busca, además, poner a prueba la hipótesis de que el poseer una bellota de mayor tamaño permite disminuir el efecto del ataque de larvas de insectos y mantener vivo al embrión, lo que puede permitir la germinación de la semilla a pesar de la presencia de insectos en la bellota.

II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general de este trabajo es conocer la diversidad de insectos y los niveles de daño antes de la dispersión en las semillas de dos especies de encinos con semillas de tamaño contrastante: *Q. candicans*, con semillas grandes, y *Q. crassipes*, con semillas pequeñas, de la localidad de Sta. Teresa Tiloztoc, Valle de Bravo, Estado de México.

Derivado del anterior, los objetivos particulares de esta investigación fueron:

1. Conocer la diversidad de artrópodos asociados a las semillas de *Q. candicans* y *Q. crassipes*.
2. Analizar la variación intra e interespecífica en los niveles de daño por insectos, hongos o daño mecánico en las semillas de ambas especies.
3. Determinar la relación entre los distintos tipos de daño.
4. Analizar la relación entre el tamaño de la semilla y el ataque por insectos, el daño mecánico o por hongos, y determinar si hay pérdida de la viabilidad en éstas.
5. Conocer el efecto del tamaño de la semilla sobre el desempeño de las plántulas.

Las hipótesis planteadas en este estudio fueron:

1. La abundancia de artrópodos será mayor en la especie con semillas más grandes (*Q. candicans*) que en la especie con semillas pequeñas (*Q. crassipes*), debido a que las primeras ofrecen más recursos. Sin embargo,

la diversidad de insectos será mayor en *Q. crassipes* porque su testa más delgada ofrece mayor facilidad de ataque.

2. La asociación entre hongos e insectos, así como entre hongos y daño mecánico, será positiva para las bellotas de las dos especies, pues tanto los insectos como el daño mecánico facilitan la entrada de hongos.
3. La asociación entre insectos y daño mecánico será negativa en las bellotas de ambas especies, ya que la selección de semillas por los insectos tiende a estar dirigidas hacia las semillas enteras y sanas.
4. El ataque por insectos reduce la capacidad germinativa de las bellotas pero no la elimina por completo, ya que esto depende de la muerte del embrión.
5. Las plántulas que provengan de semillas grandes serán más vigorosas que las provenientes de semillas pequeñas.

III. MÉTODOS

3.1 Sitio de Estudio

La colecta de semillas se realizó en un encinar que se extiende a lo largo de la desviación al rancho de Sta. Teresa Tiloztoc ($19^{\circ} 13' N$, $100^{\circ} 11' O$, 2500 m s.n.m.) a partir de la carretera 15 México-Valle de Bravo, en el Estado de México (Fig. 3.1).



Figura 3.1. Mapa de localización del rancho de Sta. Teresa Tiloztoc, Valle de Bravo, México (ver flecha).

En el municipio de Valle de Bravo afloran formaciones de rocas ígneas con textura limoso-arcillosa y predominan suelos generalmente rocosos y poco profundos (SAG, 1974). El clima predominante es de tipo C (w₂) (w) b (i') g, es decir, templado subhúmedo con lluvias en verano, con verano fresco y largo y una precipitación anual de 1310.9 mm (García, 1988). La vegetación dominante es de bosques templados, con distintas variantes como son los bosques de pino, de pino-encino y de encino (Camacho, 1985; Marroquín de la Fuente, 1994), siendo éstos últimos los más característicos, al albergar árboles que cubren entre un 50 y 60% de la superficie, con una altura promedio de 22 m. Las especies de *Quercus* reportadas por Romero-Rangel (1993) son *Quercus acutifolia*, *Q. castanea*, *Q. glaucoides*, *Q. obtusata*, *Q. rugosa* y *Q. scytophylla* y otros elementos arbóreos como *Buddleia* sp., *Alnus arguta* y *Eysenhardtia polystachya* (SAG, 1974). El estrato arbustivo está dominado por diversas especies de la familia Asteraceae, entre las que destaca *Comarostaphylis discolor* (Marroquín de la Fuente, 1994).

La mayor parte de las comunidades vegetales están sujetas a distintos tipos de manejo, y son muy pocas las zonas bien conservadas; en general los lomeríos con pendientes pronunciadas tienen cubierta vegetal poco alterada, en tanto que en las zonas con nula o poca pendiente se encuentran pastizales inducidos y cultivos agrícolas (Equihua, 1980; Camacho, 1985).

3.2 Sistema de estudio

Se colectaron semillas de dos especies de encinos del subgénero *Erythrobalanus* o encinos rojos: *Quercus candicans* y *Q. crassipes*. Ambas son comunes en las zonas montañosas del país; sin embargo su asociación es poco frecuente (Zavala, 1989). González-Villareal (1986), Romero-Rangel (1993) y Valencia (1995)

describen las características de *Q. candicans* y *Q. crassipes* según se expone a continuación.

Quercus candicans puede medir hasta 25 m de altura. Tiene ramillas delgadas y hojas coriáceas de forma ovada o elíptico-oblonga, con pecíolos pubescentes (Fig. 3.2A). Los frutos son bianuales, solitarios o en grupos de 2-3 sobre un pedúnculo. Las bellotas miden 15-21 mm de largo y 13-19 mm de ancho (Fig. 3.2C). Florece en mayo y fructifica en noviembre y se puede encontrar formando asociaciones con *Pinus tenuifolia*, *Clethra* sp. y *Alnus jorullensis*, o bien en bosques de *Quercus* con *Q. castanea*, *Q. crassifolia* y *Q. affinis*.

Quercus crassipes, por su parte, mide entre 12 y 20 m de altura y su tronco generalmente tiene entre 0.4 y 1.0 m de diámetro (Fig. 3.2B). Se caracteriza por sus hojas coriáceas y angostas, de forma elíptica (2-9 cm de largo; 1-3 cm de ancho) con pecíolos amarillentos o rojizos. Sus frutos son bianuales y se encuentran solitarios o en pares y miden 12-17 mm de largo y 8-15 mm de ancho (Fig. 3.2D). Florece en mayo y fructifica de septiembre a enero. Se presenta en bosques de *Pinus-Quercus* y *Quercus-Cupressus*, asociada con *P. pseudostrobus*, *P. leiophylla*, *P. hartwegii*, *Q. laurina*, *Q. crassifolia*, *Q. obtusata* y *Q. castanea*.

Quercus candicans es una especie de amplia distribución a nivel nacional, pues se ha reportado en 20 estados: Colima, Chiapas, Distrito Federal, Durango, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tlaxcala y Veracruz (Martínez, 1981). Se presenta en altitudes de 1450 a 2500 m, en suelos profundos con abundante hojarasca o a la orilla de arroyos, lo que le permite formar parte de los bosques mesófilos de montaña, bosques de coníferas o de encinares (Valencia, 1995).

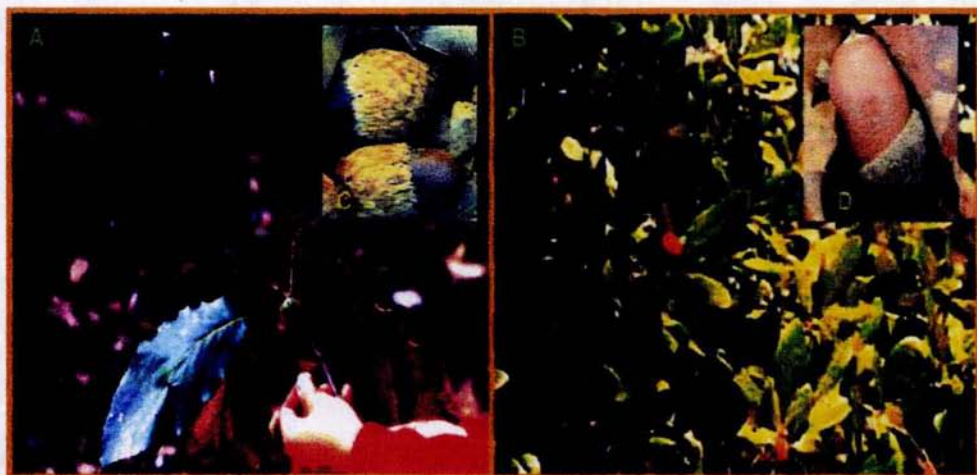


Figura 3.2. *Quercus candicans* (A), *Quercus crassipes* (B), bellotas de *Q. candicans* (C) y bellotas de *Q. crassipes* (D).

Quercus crassipes se distribuye en el Distrito Federal, Estado de México, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Puebla y Tlaxcala (Martínez, 1981). Se desarrolla en altitudes que de 1900 a 3500 m, por lo que se encuentra desde en matorrales xerófilos, encinares, encinares mixtos, bosques de coníferas, en vegetación de transición entre pastizal y bosque mixto, en bosque mesófilo de montaña y en vegetación perturbada (Romero-Rangel, 1993; Tovar-Sánchez, 1999).

3.3 Colecta de semillas y obtención de artrópodos

Se realizaron colectas de semillas entre el 27 de noviembre y el 13 de diciembre de 2001 en el sitio de estudio (Fig. 3.3). Se colectaron en total 776 semillas de *Q. candicans* y 990 de *Q. crassipes*, provenientes de seis y siete árboles, respectivamente. Las semillas se colectaron del suelo, al pie de cada árbol y durante el periodo en que estaban cayendo de los árboles, por lo que

permanecieron muy poco tiempo en el piso del bosque. Algunas cuantas bellotas fueron colectadas en ramas y agitando el árbol.



Figura 3.3. Sitio de colecta.

Las semillas de cada árbol se colocaron en una bolsa de papel y fueron trasladadas al laboratorio. Las semillas de cada bolsa (i.e., provenientes de un mismo árbol) se colocaron en embudos de Berlese-Tullgren, en el cual se mantuvieron durante 39 días para esperar la emergencia de larvas, las cuales cayeron en frascos con alcohol al 70%. Se ha reportado que la emergencia de larvas de coleóptero se completa entre 15 y 26 días después de la oviposición (Ortega, 1987; Ramírez, 1996). Una vez retiradas de los embudos de Berlese-Tullgren, las bellotas se revisaron visualmente para detectar si existía evidencia de ataque por insectos, la cual consiste en pequeñas perforaciones redondas que forman las larvas al salir de la bellota. También se registró si éstas presentaban daño mecánico o ataque por hongos. El daño mecánico se definió como las

malformaciones y principalmente en aberturas espontáneas de la testa en sentido longitudinal. Se consideraron semillas sanas a las que no presentaron hoyos producidos por insectos, daño mecánico o ataque por hongos.

Todas las semillas fueron medidas para obtener la longitud, diámetro y peso fresco de cada una. Además, se midió el grosor de la testa de 26 semillas por especie escogidas al azar.

Con los datos de peso fresco de las semillas sanas se construyó una curva de distribución de frecuencias de tamaño por especie, la cual se usó para establecer tres categorías de tamaño: *Q. candicans*, pequeñas (0.50-1.93 g), medianas (1.94-3.68 g) y grandes (≥ 3.69 g); *Q. crassipes*, pequeñas (0.30-1.13 g), medianas (1.14-1.53 g) y grandes (≥ 1.54 g). Para formar las tres categorías se tomó como base la media ± 1 d.e.

La fauna asociada a las semillas se separó por morfoespecies con ayuda de las claves de Malvaldi (1997), las cuales se identificaron posteriormente hasta el nivel más fino posible con la ayuda del personal especializado adscrito al Laboratorio de Fitopatología (Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Conservación y Mejoramiento de Ecosistemas Forestales) del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) y al Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

3.4 Análisis de datos

Se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') (Zar, 1999) de la comunidad de insectos y ácaros asociados a las semillas de cada especie con la siguiente fórmula:

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_{10} p_i$$

donde p_i es la fracción de individuos de la especie i en la comunidad y S es la riqueza específica.

Se aplicaron pruebas de t para probar si había diferencias en la longitud, el peso y el grosor de la testa de las bellotas entre las dos especies de encino.

Para determinar si existen diferencias entre especies en la frecuencia de daño por insectos, hongos o daño mecánico se hicieron pruebas de χ^2 , calculando las frecuencias esperadas con tablas de contingencia de 2 (especies) \times 2 (categorías de ataque: dañadas y no dañadas). También se comparó el porcentaje promedio de semillas dañadas con una prueba de t , tomando como réplicas los datos de cada árbol individual. Antes de aplicar las pruebas de t los datos en porcentajes se transformaron usando la transformación $\arcsen \sqrt{x}$ (Zar, 1999). Adicionalmente, se compararon las densidades de cada especie de insecto con un análisis de varianza de una vía.

Se aplicó una prueba de *t* para conocer si había diferencias significativas entre especies en los índices de diversidad (*H'*) para la comunidad de insectos y ácaros asociados a las bellotas.

Para analizar la variación entre árboles individuales en la frecuencia de semillas dañadas por insectos, hongos y daño mecánico, se aplicaron pruebas de χ^2 calculando las frecuencias esperadas con tablas de contingencia de 2 (tipos de semilla: dañadas vs no dañadas) \times 6 (árboles de *Q. candicans*) ó \times 5 (árboles de *Q. crassipes*). En caso de que se presentaran casillas con valores observados de cero se sumó uno al valor de cada casilla. Debido a que involuntariamente se mezclaron las semillas de los individuos 4 y 5 de *Q. crassipes*, los datos de estos individuos no fueron tomados en cuenta para evaluar la variación individual en los niveles de infestación por insectos.

Adicionalmente, para probar si se presenta asociación entre: (a) daño por hongos y daño mecánico, (b) ataque por insectos y daño mecánico y (c) daño por hongos y ataque por insectos, se calculó el índice de asociación entre tipos de daño, probando que ésta fuera significativamente diferente de cero con una prueba de χ^2 . El índice de asociación (*V*) se calculó con la siguiente ecuación:

$$V = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}}$$

donde *a* es el número de semillas dañadas por ambos factores, *b* y *c* son las semillas dañadas por un solo factor y *d* son todas las semillas no atacadas por ninguno de estos factores (Pielou, 1977; Krebs, 1978; Ludwig y Reynolds, 1988; McGarigal *et al.*, 2000).

Para probar la hipótesis de que el tamaño de las semillas de cada especie se relacionan con la probabilidad de: (a) ser infestadas por insectos, (b) ser atacadas por hongos y, (c) estar dañadas mecánicamente, se ajustaron modelos log-lineales generalizados, con probabilidad de error binomial (Crawley, 1993), usando el programa GLIM ver. 4 (Francis *et al.*, 1993).

Para establecer si existe una relación entre la longitud de la bellota (como medida del tamaño de ésta) y el grosor de la testa se hizo una correlación con los datos de cada especie.

3.5 Ataque por insectos, tamaño de las semillas y viabilidad

Con el fin de evaluar si el ataque por insectos (en su mayor parte larvas de curculiónidos) implica la pérdida de la capacidad de germinar de las semillas, se hicieron pruebas de germinación. En ellas se pusieron a germinar un número igual de semillas sanas de cada categoría de tamaño: 80 pequeñas, 80 medianas y 80 grandes por especie y el número de semillas infestadas fue de 20 semillas por categoría de tamaño y por especie, ya que hubo una menor disponibilidad. Debido a que los bellotas infestadas tienen un peso menor que las sanas (por la pérdida de endospermo), las categorías de tamaño en este caso se hicieron con base en el diámetro (media ± 1 d.e.). *Q. candicans*: pequeñas (1.21-1.48 cm), medianas (1.49-2.23 cm) y grandes (≥ 2.24 cm); *Q. crassipes*: pequeñas (0.78-1.19 cm), medianas (1.20-1.40 cm) y grandes (≥ 1.41 cm).

Las semillas de cada especie fueron colocadas en charolas de plástico de 42 cm \times 29 cm \times 15 cm, que contenían vermiculita como sustrato. Cada charola

contenía cinco filas con 10 semillas de cada categoría de tamaño y tipo (dañadas y sanas), con los tratamientos distribuidos al azar (uno por fila) (Fig. 3.4).

MEDIANAS SANAS	CHICAS INFESTADAS	CHICAS SANA:	MEDIANAS INFESTADAS	GRANDES

Figura 3. 4. Esquema que ejemplifica el arreglo de las semillas de *Quercus candicans* y *Q. crassipes* en las charolas de germinación. Cada casilla contiene una semilla.

Las charolas se colocaron en una cámara de ambiente controlado con una temperatura entre 18 y 20°C, en la cual permanecieron entre febrero y julio de 2002. Las charolas se rociaron con el fungicida *Captan* (Bayer) y se cubrieron con una envoltura plástica transparente durante el último mes para mantener la humedad. Las charolas se revisaron cada dos días para registrar la emergencia de la radícula y el estado de humedad en las mismas.

Debido a que durante este periodo no se presentó germinación de ninguna semilla de *Q. candicans*, al final del mismo se intentó provocar la germinación con un *shock* térmico al introducir las semillas por tres semanas en la cámara fría (4°C) y luego pasarlas a la cámara de germinación durante dos semanas, bajo las mismas condiciones.

Para obtener la Tasa T_{50} o velocidad de germinación se usó el índice de Maguire (1962), el cual se calcula mediante la sumatoria de los cocientes que resultan de dividir el número de semillas germinadas entre el tiempo durante el cual germinaron.

Mediante una prueba de χ^2 se comparó la germinación acumulada de las semillas por categoría de tamaño.

Finalmente, para analizar el efecto del tamaño de la semilla en el crecimiento de las plántulas de *Q. crassipes*, se aplicó un análisis de varianza de una vía para cada una de las siguientes variables de respuesta: biomasa final, diámetro final, tasa de crecimiento en altura y tasa de producción de hojas. Además, con los datos semanales de longitud y número de hojas de las plántulas, se hicieron dos ANOVAs de medidas repetidas para determinar el efecto del tamaño de la semilla sobre estas dos variables.

IV. RESULTADOS

4.1 Artropodofauna asociada a las bellotas

En total se identificaron doce especies de artrópodos asociados a las semillas de *Quercus candicans* y *Q. crassipes* (Tabla 4.1; Fig. 4.1). De éstas, ocho se registraron en *Q. candicans* y nueve en *Q. crassipes*, ambos encinos compartieron cinco especies de artrópodos: el coleóptero *Curculio glandium*, el lepidóptero *Cydia latiferreana*, el díptero *Dasineura squamosa*, el himenóptero *Megastigmus albifrons* y el ácaro astigmado *Rhyzoglyphus* sp. Las especies exclusivas registradas en *Q. crassipes* fueron *Curculio occidentis*, el lepidóptero coquílido *Henricus melanoleucus*, el díptero cecidómido *Contarina* sp. y el himenóptero cinípido *Callirhytis fructosa*. *Q. candicans* sólo tuvo tres especies no compartidas con *Q. crassipes*: el coleóptero escolitido *Dendroctonus micans* y dos ácaros, uno del orden Mesostigmata y otro del orden Cryptostigmata.

La densidad de insectos asociados a las bellotas fue 60% más alta en *Q. crassipes* que en *Q. candicans*; en particular la densidad de escarabajos del género *Curculio* fue 3.4 veces más alta en las semillas de *Q. crassipes* que en las de *Q. candicans* (Tabla 4.2). Los artrópodos que se pueden identificar como depredadores de semillas en estos encinos son *Curculio occidentis*, *C. glandium*, *Dendroctonus micans*, *Cydia latiferreana* y *Henricus melanoleucus*, de los cuales los curculiónidos en conjunto, fueron los más abundantes, con 3.34 y 11.51 larvas en 100 semillas de *Q. candicans* y *Q. crassipes*, respectivamente.

Tabla 4.1. Insectos y ácaros asociados a las bellotas de *Quercus candicans* y *Q. crassipes* de Sta. Teresa Tiloztoc, Valle de Bravo, México. Datos de bellotas colectadas en noviembre y diciembre de 2001.

ESPECIE	<i>Q. candicans</i>	<i>Q. crassipes</i>
MESOSTIGMATA		
Sp. 1 (Ascidae)	*	
CRYPTOSTIGMATA		
Sp. 1 (?)	*	
ASTIGMATA		
<i>Rhizoglyphus</i> sp. (Acaridae)	*	*
COLEOPTERA		
<i>Curculio occidentis</i> (Casey) (Curculionidae)		*
<i>Curculio glandium</i> (Gyllenhal) (Curculionidae)	*	*
<i>Dendroctonus micans</i> (Kugelann) (Scolytidae)	*	
HYMENOPTERA		
<i>Megastigmus albifrons</i> (Walker) (Torymidae)	*	*
<i>Callirhytis fructosa</i> (Weld) (Cynipidae)		*
LEPIDOPTERA		
<i>Cydia latiferreana</i> (Walsingham) (Tortricidae)	*	*
<i>Henricus melanoleucus</i> (Clarke) (Cochyliidae)		*
DIPTERA		
<i>Contarina</i> sp. (Cecidomyiidae)		*
<i>Dasineura squamosa</i> (Tavares) (Cecidomyiidae)	*	*

? Ninfa de oribátido no identificada hasta familia.

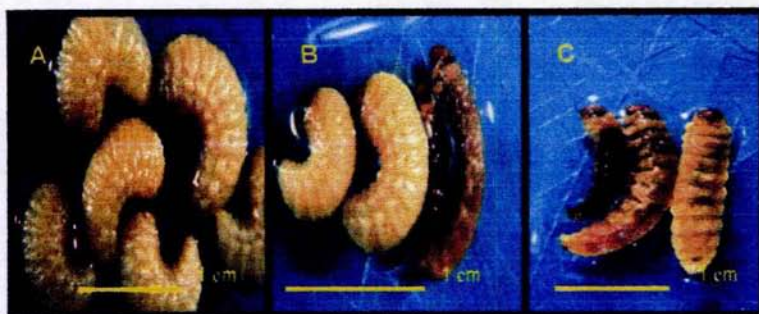


Figura 4.1. Larvas de insectos asociados a las semillas de *Q. candicans* y *Q. crassipes*. (A) Larvas de curculiónidos; (B) de izquierda a derecha, larvas de coleópteros, de un himenóptero, y de un lepidóptero; (C) diferencias en tamaño de larvas.

Entre especies de encinos no se encontraron diferencias significativas en los índices de diversidad de insectos y ácaros por separado, pero al agrupar los datos de estos dos grupos, se encontró que la diversidad de insectos+ácaros fue significativamente más alta en *Q. candicans* que en *Q. crassipes* ($t_{292} = 3.87$; $P = 0.001$; Tabla 4.3).

Por otra parte, se encontró que las densidades de curculiónidos fue significativamente más alta en *Q. crassipes* que en *Q. candicans*, así como las densidades de *Dendroctonus micans* y *Megastigmus albifrons* fueron significativamente más altas en *Q. candicans*, mientras que las de *Henricus melanoleucus* y *Callirhytis fructosa* fueron más altas en *Q. crassipes* (Tabla 4.4; tomando como réplicas los árboles individuales).

Tabla 4.2. Abundancia (N) y densidad de insectos depredadores de bellotas y ácaros asociados a éstas en *Q. candicans* (N= 776) y *Q. crassipes* (N= 990) de Sta. Teresa Tiloztoc, Valle de Bravo, México. Datos de bellotas colectadas en noviembre y diciembre de 2001.

Especie	Hábitos	<i>Q. candicans</i>		<i>Q. crassipes</i>	
		N	Densidad (No. / 100 bellotas)	N	Densidad (No. / 100 bellotas)
Insectos					
<i>Curculio</i> spp. ¹	Barrenadores de semillas, conos y hojas	27	3.34	114	11.51
<i>Dendroctonus micans</i>	Barrenadores de conos y semillas	13	1.67	0	0
<i>Cydia latiferreana</i>	Barrenadores de conos y semillas	22	2.82	26	2.63
<i>Henricus melanoleucus</i>	Barrenadores de conos, semillas y hojas	0	0	5	0.50
Cecidomyiidae ²	Formadores de agallas	8	1.03	9	0.91
<i>Megastigmus albifrons</i>	Endo y Ectoparasitoides	26	3.33	18	1.82
<i>Callirhytis fructosa</i>	Endo y Ectoparasitoides	0	0	21	2.12
Total		96	12.19	193	19.49
Ácaros asociados					
Ascidae	Fitófagos y depredadores ectoparásitos	5	0.64	4	0.40
Oribatido	Saprófagos	2	0.26	0	0
<i>Rhizoglyphus</i> sp.	Fitófagos, saprófagos, fungívoros	2	0.26	1	0.10
Total		9	1.16	5	0.50

¹ *C. occidentis* y *C. glandium*

² *Contarina* sp. y *Dasineura squamosa*

Tabla 4.3. Índice de diversidad de Shannon-Wiener de insectos y ácaros asociados a bellotas de *Q. candicans* (N= 776) y *Q. crassipes* (N= 990) de Sta. Teresa Tiloztoc, Valle de Bravo, México. Datos de bellotas colectadas en noviembre y diciembre de 2001. Letras diferentes en un mismo renglón denotan diferencias significativas entre especies en la fracción de bellotas en cuestión (prueba de *t*).

Grupo	Índice de diversidad de Shannon-Wiener (H')	
	<i>Q. candicans</i> (bellotas grandes)	<i>Q. crassipes</i> (bellotas pequeñas)
Todos los insectos	0.66 ^a	0.57 ^a
Ácaros	0.43 ^a	0.22 ^a
Insectos + Ácaros	0.77 ^a	0.61 ^b

Tabla 4.4. Variación de la densidad de insectos en bellotas de *Quercus candicans* y *Q. crassipes* de la localidad de Sta. Teresa Tiloztoc, Valle de Bravo, México. Datos de bellotas colectadas en noviembre y diciembre de 2001. g.l. = 1,9. Los datos en negritas son significativamente diferentes entre sí (Andeva de una vía).

Especie o grupo	Densidad (No. / 100 bellotas ± e.e.)			
	<i>Q. candicans</i> (N=6)	<i>Q. crassipes</i> (N=5) ³	F	P
<i>Curculio</i> spp. ¹	3.34 ± 0.62	11.51 ± 0.63	23.70	0.001
<i>Dendroctonus micans</i>	1.67 ± 0.54	0 ± 0	20.43	0.001
<i>Cydia latiferreana</i>	2.82 ± 0.55	2.63 ± 0.63	0.68	0.431
<i>Henricus melanoleucus</i>	0 ± 0	0.50 ± 0.56	19.64	0.002
Cecidomyiidae ²	1.03 ± 0.54	0.91 ± 0.56	0.02	0.882
<i>Megastigmus albifrons</i>	3.33 ± 0.11	1.82 ± 0.09	8.42	0.018
<i>Callirhytis fructosa</i>	0 ± 0	2.12 ± 0.07	3237.36	<0.001
Total	12.19 ± 0.53	19.49 ± 0.71	5.71	0.040

¹ *C. occidentis* + *C. glandium*

² *Contarina* sp. + *Dasineura squamosa*

³ No se tomaron en cuenta los datos de dos individuos (ver Métodos)

4.2 Fuentes y niveles de daño en bellotas

Agrupando todas las fuentes de daño (hongos, daño mecánico e infestación por insectos), se encontraron mayores niveles en las semillas de *Q. candicans* (47%) que en las de *Q. crassipes* (39%; $\chi^2_1 = 11.794$, $P < 0.005$; Tabla 4.5), esto podría deberse a que las semillas de *Q. candicans* presentaron niveles de daño mecánico 15 veces más altos que las de *Q. crassipes* (28.0 y 1.8%, respectivamente; $\chi^2_1 = 192.95$; $P < 0.001$). No obstante, las semillas de *Q. crassipes* presentaron significativamente mayores niveles de daño por insectos ($\chi^2_1 = 36.487$; $P < 0.001$) y por hongos ($\chi^2_1 = 27.17$; $P < 0.001$) que las de *Q. candicans* (Tabla 4.5).

Al hacer la misma comparación usando otra prueba estadística (t), también se encontraron mayores niveles de daño mecánico en las semillas de *Q. candicans* que en *Q. crassipes* ($t_{11} = 3.46$, $P = 0.001$; Tabla 4.6). Sin embargo, con esta prueba no se encontraron diferencias significativas entre especies en el porcentaje de semillas dañadas por insectos ($t_9 = 1.47$, $P = 0.28$) y hongos ($t_{11} = 0.49$, $P = 0.63$) (Tabla 4.6).

Tabla 4.5. Niveles de daño en bellotas de *Quercus candicans* y *Q. crassipes* colectadas en Sta. Teresa Tiloztoc, Valle de Bravo, México. Datos de bellotas colectadas en noviembre y diciembre de 2001. Letras diferentes en un mismo renglón denotan diferencias significativas entre especies en la fracción de bellotas en cuestión [Prueba de χ^2 , calculando los esperados con una tabla de contingencia de 2 (especies) \times 2 (categorías de bellotas; i.e: atacadas y no atacadas)].

CATEGORÍA	<i>Q. candicans</i>		<i>Q. crassipes</i>	
	N	%	N	%
Sanas	410	53.08 ^b	604	61.01 ^a
Atacadas por hongos (A)	55	7.05 ^b	150	15.15 ^a
Atacadas por insectos (B)	96	12.31 ^b	205	20.71 ^a
Dañadas mecánicamente (C)	218	27.95 ^a	18	1.82 ^b
Dañadas (por A, B o C)	366	46.92 ^a	386	38.99 ^b
TOTAL	776		990	

Tabla 4.6. Niveles de infestación en bellotas (% de bellotas \pm e.e.) de *Quercus candicans* y *Q. crassipes* de la localidad de Sta. Teresa Tiloztoc, Valle de Bravo, México. Datos de bellotas colectadas en noviembre y diciembre de 2001. (g.l = 9).

Gremio	<i>Q. candicans</i>		<i>Q. crassipes</i>		t	P
	% bellotas \pm e.e.	N	% bellotas \pm e.e	N		
Insectos	12.31 \pm 0.03	6	20.71 \pm 0.52	5 ¹	1.47	0.28
Hongos	7.05 \pm 0.95	6	15.15 \pm 1.24	7	0.49	0.63
Daño mecánico	27.95 \pm 1.89	6	1.82 \pm 0.43	7	3.45	0.001

¹No se tomaron en cuenta los datos de dos individuos (ver Métodos).

4.3 Variación intraespecífica en los niveles de daño

Tanto en *Q. candicans* como en *Q. crassipes* se encontraron diferencias significativas entre individuos en los niveles de daño de las semillas por diferentes vectores (insectos, hongos y daño mecánico) (Fig. 4.2). La frecuencia de semillas infestadas por insectos varió de 1.0 a 37.5% entre los árboles de *Q. candicans* y de 0.5 a 48.3% entre los árboles de *Q. crassipes*, en tanto que la frecuencia de semillas dañadas por hongos varió de 5.4 a 36.3% en *Q. candicans*, mientras que en *Q. crassipes* fue de 0.6 a 65.6%. Finalmente, la frecuencia de semillas dañadas por factores mecánicos varió de 1.8 a 52.3% en *Q. candicans*, y de 4.0 a 60.0% en *Q. crassipes*.

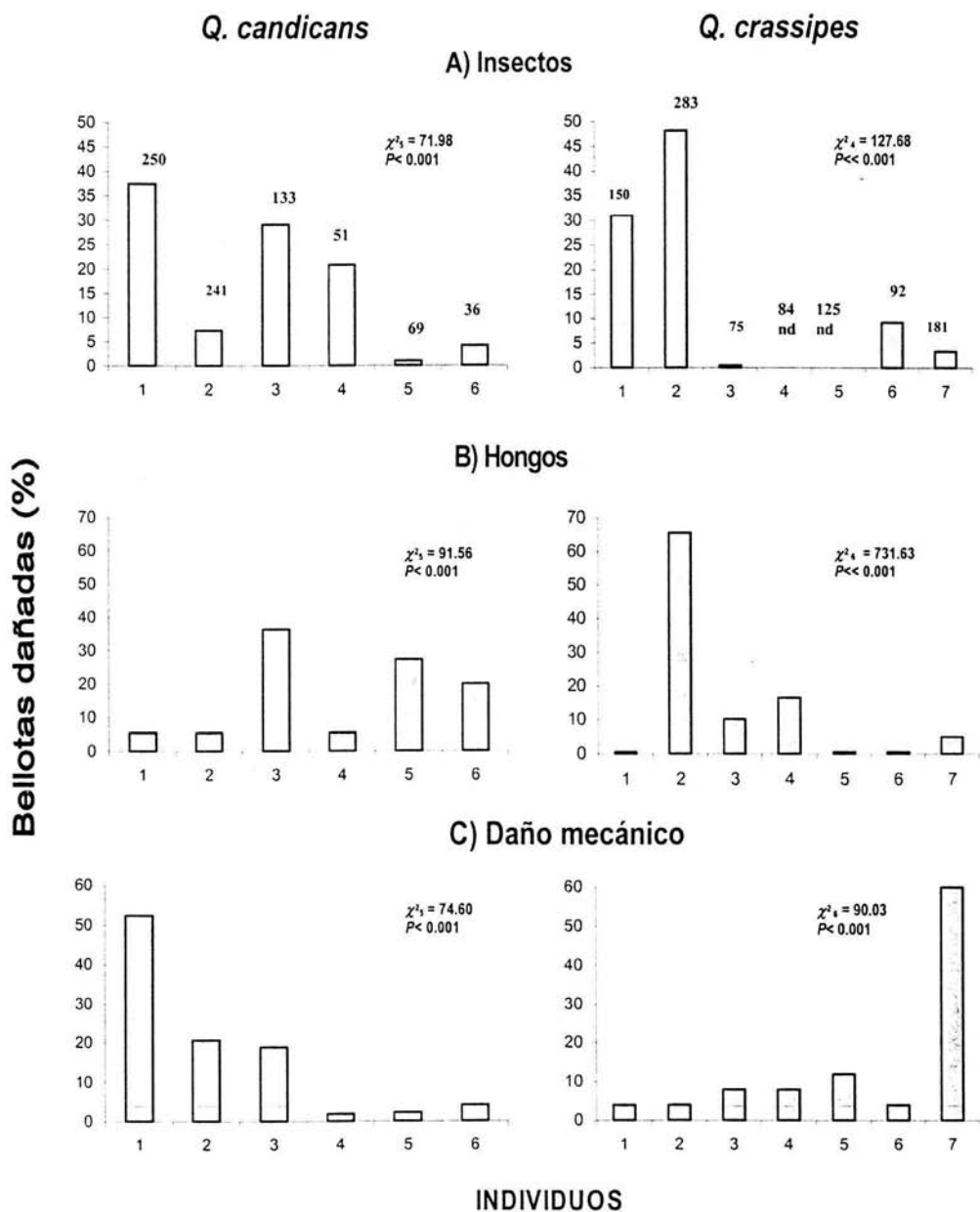


Figura 4.2. Variación intraespecífica en la frecuencia de daño en bellotas por distintos vectores en *Quercus candicans* y *Q. crassipes* de Sta. Teresa Tiloztoc, Valle de Bravo, México. Datos de bellotas colectadas en noviembre y diciembre de 2001. Los números ubicados encima de las barras de la Fig. A denotan el número de bellotas colectadas por individuo. nd= no hay datos.

4.4 Asociación entre los tipos de daño en las bellotas

En las semillas de *Q. candicans* y *Q. crassipes* se encontraron índices de asociación positivos y significativos entre el ataque de hongos e insectos (*Q. candicans*: $V = 0.471$, $\chi^2_1 = 39.05$, $P < 0.001$; *Q. crassipes*: $V = 0.268$, $\chi^2_1 = 70.46$, $P < 0.001$; Figs. 4.3A y B). Asimismo, se encontró un índice de asociación significativo y positivo entre el ataque por hongos y daño mecánico tanto en *Q. candicans* ($V = 0.150$, $\chi^2_1 = 18.24$, $P < 0.001$; Fig. 4.2C), como en *Q. crassipes* ($V = 0.135$, $\chi^2_1 = 17.82$, $P < 0.001$; Fig. 4.3D). Finalmente, se encontró una asociación negativa y significativa entre el daño mecánico e infestación por insectos en *Q. candicans* ($V = -0.09$, $\chi^2_1 = 5.69$, $P = 0.026$; Fig. 4.3E) y que el índice de asociación entre estos dos vectores de daño en *Q. crassipes* no fue significativamente distinto de cero ($V = 0.051$, $\chi^2_1 = 2.56$, $P < 0.116$; Fig. 4.2F).

4.5 Tamaño de la semilla e infestación

Las bellotas de *Q. candicans* se caracterizaron por ser de un tamaño mayor que las de *Q. crassipes* (Tabla 4.7).

Las semillas de *Q. crassipes* tienen las testas significativamente más delgadas que las de *Q. candicans* (Tabla 4.7). Asimismo, se encontró que el coeficiente de correlación entre la longitud y el grosor de la testa en *Q. candicans* fue positivo y significativo ($r = 0.684$, $P < 0.001$), mientras que en *Q. crassipes* esta correlación no fue significativa ($r = 0.263$, $P = 0.194$).

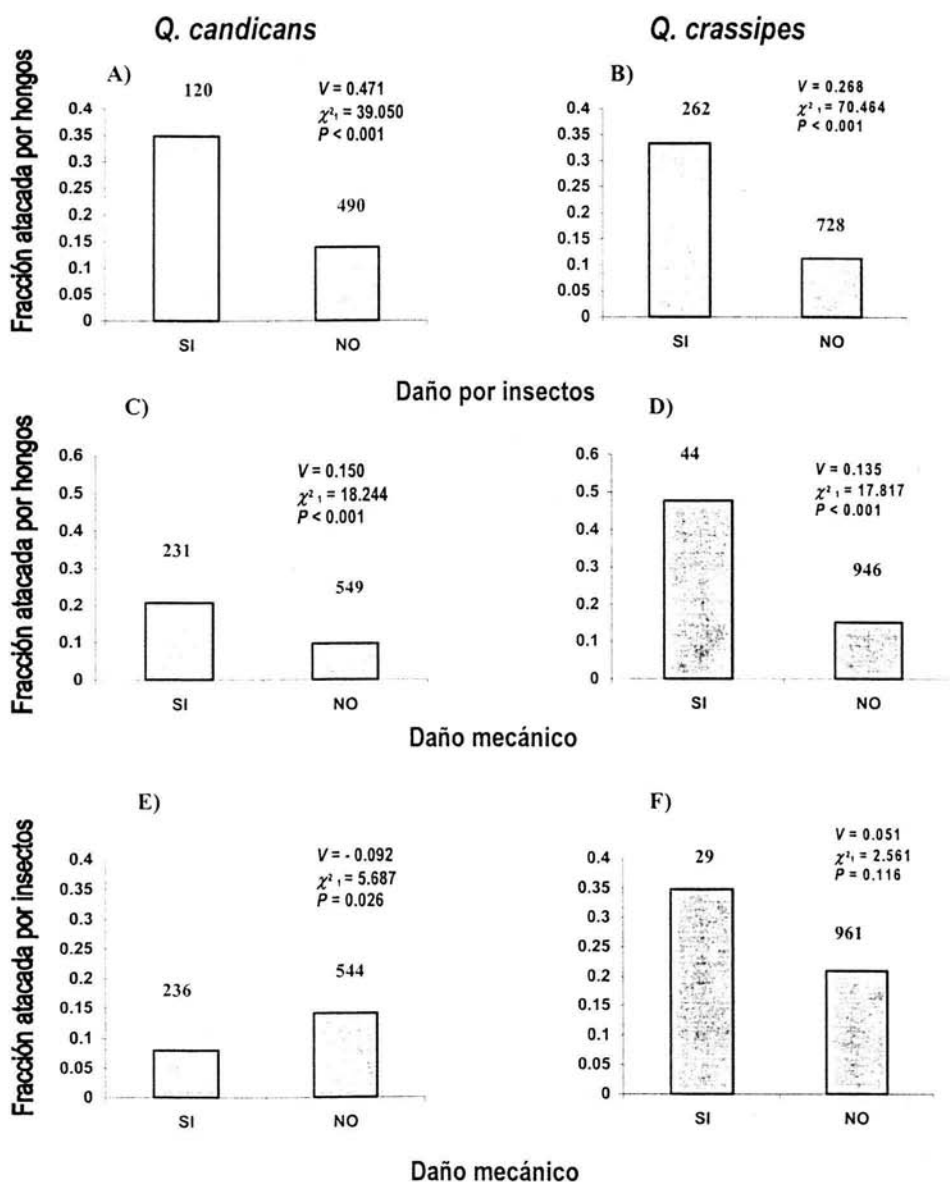


Figura 4.3. Índice de asociación entre diferentes tipos de daño en bellotas de *Quercus candicans* ($N = 766$), excepto en (A), donde $N = 610$ y *Q. crassipes* ($N = 990$) de Sta. Teresa Tiloztoc, Valle de Bravo, México. Datos de bellotas colectadas en noviembre y diciembre de 2001. Los tamaños de muestra se señalan encima de las barras.

Tabla 4.7. Comparación del tamaño y grosor de testa de las bellotas de *Q. candicans* (N=776) y *Q. crassipes* (N=990) de Sta. Teresa Tiloztoc, Valle de Bravo, México. Datos de bellotas colectadas en noviembre y diciembre de 2001.

Variable	Q. candicans		Q. crassipes		t	P
	$\bar{x} \pm e.e.$ (min-máx)	$\bar{x} \pm e.e.$ (min-máx)	$\bar{x} \pm e.e.$ (min-máx)	$\bar{x} \pm e.e.$ (min-máx)		
Longitud (cm)	1.77 ± 0.23 (1.21-2.29)	1.34 ± 0.14 (0.86-1.85)	19.25	<0.001		
Diámetro (cm)	1.67 ± 0.23 (1.04-5.00)	1.23 ± 0.45 (0.78-1.79)	26.90	<0.001		
Peso (g) ¹	2.54 ± 1.13 (0.50-8.20)	1.18 ± 0.35 (0.30-2.30)	28.52	<0.001		
Volumen (cm ³) ²	20.17 ± 9.59 (5.62-254.85)	8.85 ± 2.25 (2.34-21.69)	1229.73	<0.001		
Grosor de testa (mm) ³	2.13 ± 0.29 (1.00-5.00)	0.82 ± 0.01 (0.49-1.42)	8.43	<0.001		

¹ NQ. *candicans* = 648; NQ. *crassipes* = 789.

² Calculado como el volumen (v) de un elipsoide $v = \frac{4}{3} \pi a^2 h$, con a = diámetro/2 y h = longitud.

³ N = 26, en ambos casos.

Los análisis con modelos lineales generalizados mostraron que la longitud de las semillas de *Q. candicans* no afectó significativamente la probabilidad de que ésta fuera atacada por un insecto ($\chi^2_1 = 1.004$, $P = 0.316$; Tabla 4.8). En contraste, en *Q. crassipes*, el tamaño de la bellota incrementa significativamente la probabilidad de ataque por los insectos ($\chi^2_1 = 32.65$, $P < 0.001$). En esta especie dichas variables se correlacionaron significativa y positivamente, es decir, las semillas grandes de *Q. crassipes* presentaron niveles más altos de infestación por insectos que las pequeñas (Fig. 4.4).

Tabla 4.8. Resumen de los valores de χ^2 , P y el porcentaje de variación explicado en los modelos lineales generalizados para el efecto del tamaño de las bellotas sobre la probabilidad de ataque por insectos, hongos y daño mecánico en *Q. candicans* (N=776) y *Q. crassipes* (N=990) de Sta. Teresa Tiloztoc, Valle de Bravo, México. Datos de bellotas colectadas en noviembre y diciembre de 2001. En negritas se presentan los valores significativos. g.l. = 1.

Tamaño vs Variable de respuesta	Q. candicans			Q. crassipes		
	χ^2	% de variación	P	χ^2	% de variación	P
Ataque por insectos	-1.004	0.18	0.316	32.650	3.22	<<0.001
Ataque por hongos	3.216	0.81	0.073	-7.452	1.07	< 0.01
Daño mecánico	1.260	0.14	0.25	-8.230	5.02	0.004

Por otro lado, el tamaño de la semilla estuvo marginal y positivamente correlacionado con la probabilidad de que *Q. candicans* fuera atacada por hongos; mientras que el tamaño de la semilla de *Q. crassipes* tuvo una correlación negativa y significativa con la probabilidad de ser atacada por hongos (Fig. 4.5).

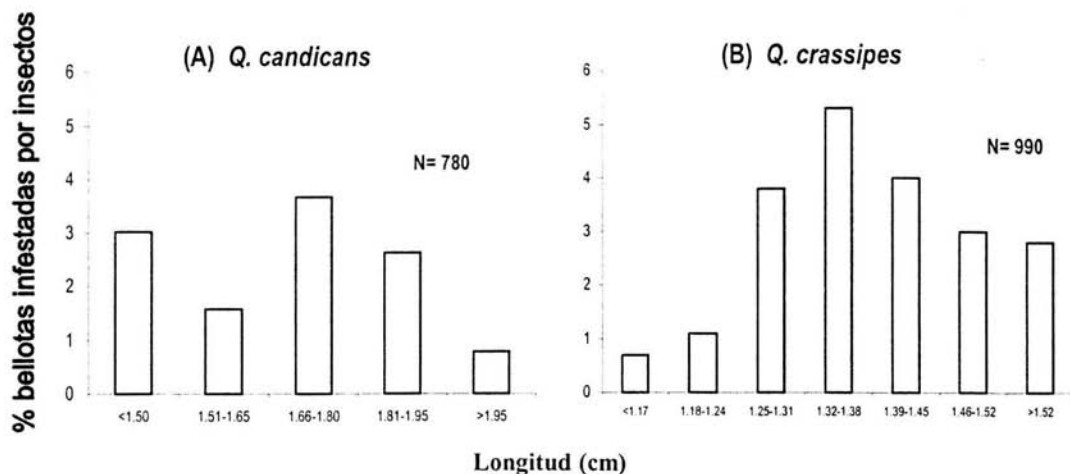


Figura 4.4. Efecto del tamaño (longitud) de las bellotas sobre el porcentaje de infestación por insectos en *Q.candicans* (A) y en *Q. crassipes* (B) de Sta. Teresa Tiloztoc, Valle de Bravo, México. Datos ajustados al modelo lineal generalizado (GLIM). Datos de bellotas colectadas en noviembre y diciembre de 2001.

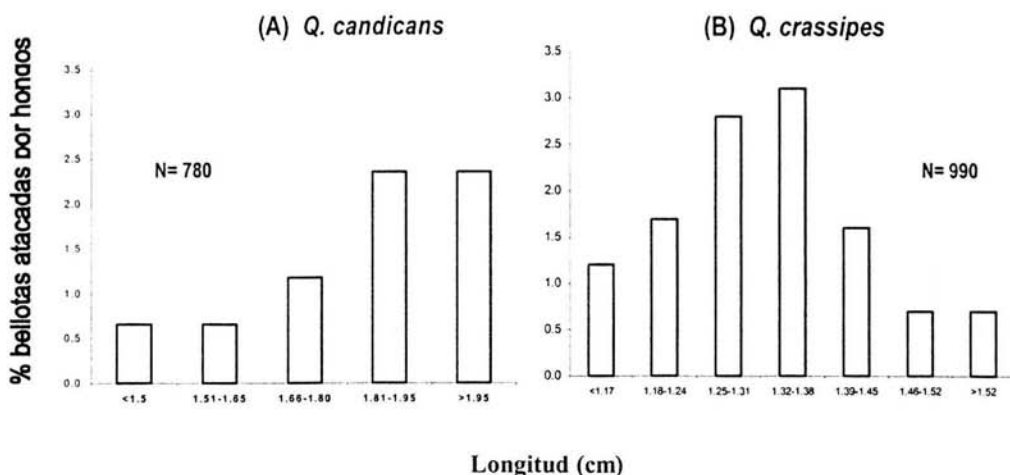


Figura 4.5. Efecto del tamaño (longitud) de las bellotas sobre el porcentaje de ataque por hongos en *Q.candicans* (A) y en *Q. crassipes* (B) de Sta. Teresa Tiloztoc, Valle de Bravo, México. Datos ajustados al modelo lineal generalizado (GLIM). Datos de bellotas colectadas en noviembre y diciembre de 2001.

Por último, el tamaño de la semilla de *Q. candicans* no afectó significativamente la probabilidad de que presentaran daño mecánico (Tabla 4.8; Fig. 4.6A). En contraste, las semillas pequeñas de *Q. crassipes* tuvieron mayor probabilidad de daño mecánico (Fig. 4.6B).

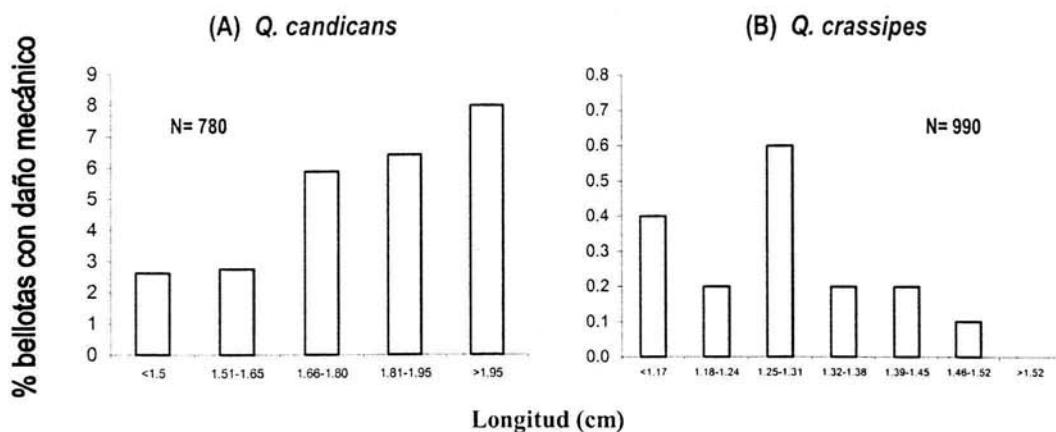


Figura 4.6. Efecto del tamaño (longitud) de las bellotas sobre el porcentaje de daño mecánico en *Q. candicans* (A) y en *Q. crassipes* (B) de Sta. Teresa Tiloztoc, Valle de Bravo, México. Datos ajustados al modelo lineal generalizado (GLIM). Datos de bellotas colectadas en noviembre y diciembre de 2001.

4.6 Germinación y Crecimiento

No germinó ninguna semilla sana de *Q. candicans*, mientras que *Q. crassipes* registró el 81.8% de germinación en semillas sanas. El 50.8% de la geminación de las semillas de *Q. crassipes* se obtuvo a las cuatro semanas de montar el experimento (Fig. 4.7). Por otro lado, ninguna semilla infestada de las dos especies germinó (Fig. 4.7; Tabla 4.9).

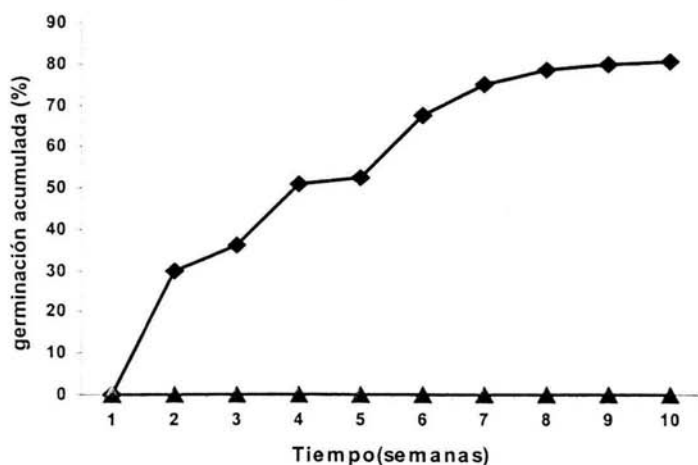


Figura 4.7. Porcentaje de germinación acumulada de semillas sanas (rombo) e infestadas (triángulos) de *Quercus crassipes* de Sta. Teresa Toloztoc, Valle de Bravo, México. Bellotas colectadas en noviembre y diciembre de 2001.

Tabla 4.9. Porcentaje de germinación de bellotas (cuatro semanas) de *Quercus candicans* y *Q. crassipes* de Sta. Teresa Toloztoc, Valle de Bravo, México. Datos de bellotas colectadas en noviembre y diciembre de 2001. $N = 194$.

Especie	Tipo	% Germinación \pm e.e.
<i>Q. candicans</i>	Sanas	0 ± 0
	Dañadas	0 ± 0
<i>Q. crassipes</i>	Sanas	50.8 ± 12.7
	Dañadas	0 ± 0

Entre más pequeñas fueron las semillas de *Q. crassipes* la germinación fue más rápida ($\chi^2_1 = 63.32$, $P < 0.001$; Fig. 4.8). La T_{50} de las semillas pequeñas fue de 8.0 días, de las semillas medianas fue de 34.4 días y la de las grandes fue de 36.6 días. Sin embargo, al final del periodo (10 semanas) el porcentaje de germinación fue similar en las tres categorías de tamaño: pequeñas, 88.8%; medianas, 82.5% y grandes 90.0%.

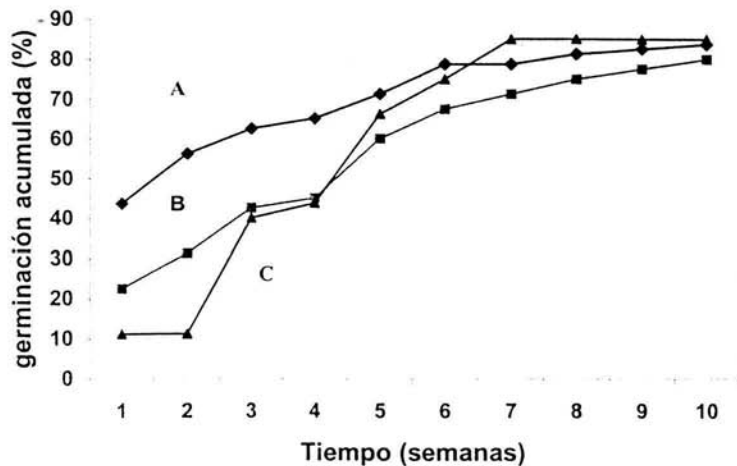


Figura 4.8. Porcentaje de germinación acumulada en semillas sanas pequeñas (rombos), medianas (cuadros) y grandes (triángulos) de *Quercus crassipes* de Sta. Teresa Tiloztoc, Valle de Bravo, México. Bellotas colectadas en noviembre y diciembre de 2001. $N_{inicial}$ pequeñas 34; medianas 18; grandes 9. Letras diferentes denotan diferencias significativas entre tamaños en la germinación por fracción de semillas en cuestión [Prueba de χ^2 , calculando los esperados con una tabla de contingencia de 2 (categoría de tamaño) \times 2 (categoría de bellota; i.e: germinadas y no germinadas)].

No se encontró un efecto significativo del tamaño de las semillas de *Q. crassipes* sobre el diámetro ($F_{2,209} = 1.69$, $P = 0.209$), la tasa de crecimiento en altura ($F_{2,209} = 1.03$, $P = 0.373$) y la tasa de producción de hojas ($F_{2,209} = 2.42$, $P = 0.113$) de las plántulas, pero sí en la biomasa y altura final de las mismas (biomasa: $F_{2,209} = 19.49$, $P << 0.001$; altura: $F_{2,209} = 56.38$, $P << 0.001$) (Tabla 4.10). Entre más grandes fueron las semillas mayor tamaño tuvieron las plántulas en términos de biomasa y altura.

No se encontró un efecto significativo del tamaño de la semilla, del tiempo ni de la interacción tamaño \times tiempo sobre el número de hojas de las plántulas (Tabla 4.11). Por otro lado, no se encontró un efecto significativo del tamaño de la semilla sobre la longitud de las plántulas, pero sí del tiempo y de la interacción tamaño \times tiempo (Tabla 4.12). Las plántulas derivadas de semillas grandes, que inicialmente tenían menor longitud, crecieron más y alcanzaron una mayor longitud y biomasa final, como puede observarse en la Fig. 4.8 B y en la Tabla 4.12.

Tabla 4.10. Resultados del Andeva de medidas repetidas del efecto del tamaño de las bellotas en el número de hojas de plántulas de *Q. crassipes* de Sta. Teresa Tiloztoc, Valle de Bravo, México. Datos de bellotas colectadas en noviembre y diciembre de 2001.

Factor	SC	gl	CM	F	P
Tamaño	2.82	2	1.41	2.64	0.095
Tiempo	0.78	3	0.26	1.67	0.181
Tamaño \times Tiempo	0.72	6	0.12	0.08	0.998
Error	11.13	21	0.53		

Tabla 4.11. Resultados del Andeva de medidas repetidas del efecto del tamaño de las semillas en la longitud de plántulas de *Q. crassipes* de Sta. Teresa Tiloztoc, Valle de Bravo, México. Datos de bellotas colectadas en noviembre y diciembre de 2001.

Factor	SC	g /	CM	F	P
Tamaño	1.66	2	0.83	0.72	0.497
Tiempo	0.39	3	0.12	56.38	<0.0001
Tamaño xTiempo	0.03	6	0.005	2.56	0.028
Error	2.31	21	0.11		

Tabla 4.12. Tamaño de plántulas de *Q. crassipes* (\pm e.e.) por categoría de tamaño de bellotas a las cuatro semanas de crecimiento provenientes de Sta. Teresa Tiloztoc, Valle de Bravo, México. Datos de bellotas colectadas en noviembre y diciembre de 2001. Letras diferentes en el mismo renglón denotan diferencias significativas entre especies. $N_{\text{tratamiento}} = 7$.

Variable	Pequeñas	Medianas	Grandes
Biomasa Final (g)	1.15 \pm 0.23 ^c	1.50 \pm 0.03 ^b	2.08 \pm 0.02 ^a
Diámetro Final (cm)	0.28 \pm 0.02 ^a	0.26 \pm 0.01 ^a	0.32 \pm 0.04 ^a
Tasa de crecimiento en altura (cm/día)	7.87 \pm 0.06 ^a	8.29 \pm 0.03 ^a	9.70 \pm 0.04 ^a
Tasa de producción de hojas (No./día)	1.72 \pm 0.04 ^a	1.97 \pm 0.05 ^a	1.99 \pm 0.05 ^a
Altura final (cm)	11.02 \pm 0.003 ^c	12.04 \pm 0.006 ^b	13.09 \pm 0.005 ^a

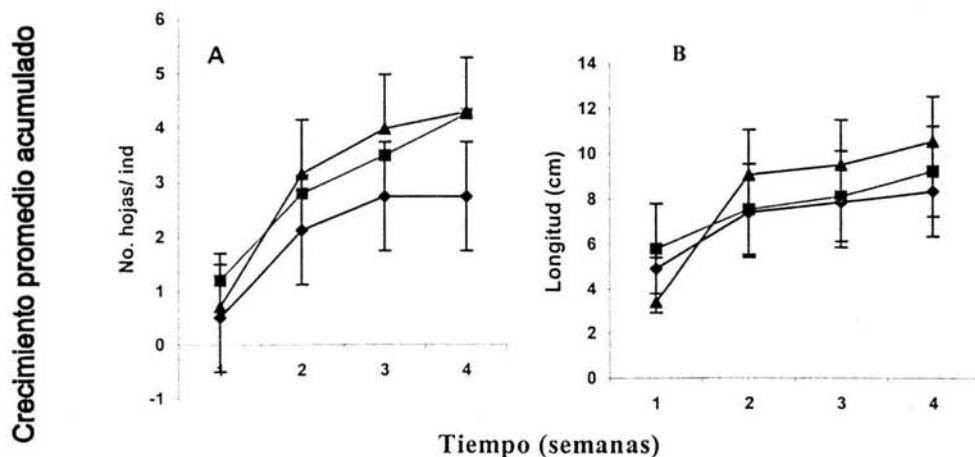


Figura 4.9. Número de hojas (A) y longitud (B) de plántulas provenientes de bellotas pequeñas (rombos), medianas (cuadros) y grandes (triángulos) de *Quercus crassipes* de Sta. Teresa Tiloztoc, Valle de Bravo, México. Datos de bellotas colectadas en noviembre y diciembre de 2001.

V. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

5.1 Artropodofauna asociada a las bellotas

En los análisis de la diversidad de artrópodos asociados a ambas especies de encinos, se encontró que ésta fue mayor en *Q. candicans* (Tabla 4.3), que fue también la especie con semillas más grandes, por lo que la mayor cantidad de recursos alimenticios de sus bellotas podrían explicar, al menos parcialmente, esta mayor diversidad.

Por otro lado, la mayor densidad de curculiónidos registrada en las semillas de *Q. crassipes* en relación con la encontrada en *Q. candicans* (Tabla 4.2) puede deberse a que la primera especie tiene la testa menos gruesa (Tabla 4.7), por lo que probablemente pueden ser perforadas más fácilmente por estos insectos que ovipositan en ellas.

Dendroctonus micans y *Henricus melanoleucus* no se habían registrado antes en bellotas de encinos, sólo en semillas de pinos (Coulson y Witter, 1984; Cibrán *et al.*, 1995). Así, nuestros resultados permiten afirmar que éstas son especies que han encontrado en las semillas de los encinos un recurso adicional y por ende los podemos catalogar como generalistas; además, otros estudios han sugerido que estos insectos tienen zonas de oviposición exclusivas en bosques conservados (Kaushal y Kalia, 1989; Alexander *et al.*, 2001; Johnson *et al.*, 2002; Takakura, 2002), pero en este caso se registró su presencia en una zona moderadamente alterada.

El hecho de que un insecto especialista, que se supone tiene mejores estrategias de forrajeo y reproducción, pueda invadir hábitats de insectos generalistas, es un indicador de que la alteración y fragmentación de las comunidades naturales puede cambiar el curso de las interacciones planta-animal (Petchey, 2000; Strauss y Zangerl, 2002), lo que podría explicar que en un lugar con cierto grado de alteración, como Sta. Teresa Tiliztoc, la diversidad de insectos depredadores de bellotas sea mayor de la que se podría esperar en un ecosistema natural no perturbado.

El escolítido *Dendroctonus micans*, que fue encontrado exclusivamente en *Q. candicans*, se ha considerado como un invasor secundario de semillas, que llega en las últimas etapas de la maduración de éstas (Coulson y Witter, 1984; Reeve, 2000), pues antes debe superar la dificultad de traspasar la testa por lo que se cree que oviposita a través de algún orificio pre-construido por otro insecto, a pesar de que ello conlleva el riesgo de que la larva enfrente competencia de otras larvas (Ofuya y Agele, 1989; Hughes, 2002; Messina, 2003; Alves-Costa y Knogge, en prensa). Asimismo, los dípteros registrados en este trabajo son insectos catalogados como oportunistas que ovipositan en las semillas previamente infestadas por otros insectos (Coulson y Witter, 1984).

Es interesante notar que a pesar de que los dípteros no fueron muy abundantes en este estudio, se sabe que su desarrollo larvario es mucho más rápido que el de algunos lepidópteros y coleópteros, por lo que podrían funcionar como control de otros insectos depredadores de semillas, que en este caso tuvieron mayor abundancia (p. ej. coleópteros y lepidópteros), lo que llevaría a una disminución del impacto de la depredación sobre éstas (Barranco, 2003; Sinclair *et al.*, 2003).

5.2 Fuentes y niveles de daño de bellotas

Puede suponerse que los tipos de daño que presentan las semillas y los niveles que éstos alcancen dependen de la especie de encino y las características de su semilla, del organismo que ataca las semillas y de las circunstancias ambientales (Memmott *et al.*, 2000; Campbell *et al.*, 2002). En este estudio se encontró que los porcentajes globales de daño fueron de 12.31 y 21.71% respectivamente para *Q. candicans* y *Q. crassipes* (Tabla 4.6), los cuales, al parecer, son relativamente bajos respecto a los encontrados en otras especies de encinos (Tabla 5.1). Se ha registrado que los niveles de infestación pueden variar en el tiempo (año) y el espacio (sitio de colecta), lo que indica que la depredación de semillas es un fenómeno muy variable (Perry y Mangini, 1997; Johnson *et al.*, 2002).

El escolítido *Dendroctonus micans*, encontrado en las bellotas de *Q. candicans*, es un fitófago que vive en simbiosis con los hongos en sus etapas larvarias (Berryman, 1989), por lo cual pudo ser un vector importante de entrada de hongos a las bellotas. Lo anterior

muestra que la mortalidad de las semillas puede deberse no sólo a la depredación, sino a la presencia conjunta de hongos y daño mecánico. Los hongos provocan la putrefacción de la semilla (Goubault *et al.*, 2000; Memmott *et al.*, 2000; Leimu *et al.*, 2002; Rodríguez-Molina *et al.*, 2002), y cuando las condiciones climáticas son favorables, la infección puede convertirse fácilmente en epidemia y provocar la pérdida prematura de muchas semillas (Hirka y Csoka, 2002; Moles y Westoby, 2003). De hecho, se ha registrado que las partes más vulnerables al ataque de hongos en las plantas son las semillas y los brotes de hojas (Omacini *et al.*, 2001).

La presencia de hongos en las semillas puede considerarse un factor incidental, ya que éstos necesitan de un vector de transporte para proliferar en un hábitat u hospedero (Jolivet, 1998; Omacini *et al.*, 2001). Esto significa que los insectos pueden ser un vector sinérgico del daño por hongos oportunistas o patógenos, al dejar esporas, mucílagos o al dejar heridas por acción de sus piezas bucales en la semilla (Webber y Gibbs, 1989; Jolivet, 1998).

Las bellotas de *Q. candicans* registraron mayores niveles de daño mecánico que las de *Q. crassipes* (Tabla 4.6), lo puede deberse a que primeras son más grandes y pesadas. Bonner y Vozzo (1987) y Vázquez (1998) han confirmado que las bellotas más grandes tienen mayores probabilidades de romperse al caer, sobre todo si se deshidratan, lo que ocurre con frecuencia en ambientes secos. Además, se ha observado que las grietas y curvaturas constituyen una vía de entrada para los insectos (Andersson, 1992) y las bellotas que las presentan suelen tener muy baja viabilidad, por lo que frecuentemente no germinan (Bonner y Vozzo, 1987; Dey y Buchanan, 1995; Vázquez, 1998).

Tabla 5.1. Niveles de infestación por insectos registrados en semillas de diversas especies de *Quercus*. Los datos están ordenados en forma decreciente.

Especie	Lugar	% bellotas dañadas	Método	Referencia
<i>Q. stellata</i>	Maryland (EUA)	96.0	Trampa	Johnson <i>et al.</i> (2002)
<i>Q. velutina</i>	Missouri (EUA)	60.0-96.0	Trampa y red	Gibson (1982)
<i>Q. virginiana</i>	Virginia (EUA)	90.0	Trampa	Oliver y Chapin (1984)
<i>Q. marilandica</i>	Missouri (EUA)	88.0	Red y Trampa	Johnson <i>et al.</i> (2002)
<i>Q. suber</i>	Alcacer do Sal, Faro y Alfândega da Fé (Portugal)	17.0-68.0	Trampa	Branco <i>et al.</i> (2002)
<i>Q. rubra</i>	California (EUA)	66.0	Trampa	Gibson (1982)
<i>Q. shumardii</i>	Missouri (EUA)	57.5	Trampa	Johnson <i>et al.</i> (2002)
<i>Q. coccinea</i>	Missouri (EUA)	54.4	Trampa	Johnson <i>et al.</i> (2002)
<i>Q. alba</i>	Maryland (EUA)	50.0	Red	Johnson <i>et al.</i> (2002)
<i>Q. alba</i>	Arizona y Missouri (EUA)	0.0-45.2	Trampa y red	Perry y Mangini (1997)
<i>Q. leucotrichophora</i>	Kumaun Lesser Himalaya (India)	0.5-45.0	Trampa	Khaushal y Kalia (1989)
<i>Q. alba</i>	Arkansas, Carolina del Norte, Columbia, Kentucky, Louisiana, Maine, Missouri, Nueva Jersey, Ohio, Virginia del Oeste, Wisconsin y Wyoming (EUA)	0.0-45.0	Trampa	Johnson <i>et al.</i> (2002)
<i>Q. rugosa</i>	Distrito Federal (México)	43.3	Corte de ramas	Sandoval (1992)
<i>Q. taurina</i>	Distrito Federal (México)	36.0	Corte de ramas	Sandoval (1992)
<i>Q. crassipes</i>	Valle de Bravo (México)	21.7	Colecta en suelo, corte de ramas, agitación de ramas	Este trabajo
<i>Q. douglasii</i>	California (EUA)	1.0-20.0	Trampa y red	Swiecki y Bernhardt (2000)
<i>Q. candicans</i>	Valle de Bravo (México)	12.3	Colecta en suelo, corte de ramas, agitación de ramas	Este trabajo

5.3 Variación intraespecífica en los niveles de daño

La variación intraespecífica en el ataque de insectos, hongos o daño mecánico entre los individuos de cada especie fue grande y significativa en todos los casos (Fig. 4.1), lo que respalda la hipótesis de que una parte importante de la variación se debe a los árboles individuales. Esta variación, sin embargo, puede tener su origen en factores genéticos, ambientales (presencia de disturbios o estrés, p. ej. hídrico) e incluso a la visibilidad que el árbol tenga para la especie de insecto en cuestión. Esto, sin embargo, debe corroborarse en estudios futuros.

Aunque existe evidencia de que la depredación varía entre individuos, la base genética de estas diferencias ha sido poco estudiada y no es posible discernir los efectos de las variaciones espaciales en recursos, en la calidad de las semillas o algún otro atributo de las mismas (Sallabanks y Courtney, 1992; Sánchez-Garduño, 1995). Aunque en este estudio no se demostró, se ha registrado también que las diferencias en el ambiente que ocupa cada individuo, se traducen en variaciones amplias en los niveles de daño y la abundancia de depredadores y mutualistas (Bekker *et al.*, 1998; Clarke y Kerrigan, 1998; Vázquez, 1998; Johnson *et al.*, 2002). Entre los factores más comúnmente citados en la variación de los árboles madre se encuentran su edad o tamaño, vigor, características defensivas, calidad nutricional y fenología y rasgos del ambiente como luz, humedad, suelo o estacionalidad (Derr, 1980; Bonner y Vozzo 1987; Traveset, 1991; Vázquez 1998; Johnson *et al.*, 2002), y aunque todas pueden afectar el ataque de hongos e insectos y la susceptibilidad al daño mecánico, la importancia relativa de cada uno no ha sido cuantificada hasta la fecha, salvo en contados casos.

5.4 Asociación entre tipos de daño

La asociación negativa del daño mecánico con la infestación por insectos encontrada en *Q. candicans* (Fig. 4.3E) es un hecho interesante que da sustento a la hipótesis de selección del hospedero por los insectos (Jones, 1991), que sostiene que la selección del sitio de oviposición se dirige a las bellotas que tienen apariencia sana, ya que ofrecen un hábitat de colonización adecuado y seguro, pues en caso contrario la larva podría desecarse por la

rotura de la testa y la mayor probabilidad de entrada de hongos (Vázquez, 1998). Este hallazgo contradice las observaciones de Andersson (1992) en el sentido de que el daño mecánico favorece la entrada de insectos. En *Q. crassipes* la correlación negativa entre estos dos tipos de daño no fue significativa, por lo que la selección del hospedero puede regirse por otros factores.

La asociación positiva entre el daño por insectos y el daño mecánico con el ataque de hongos, se comprobó en ambas especies de encinos (Fig. 4.3), lo cual sugiere la posibilidad de que los insectos y el daño mecánico son un vector y facilitan la entrada de las esporas de hongos, respectivamente.

5.5 Tamaño de la bellota e infestación

La suposición que la masa de las semillas influye en los niveles de depredación y dispersión está basado en la evidencia de estudios realizados en *Astragalus* spp. (Green y Palmald, 1975; Jordano *et al.*, 1990), *Archostaphylos* spp. (Keeley y Hays, 1976), *Dysdercus bimaculatus* (Derr, 1980), *Haplopappus saporosus* (Louda, 1982), *Omphalea oleifera* (Dirzo, 1984), *Q. robur* (Crawley y Long, 1995) y *Nectandra ambigens* (Sánchez-Garduño, 1995), entre otros, los cuales muestran que el tamaño de las semillas afecta la selección del hospedero.

Los resultados obtenidos en este trabajo mostraron que el efecto del tamaño de la semilla en el ataque por insectos en general es débil, pues explicó mucho menos del 1% de la variación en *Q. candicans* y el 3.8% de la variación en *Q. crassipes*, siendo significativo en esta última especie (Tabla 4.8). En el caso de *Q. candicans* la falta de un efecto significativo puede deberse, como ya se apuntó, a que sus semillas tienen una testa muy gruesa, lo cual puede evitar o disminuir el ataque de los depredadores, como se ha registrado en otros estudios revisados en *Quercus alba* (Perry y Mangini, 1997), *Quercus* spp. (Belmain *et al.*, 2000), *Chionochlora rubra* (Sullivan y Kelly, 2000), *Quercus serrata*, *Q. mongolica* y *Aesculus turbinata* (Shimada, 2001).

En el caso de *Q. crassipes* podemos considerar, a manera de hipótesis, que existe una disyuntiva (trade-off) en la producción de semillas grandes que, por un lado, tienen mayor probabilidad de ser atacadas por insectos (Tabla 4.8; Fig. 4.4B), y por otro, el mayor tamaño de las plántulas producidas por estas semillas les puede conferir una mayor supervivencia (Tabla 4.10; Robledo, 1997).

El tamaño de las bellotas de *Q. candicans* no afectaron sus probabilidades de daño mecánico probablemente debido a su mayor sensibilidad a la desecación. En contraste, en *Q. crassipes* las bellotas pequeñas presentaron mayor daño mecánico. Éstas también presentaron niveles más altos de daño por hongos en relación a los registrados en las bellotas grandes de la misma especie (Tabla 4.6B), por lo que puede corroborarse que el daño mecánico facilita el ataque de hongos (Fig. 4.3D).

5.6 Germinación y crecimiento de plántulas

El ataque por insectos fue letal para la germinación de *Q. crassipes* (Fig. 4.6) y es probable que lo mismo ocurriera en *Q. candicans*, aunque esto no se pudo documentar porque las semillas sanas de esta especie, al igual que las infestadas de ambas especies, no germinaron (Tabla 4.8). Las condiciones adecuadas de germinación para *Q. crassipes* (temperatura 21-25°C, sustrato de agrolita y fotoperiodo de 12 h; Dey y Buchanan, 1995; Robledo, 1997) son similares a las que se presentaron en este estudio. El que las bellotas sanas de *Q. candicans* no germinaran puede deberse más al efecto inhibitor de alguna sustancia química presente en la testa, registrada en otras especies de encinos (Bonner y Vozzo, 1987; Sun, 1999), que a la falta de condiciones ambientales adecuadas, por lo que se sugiere para estudios posteriores que se elimine la testa por completo para lograr la germinación de las semillas de esta especie. No obstante, se ha resaltado que las condiciones del micrositio, como es el tipo de sustrato y el espacio de aereación y humedad del mismo, son fundamentales para la germinación (Gross, 1984; Eriksson y Ehrlen, 1992), por lo que es probable que el tamaño de las charolas y el exceso de humedad acumulada en parte de ésta, hallan propiciado la pudrición de algunas semillas y la inhibición de la germinación.

En otras especies, por ejemplo la leguminosa *Mucuna andreana*, las plántulas producidas por semillas dañadas artificialmente (1, 5 y 10% de pérdida) presentan un crecimiento y sobrevivencia reducidos conforme se incrementa el daño (Janzen, 1976). Estos resultados contrastan con los obtenidos en otras leguminosas con testa dura, en las que el consumo subletal del endospermo por larvas de curculiónidos y bruquílidos puede incrementar la germinación (Karban y Lowerberg, 1992; Ollerton y Lack, 1996), sin que se presente una reducción significativa en la sobrevivencia de las plántulas. En *Haplopappus saporosus* (Louda, 1982) y en *Pinus sylvestris nevadensis* (Castro *et al.*, 1999) se registró un efecto letal de la infestación por los mismos agentes en más del 60% de semillas. Es probable que la ausencia total de germinación de las semillas infestadas de *Q. crassipes* se deba, incluso en los casos en que no se destruyó el embrión, a la infestación por hongos, que se presentó en prácticamente todas las semillas con un orificio producido por el ataque de insectos.

Los registros que exploran las desventajas de las plántulas que provienen de semillas pequeñas comparados con las que provienen de semillas grandes se expresan en términos de limitación de recursos energéticos (Janzen, 1976; Howe y Ritcher, 1982; Hendrix *et al.*, 1991; Chambers, 1995; Clarke y Kerrigan, 1998; Turnbull *et al.*, 1998). En el crecimiento de plántulas de *Q. crassipes*, las diferencias encontradas debidas al tamaño de semillas confirman la hipótesis de que las bellotas grandes producirán plántulas más vigorosas (Tabla 4.10), como se ha registrado en otras especies de *Quercus* (Robledo, 1997; Bonfil, 1998; López, 1998). Sin embargo, en este caso a pesar de que las plántulas de bellotas grandes crecieron más, las que derivaron de bellotas pequeñas, germinaron con mayor velocidad. De este modo, a pesar de que las condiciones de peso, de micrositio y ambientales modifican el éxito del reclutamiento de las plántulas (Riksson y Riksson, 1998; Dalling y Hubbell, 2002), en *Q. crassipes*, las bellotas de las tres categorías de tamaño tuvieron una talla similar a las ocho semanas (Fig. 4.7), lo cual también se registró en *Rhaphanus raphanistrum* (Stanton, 1994) y *Sesbania versicaria* (Marshall, 1986).

5.7 Diseño y método de estudio

El método utilizado para coleccionar influyó de manera determinante en la obtención de los resultados. Los porcentajes de infestación podrían haber variado si se hubiesen usado trampas o redes de dosel para coleccionar las bellotas, ya que no puede descartarse el que se seleccionen inconscientemente las bellotas más conspicuas cuando se recogen del suelo. Además, aunque las bellotas recolectadas tenían muy poco tiempo de permanencia en el suelo (muchas estaban cayendo mientras eran recogidas), no puede descartarse la posibilidad de que algunos insectos las hayan invadido después de haber caído.

El uso de embudos Berlese-Tullgren no permite determinar con claridad qué larva salía de cuál bellota, por lo que la presencia de hoyuelos y su número fue la única manera de establecer los porcentajes de infestación. Al abrir las bellotas y con ayuda de algunos registros de los tipos de daño por diversas larvas de insectos se reafirmaron los datos, sin embargo existen mejores métodos de aislamiento y control de alumbramiento de larvas, que en este caso no pudieron usarse por el tamaño de muestra empleado, que fue grande. El usar adicionalmente rayos X (De la Garza y Nepomuceno, 1986; Sánchez-Garduño, 1995) para fotografiar las semillas y evaluar los niveles de daño y viabilidad de los embriones de las mismas, pudo complementar la información, pero es poco probable que llevara a conclusiones distintas a las aquí obtenidas. Por otro lado, el análisis podría haberse complementado de haberse registrado algunas variables de los árboles, tales como altura, fuste, cobertura, y variables abióticas como ambiente lumínico, humedad relativa, tipo de suelo, etc.

La imposibilidad de incubar las larvas de insectos encontradas para que llegaran a su fase adulta y así facilitar su determinación taxonómica, implicó cierta dificultad para llegar a la determinación exacta de algunas especies, esta dificultad se incrementa porque no se cuentan con suficientes claves taxonómicas larvares de artrópodos.

5.8 Perspectivas de estudio

Hasta ahora, los registros del ataque de insectos a las semillas de encinos son fragmentarios e incompletos, por lo que se requiere contar con estudios más completos del efecto de los depredadores en las semillas de diferentes especies de encinos y de su impacto en la dinámica de las poblaciones, tanto de insectos como de hospederos; este trabajo aporta algunos resultados interesantes, aunque parciales y preliminares, sobre la compleja interacción artrópodos-encinos. Aunque se ha especulado que los altos niveles de deforestación y la explotación de los encinares han aumentado la frecuencia de plagas, no existen datos confiables del impacto de los depredadores de bellotas y de las interacciones de éstos. Es importante, por tanto, documentar cómo varía espacial y temporalmente la presencia de insectos en las semillas de diferentes especies y poblaciones de *Quercus*. En especial, los curculiónidos destacan por su abundancia y por su posible impacto en la regeneración.

Otro campo de estudio importante es documentar qué tan estrecha es la asociación entre especies de encinos, de artrópodos depredadores de semillas y de parasitoides o parásitos que se introducen secundariamente a bellotas ya infestadas, pues es un campo de estudio apenas iniciado en México.

5.9 Conclusiones

Las principales conclusiones de este trabajo son las siguientes:

1. La diversidad de artrópodos fue más alta en semillas de *Q. candicans* que en las de *Q. crassipes*. Se registraron ocho especies de artrópodos en las bellotas de la primera especie y nueve en las de *Q. crassipes*.
2. El ataque por insectos, la infestación por hongos y el daño mecánico no son procesos independientes: la infestación por insectos y el daño mecánico pueden facilitar el ataque de hongos; además, en *Q. candicans* cuando se presenta daño mecánico en una bellota los insectos evaden ovipositar en ella.

3. En *Q. crassipes* la probabilidad de que una semilla sea atacada por insectos se incrementa con el tamaño, lo que puede deberse a que las bellotas grandes tienen más recursos que proporcionar y su testa es delgada y fácil de romper. En contraste, las bellotas de *Q. candicans* tienen un grosor de testa relativamente mayor, lo que puede dificultar la oviposición en ellas y explicaría la menor incidencia de curculiónidos en esta especie y la ausencia de correlación entre tamaño de la semilla y ataque por insectos.
4. El tamaño de las bellotas de *Q. crassipes* está directamente relacionado con la probabilidad de daño por hongos, así como por el daño mecánico.
5. Los niveles de infestación por insectos variaron entre árboles individuales (de 1.0 a 37.0% en *Q. candicans* y de 0.5 a 48.0% en *Q. crassipes*), lo mismo sucedió para la frecuencia de semillas dañadas por hongos (5.0 a 36.0% en *Q. candicans*, y 0.6 a 66.0% en *Q. crassipes*) y para la frecuencia de semillas con daño mecánico (2.0 a 52.0% en *Q. candicans* y de 4.0 a 60.0% en *Q. crassipes*).
6. El ataque de insectos resulta en la pérdida total de la viabilidad de las bellotas de *Q. crassipes*.
7. El tamaño de las semillas de *Q. crassipes* afectó el tiempo de germinación. Las semillas pequeñas germinaron más rápido.
8. Las semillas más grandes de *Q. crassipes* originaron plántulas con mayor longitud y biomasa final que las derivadas de semillas pequeñas.

LITERATURA CITADA

- Alexander, H.M., C.L.Cummings, L. Kahn y A.A. Snow.** 2001. Seed size variation and predation of seeds produced by wild and crop-wild sunflowers. *American Journal of Botany* 88: 623-627.
- Alves-Costa, C.P. y C. Knogge.** En prensa. Larval competition in wild weevils *Revena rubiginosa* (Coleoptera: Curculionidae) preying on palm seeds of *Syagrus romanzoffiana*. Sao Pablo. 15 pp.
- Anderson, R.S. y C.W. O'Brien.** 1996. Curculionidae (Coleoptera). Pp. 329-349. En: Llorente, B.J.E., A.N. García y E. González S. (eds.). *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento*. Facultad de Ciencias-Comisión Nacional para la Biodiversidad, México.
- Andersson, C.** 1992. The effect of weevil and fungal attacks on the germination of *Quercus robur* acorns. *Forest Ecology and Management* 50: 247-251.
- Armella V., M.A.** 1990. Depredación pre-dispersión de semillas en la barranca de Meztitlán. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 101 pp.
- Axelrod, D.I.** 1983. Biogeography of oaks in the Arcto-Tertiary Province. *Annals of the Missouri Botanical Gardens* 70: 629-657.
- Bacon, J.K.** 1997. Diagnóstico del encino y su industrialización en el estado de Durango, México: Parte I: Problemática desde el punto de vista biológico. *Serie Ecológica Forestal* 1: 10-21.
- Bacon, J.R. y R. Spellenberg.** 1996. Hybridization in two distantly related Mexican black oaks, *Quercus conzattii* and *Quercus eduardii* (Fagaceae: *Quercus*: section *Lobatae*). *Sida* 17: 17-41.
- Barbosa, P. y M.R. Wagner.** 1989. *Introduction to Forest and Shade Tree Insects*. Academic Press, San Diego. 689 pp.
- Barnes, H.F.** 1955. Gall midges reared from acorns and acorn-cups. *Entomologist's* 91: 86-87.
- Barranco V., P.** 2003. Dípteros de interés agronómico. Agromicidas plaga de cultivos hortícolas intensivos. *ARACNET 11 - Bol. S.E.A* 33: 293-307.
- Barrett, D.R. y J.E.D. Fox.** 1997. *Santalum album*: Kernel composition, morphological and nutrient characteristics of pre-parasitic seedlings under various nutrient regimes. *Annals of Botany* 79: 59-66.

- Bekker, R.M., J.P. Bakker, U. Grandin, R. Kalamees, P. Milberg, P. Poschlod, K. Thompson y J.H. Willems.** 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology* 12: 834-346.
- Belmain, S.R., W.M. Blaney y M.S.J. Simmonds.** 2000. Host selection behaviour of death watch beetle, *Xestobium rufovillosum*: Oviposition preference choice assays testing old vs new oak timber, *Quercus* sp. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 96: 239-245.
- Berryman, A.A.** 1989. Adaptative pathways in scolytid-fungus associations. Pp. 145-159. En: Wilding, N, N.M. Collins, P.M. Hammond y J.F. Webber (eds.). *Insect-Fungus Interactions*. Academic Press, Londres.
- Bessey, Y.** 2001. Communities of herbivores foraging on saplings versus mature trees of *Pourouma bicolor* (Cecropiaceae) in Panama. *Oecologia* 129: 253-260.
- Bonner, F.T. y J.A. Vozzo.** 1987. Seed biology and technology of *Quercus*. *General Technical Report Southern Forest SO-66*: 1-21.
- Bonfil, C.** 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany*. 85: 79-87.
- Bonfil, C. y S. Valencia.** 1993. La riqueza de los encinos. *Ciencias* 29:13-15.
- Bonfil, C. y J. Soberón.** 1999. *Q. rugosa* seedling dynamics as related to its re-introduction in a disturbed Mexican landscape. *Applied Vegetation Science* 2: 189-200.
- Branco, M., C. Branco, H. Merouani y M.H. Almeida.** 2002. Germination success, survival and acorns in relation to insect damage. *Forest Ecology and Management* 166: 159-164.
- Bronstein, J.L.** 1992. Seed Predators as Mutualists: Ecology and Evolution of Fig/Pollinator Interaction. Pp. 1-44. En: Bernays, E. (ed.). *Insect-Plant Interactions*. CRC Press, Phoenix, Arizona.
- Cabrera G., L.** 1995. Ecología comparativa de dos comunidades de aves en un bosque templado del Ajusco Medio, Distrito Federal. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 111 pp.
- Camacho, P.** 1985. Estudio del uso del bosque para extracción de leña, madera para construcción de casas y fabricación de herramientas en una comunidad otomí. San Andrés Timilpan, Edo. de México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 230 pp.

- Campbell, D.R., M. Crawford, A.K. Brody y T.A. Forbis.** 2002. Resistance to pre-dispersal seed predators in a natural hybrid zone. *Oecologia* 131: 436-443.
- Careaga O., S.A.** 1989. Efecto de la variación en el tamaño de las semillas sobre el desempeño de plántulas de especies tropicales. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 73 pp.
- Carles-Tolrá, M.** 2002. (Coord.). *Catálogo de los Díptera de España, Portugal y Andorra (Insecta)*. Monografías SEA, vol. 8. Zaragoza, España. 323 pp.
- Carpinera, J.L.** 1989. Qualitative variation in plants and insects: effect of propagule size on ecological plasticity. *American Naturalist* 114: 350-360.
- Castro, J., J.M. Gómez, D. García, R. Zamora y J.A. Hódar.** 1999. Seed predation and dispersal in relict scots pine forests in Southern Spain. *Plant Ecology* 145: 115-123.
- Chambers, J.C.** 1995. Relationship between seed fates and seedling establishment in an Alpine Ecosystem. *Ecology* 76: 2124-2133.
- Cibrián T., D., J.T. Méndez, R.C. Bolaños, H.O. Yates III y J.E. Flores.** 1995. *Insectos Forestales de México*. Universidad Autónoma de Chapingo, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, Chapingo, México. 453 pp.
- Clarke, P.J. y R.A. Kerrigan.** 1998. The effects of seed predators on the recruitment of mangroves. *Functional Ecology* 12: 810-817.
- Corbet, G.B.** 1974. The Importance of Oak to Mammals. Pp. 312-323. En: Morris, M.G. y F.H. Perring (eds.). *The British Oak: Its History and Natural History*. Classey Publ., Londres.
- Coulson, R.N. y J.A. Witter.** 1984. *Forest Entomology and Management*. John Wiley & Sons, Nueva York. 667 pp.
- Courtney, S.P. y T.T. Kibota.** 1990. Mother doesn't know best: Selection of Hosts by Ovipositing Insects. Pp. 161-188. En: Bernays E. (ed.). *Insect Plant Interactions*. CRC Press, Boca Ratón, Florida.
- Crawley, M.J.** 1992. Seed Predators and Plant Population Dynamics. Pp. 157-190. En: Fenner, M. (ed.). *Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Londres.
- Crawley, M.J.** 1993. *GLIM for Ecologists*. Blackwell Scientific Publ., Oxford. 350 pp.
- Crawley, M.J y C.R. Long.** 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *Journal of Ecology* 83: 683-696.

- Dalling, J.W. y S.P. Hubbell.** 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinations of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 557-569.
- Darlington, A.** 1974. The Galls on Oak. Pp. 298-311. En: Morris, M.G. y F.H. Perring (eds.). *The British Oak: Its History and Natural History*. Classey Publ., Londres.
- De la Garza, P. y F. Nepomuceno.** 1986. Análisis radiográfico de semillas forestales en México. *Ciencia Forestal* 11: 1-14.
- Dey, D. y M. Buchanan.** 1995. *Red Oak (Quercus rubra L.) Acorn collection, nursery culture and direct seeding: A literature review*. Ontario Forest Research Institute, Ontario. 45 pp.
- Derek, J. y M. Black.** 1986. *Seeds. Physiology of Development and Germination*. Plenum Press, Boca Ratón, Florida. 230 pp.
- Derr, J.A.** 1980. Coevolution of the life history of a tropical seed-feeding insect and its food plants. *Ecology* 51: 881-892.
- Dirzo, R.** 1984. Herbivory: A Phytocentric Overview. Pp. 141-165. En: Dirzo, R. y J. Sarukhán (eds.). *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Dirzo, R. y C. Domínguez.** 1986. Seed Shadows, Seed Predation and the Advantages of Dispersal. Pp. 236-246. En: Estrada, A. y T.H. Fleming (eds.). *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr. Junk Publishers, Amsterdam.
- Donoso, D.S., A.A. Grez y J.A. Simonetti.** 2003. Effects of forest fragmentation on the granivory of differently sized seeds. *Biological Conservation* 115: 63-70.
- Equihua, M.** 1980. *Comercialización de Productos Forestales*. Publicación especial No. 18. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, México. 59 pp.
- Eriksson, O. y J. Ehrlen.** 1992. Seed and microsite limitation in plant populations. *Oecologia* 91: 360-364.
- Evans, K.A.** 1992. The olfactory and behavioural response of seed weevils, *Ceutorhynchus assimilis*, to oilseed rape volatiles. Pp. 107-108. En: Dordrecht J., S.B., J.H. Visser y P. Harrewijn (eds.). *Insect-Plant Relationships*. Kluwer Acad. Publ., Amsterdam.
- Fenner, M. (ed.)**. 2000. *Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Company for Accesibility to Bioscience-International Publishing, Londres. 410 pp.
- Fenner, M. y W.G. Lee.** 2001. Lack of pre-dispersal seed predators in introduced Asteraceae in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 25: 95-99.

- Fenner, M., J.E. Cresswell y R.A. Hurley.** 2002. Relationship between capitulum size and pre-dispersal seed predation by larvae in common Asteraceae. *Oecologia* 130: 72-77.
- Flegg, J.M. y T.J. Bennett.** 1974. The Birds of Oak Woodlands. Pp. 324-340. En: Morris, M.G. y F.H. Perring (eds.). *The British Oak: Its History and Natural History*. Clasesy Publ., Londres.
- Foster, S.A.** 1986. On adaptative value of large seeds for tropical moist forest trees: A review and syntesis. *Botanical Review* 52: 260-299.
- Foster, S.A. y C.H. Janson.** 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plant. *Ecology* 66: 773-780.
- Francis, B.M., M. Green y C. Payne (eds.).** 1993. *The GLIM System Release 4 Manual*. Claredon Press, Oxford. 306 pp.
- Frank, S.A.** 2000. Specific and non-specific defense against parasitic attack. *Journal Theoretical Biology* 202: 283-304.
- Frost, I. y H. Rydin.** 1997. Effects of competition, grazing and cotyledon nutrient supply on growth of *Quercus robur* seedlings. *Oikos* 79: 53-58.
- García, D., R. Zamora, J.M. Gómez., P. Jordano y J.A. Hódar.** 2000. Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe. *Ecology* 88: 436-446.
- García, E.** 1988. *Los Climas del Valle de México*. Colegio de Posgraduados, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, Chapingo, Edo. de México. 70 pp.
- García, J.F. y R. J. O'Neil.** 2000. Effect of size and variation on attack rates, searching strategy, and selected life history characteristics of *Cryptolaemus montrouzieri* (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control* 18: 225-234.
- Geritz H., S.A. Ed van der Meijden y J.A.J. Metz.** 1999. Evolutionary dynamics of seed size and seedling competitive ability. *Theoretical Population Biology* 55: 324-343.
- Germán, R. y P. Trejo.** 1980. Daños asociados a la entomofauna en una población de encinos. *Revista del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales* 5: 51-64.
- Gibson, L.P.** 1982. *Insects that Damage Northern Red Oak Acorns*. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station. Res. Pap. NE 220. 6 pp.
- Goubault, M., M. Plantegenest, D. Poinsoy y A.M. Cortesero.** 2000. Effect of expected offspring survival probability on host selection in a solitary parasitoid. *Physiological Entomology* 24: 303-311.

- González-Villareal, L.** 1986. *Contribución al conocimiento del género Quercus (Fagaceae) en el Estado de Jalisco. Colección Flora de Jalisco.* Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara, Guadalajara, México. 240 pp.
- Govaerts, R. y D.G. Frodin.** 1998. *World Checklist and Bibliography of Fagales (Betulaceae, Corylaceae, Fagaceae and Ticodendraceae).* Royal Botanic Gardens, Kew, West Sussex, Reino Unido. 406 pp.
- Green, T.W. e I.G. Palmald.** 1975. Effect on Insect predators on *Astragalus cibarius* and *Astragalus uthahensis* (Leguminosae). *Ecology* 56: 1435-1440.
- Gribko, L.S.** 1998. Seedling reproduction of northern red oak: Effects of *Curculio* weevils on acorns viability. *Forest Management, West Virginia University* 197: 430-441.
- Gross, K.L.** 1984. Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Journal of Ecology* 72: 369-387.
- Hanks, L. M. y R.F. Denno.** 1993. The Role of Demic Adaptation in Colonization and Spread of Scale Insect Populations. Pp. 393-411. En: Kim, K.C. y B.A. Mc Pherum (eds.). *Evolution of Insect Pests.* John Wiley & Sons, Nueva York.
- Hendrix, S.D., E. Nielsen, T. Nielsen y M. Schutt.** 1991. Are seedlings from small seeds always inferior to seedlings from large seeds? Effects of seed biomass on seedling growth in *Pastinaca sativa* L. *New Phytology* 119: 299-305.
- Herrera, C.M.** 1982. Defence of ripe fruit from pests: its significance in relation to plant-disperser interactions. *American Naturalist* 120: 218-241.
- Herrera, C.M. y O. Pellmyr (eds.).** 2002. *Plant-Animal Interactions. An Evolutionary Approach.* Blackwell Science Publishing, Londres. 313 pp.
- Hille, J.R-L., J.S. Clark y B. Beckage.** 2002. Density-dependent mortality and latitudinal gradient in species diversity. *Nature* 417: 732-735.
- Hirka, A. y G. Csoka.** 2002. Negative side effect of certain carpophagous insects on the germination ability of oak acorns. *Novenyvedem* 38: 157-161.
- Holbrook, S.J., Reed D.C., K. Hansen y C.A. Blanchette.** 2000. Spatial and temporal patterns of predation on seeds of the surfgrass *Phyllospadix torreyi*. *Marine Biology* 136: 739-747.
- Hornig, S.B.** 1997. Larval competition and egg-laying decisions by the bean weevil, *Callosobruchus maculatus*. *Animal Behavior* 53: 1-12.
- Howe, H.F. y W.M. Ritcher.** 1982. Effects of seed size on seedling size in *Virola surinamensis*, a between and within tree analysis. *Oecologia* 53: 347-351.

- Howe, H.F., E.W. Schupp y L.C. Westley.** 1985. Early consequences of seed dispersal for a Neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66: 781-791.
- Hughes, J.** 2002. Acons and nut weevils (*Curculio* spp.): Ecology and evolution of oviposition site selection. *Antenna-London* 26: 263-265.
- Hulme, P.E.** 2002. Seed-eaters: Seed dispersal, destruction and demography. Pp. 257-273. En: Levey, D.J., W.R. Silva y M. Galetti (eds.). *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. Company for Accesibility to Bioscience-International Publishing, Londres.
- Janzen, D.H.** 1971. The fate of *Scheelea rostrata* fruts beneath the parent tree: Predispersal attack by bruchids. *Principes* 15: 89-101.
- Janzen, D.H.** 1968. Host plants as islands in evolutionary and contemporary times. *American Naturalist* 102: 592-595.
- Janzen, D.H.** 1972. Escape in space by *Sterculia apetata* seeds from the bug *Dyserdercus fasciatus* in a Costa Rican deciduos forest. *Ecology* 53: 350-361.
- Janzen, D.H.** 1976. Reduction of *Mucuna andrena* (Leguminosae) seedling fitness by artificial seed damage. *Ecology* 57: 826-828.
- Janzen, D.H., L.E. Fellows y P.G. Waterman.** 1990. What protects *Lonchocarpus* (Leguminosae) seeds in a Costa Rican dry forest? *Biotropica* 22: 272-285.
- Johnson, P.S., S.R. Shifley y R. Rogers (eds.).** 2002. *The Ecology and Silviculture of Oaks*. Company for Accesibility to Bioscience-International Publishing, Londres. 505 pp.
- Jolivet, P.** 1998. *Interrelationship between Insect and Plants*. CRC Press, Boca Ratón, Florida. 309 pp.
- Jones, R.E.** 1991. Host location and oviposition on plants. Pp. 108-133. En: Bailey, W. J y J. Ridsdill-Smith (eds.). *Reproductive Behavior of Insects, Individuals and Populations*. Chapman & Hall, Boston.
- Jordano, D., J. Fernández-Haeger y J. Rodríguez.** 1990. The effect of seed predation by *Tomares ballus* (Lepidoptera: Lycaenidae) on *Astragalus lusitanicus* (Fabaceae): Determinants of differences among patches. *Oikos* 57: 250-256.
- Karban, R. y G. Lowerberg.** 1992. Feeding by seed bugs and weevils enhances germination of wild *Gossypium* species. *Oecologia* 92: 196-200.
- Kaspari, M.** 1996. Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. *Oecologia* 105: 397-404.

- Kaushal, B.R. y S. Kalia.** 1989. The effects of *Dicranognathus nebulosus* (Coleoptera: Attelabidae) on acorns of *Quercus leucotrichophora*. *Ecological Entomology* 14: 239-241.
- Kawecki, T.J. y F. Mery.** 2003. Evolutionary conservatism of geographic variation in host preference in *Callosobruchus maculatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 109: 123-131.
- Keator, G. y S. Bazell.** 1998. *The Life of an Oak*. Heyday Books, Oakland. 256 pp.
- Keeley, J.E. y R.L. Hay.** 1976. Differential seed predation on two species of *Archastophylos* (Ericaceae). *Oecologia* 24: 71-81.
- Kelly, C.K. y A. Purvis.** 1993. Seed size and establishment conditions in tropical trees. *Oecologia* 94: 356-360.
- Kollmann, J. y H.P. Schill.** 1996. Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonisation of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio* 125: 193-205.
- Krantz, G.W.** 1978. *A Manual of Acarology*. Academic Press, Gaston, Oregon. 509 pp.
- Krebs, C.J.** 1978. *Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper & Row Publ., Nueva York. 681 pp.
- Leck, M.A.** 1989. Wetland seed banks. Pp. 283-305. En: Leck, M.A., V.T. Parker y R.L. Simpson (eds.). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, Londres.
- Leimu, R., K. Syrjänen, J. Ehrlén y K. Lehtilä.** 2002. Pre-dispersal seed predation in *Prumula veris*: among-population variation in damage intensity and selection on flower number. *Oecologia* 133: 510-516.
- López B., F.** 1998. Germinación y establecimiento temprano de *Quercus rugosa* y sus aplicaciones en la rehabilitación de hábitats pinarizados en los Altos de Chiapas, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 90 pp.
- Louda, S.M.** 1982. Distribution ecology: Variation in plant Recruitment over a gradient in relation to insect seed Predation. *Ecological Monographs* 52: 25-41.
- Ludwig, J.A y J.F. Reynolds.** 1988. *Statistical Ecology. A Primer on Methods and Computing*. John Wiley & Sons Inc., Nueva York. 339 pp.
- Maguire, J.D.** 1962. Speed of germination-aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Science* 2: 176-177.
- Malvaldi, A.E.** 1997. Higher level phylogeny of Curculionidae (Coleoptera: Curculionoidea) based mainly on larval characters, with special reference to broad-nosed weevils. *Cladistics* 13: 285-312.

- Martínez, M.** 1981. *Los Encinos de México*. Anales del Instituto de Biología de México, México. 366 pp.
- Marroquín de la Fuente, J.S. (ed.)**. 1994. *Memorias*. III Seminario Nacional sobre la utilización de encinos. 4-6 Noviembre de 1992. Tomos I y II. Monterrey, México.
- Marshall, L.D.** 1986. Effect of seed size on seedling success in three species of *Sesbania* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 73: 457-464.
- McGarigal, K., S. Stafford y S. Cushman**. 2000. *Multivariate Statistics for Wildlife on Ecology Research*. Springer-Verlag, Nueva York. 284 pp.
- Mckone, M.J., D. Kelly y W.G. Lee**. 1998. Effect of change on mast-seeding species: Frequency of mass flowering and escape from specialist insect seed predators. *Global Change Biology* 4: 591-602.
- Memmott, J., N.D. Martínez y J.E. Cohen**. 2000. Predators, parasitoids and pathogens: Species richness, trophic generality and body sizes in a natural food web. *Journal of Animal Ecology* 69: 1-18.
- Messina, F.J.** 2003. Environment-dependent reversal of a life history trade-off in the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. *Physiological Entomology* 28: 221-229.
- Minchinton, T.E. y M. Dalby-Ball**. 2001. Frugivory by insects on mangrove propagules: Effects on the early life history of *Avicennia marina*. *Oecologia* 129: 243-252.
- Moegenburg, S.M.** 1996. *Sabal palmetto* seed size: causes of variation, choices of predators, and consequences for seedlings. *Oecologia* 106: 539-543.
- Molau, U., B. Eriksen y J.T. Knudsen**. 1989. Pre-dispersal seed predation in *Bartsia alpina*. *Oecologia* 81: 181-185.
- Moles, A.T. y M. Westoby**. 2003. Latitude, seed predation and seed mass. *Journal of Biogeography* 30: 105-113.
- Morris, M.G.** 1974. Oak as a habitat for insect life. Pp. 274-297. En: Morris, M.G. y F.H. Perring (eds.). *The British Oak: Its History and Natural History*. Clasesy Publ., Londres.
- Murray, J.S.** 1974. The fungal pathogens of oaks. Pp. 235-249. En: Morris, M.G. y F.H. Perring (eds.). *The British Oak: Its History and Natural History*. Clasesy Publ., Londres.
- Nixon, K.C.** 1998. The genus *Quercus* in México. Pp. 439-458. En: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press, Oxford. 792 pp.

- Ofuya, T. y S. Agele.** 1989. Ability of ovipositing *Callosobruchus maculatus* females to discriminate between seeds bearing their own eggs and those bearing eggs of other females. *Ecological Entomology* 14: 243-246.
- Oliver, A.D y J.B. Chapin.** 1984. *Curculio fulvus* (Coleoptera: Curculionidae) and its effects on acorns of live oaks *Quercus virginiana* Miller. *Environmental Entomology* 13: 1507-1510.
- Ollerton, J. y A. Lack.** 1996. Partial predispersal seed predation in *Lotus corniculatus* L. (Fabaceae). *Seed Science Research* 6: 65-69.
- Omacini, M., E.J. Chaneton, C.M. Ghersa y C.B. Müller.** 2001. Symbiotic fungal endophytes control insect host-parasite interaction webs. *Nature* 409: 78-81.
- Ortega, A.C.** 1987. *Insect Pests of Maize: A Guide for Field Identification*. Centro Internacional de Mejoramiento del Maíz y Trigo, México. 198 pp.
- Paz-Hernández, H., S. Mazer y M. Martínez-Ramos.** 1999. Effects of seed mass and environmental factors and seedling emergence within seven species of *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology* 80: 1594-1606.
- Paz-Hernández, H. y M. Martínez-Ramos.** 2003. Seed mass and seedling performance within eight species of *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology* 84: 439-450.
- Perry, R. W. y A. Mangini.** 1997. A comparison of trap versus ground collection of acorns to assess insect infestation. *Journal Entomological Science* 32: 412-415.
- Petchey, O.L.** 2000. Prey diversity, prey composition, and predator population dynamics in experimental microcosms. *Journal of Animal Ecology* 69: 874-882.
- Pielou, E.C.** 1977. *Mathematical Ecology*. John Wiley & Sons Inc., Nueva York. 385 pp.
- Prokopy, R.J. y E.D. Owens.** 1983. Visual detection of plants by herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* 28: 337-364.
- Puchet, C.E. y C. Vázquez-Yañes.** 1987. Hermafroditismo críptico en las semillas recalcitrantes de tres especies arbóreas de la selva tropical húmeda de Veracruz, México. *Phytology* 62: 100-106.
- Ramírez, G.M.** 1996. *Almacenamiento y Conservación de Granos y Semillas*. Centro Internacional de Mejoramiento del Maíz y Trigo, México. 230 pp.
- Rauscher, H.M.** 2002. *Acorn predation by insects*. Department of Agriculture, Washington D.C. 1916 pp.
- Reeve, J.D.** 2000. Complex emergence patterns in a bark beetle predator. *Agricultural and Forest Entomology* 2: 233-246.

- Rieder, J.P., E.W. Evans y S.L. Durham.** 2001. Distribution of insect attacks in biological control of weeds: Infestation of *Centaurea virgata* flowerheads by a gall fly. *Biological Control* 20: 254-260.
- Riksson, O.E. y Å.E. Riksson.** 1998. Effects of arrival order and seed size on germination of grassland plants: Are there assembly rules during recruitment? *Ecological Research* 13: 229-235.
- Robledo J., A.** 1997. Germinación y crecimiento de plántulas de cuatro especies de encinos del Ajusco D.F. y efecto del tamaño de la semilla. Tesis Profesional. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM, México. 74 pp.
- Rodríguez-Molina, M.C., L.M. Torres-Vila, A. Blanco-Santos, E.J. Palo y E. Torres-Álvarez.** 2002. Viability of holm and cork oak seedlings from acorns sown in soils naturally infected with *Phytophthora cinnamomi*. *Forest Pathology* 32: 365-372.
- 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. Universidad Nacional Autónoma de México-Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología, México. 998 pp.
- Romero-Rangel, S.** 1993. El género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 151 pp.
- Rose, F.** 1974. The epiphytes of oak. Pp. 250-273. En: Morris, M.G. y F.H. Perring (eds.). *The British Oak: Its History and Natural History.* Clasesy Publ., Londres.
- Rzedowki, J.** 1989. *Vegetación de México.* Limusa, México. 432 pp.
- SAG, Secretaría de Agricultura y Ganadería.** 1974. *Inventario Forestal del Estado de México y D.F.* Subsecretaría Forestal y de la Fauna, Dirección General del Inventario Nacional Forestal, México. 568 pp.
- Sallabanks, R. y S.P. Courtney.** 1992. Frugivory, seed predation and insect-vertebrate interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 37: 377-400.
- Sánchez-Garduño, C.M.** 1995. Ecología de la depredación pre-dispersión en semillas de *Nectandra ambigens* en Los Tuxtlas. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 97 pp.
- Sandoval C., L.** 1992. Daño causado por Insectos a las Semillas de Encino en la Magdalena Contreras, D.F. Forestal II. Pp. 839-349. En: *Memorias. III Seminario Nacional sobre la Utilización de Encinos.* 28-30 de octubre 1992. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Centro de Estudios Coyoacán, México.

- Schönrogge, K., G.N. Stone y M.J. Crawley.** 1996. Alien herbivores and native parasitoid community associated with an invading gallwasp, *Andricus quercuscalicis* (Hymenoptera: Cynipidae). *Ecological Entomology* 21: 71-80.
- Schowalter, T.D.** 2000. *Insect Ecology. An Ecosystem Approach*. Academic Press, San Diego. 483 pp.
- Schupp, E.W.** 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- Shimada, T.** 2001. Nutrient compositions of acorns and horse chestnuts in relation to seed-hoarding. *Ecological Research* 16: 803-808.
- Sierra M., J.C.** 1993. Aspectos de la germinación y conocimiento de *Quercus rugosa* Neé. Tesis Profesional. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México. 78 pp.
- Silva, I.M., G.I. Andrade, W.G. Fernández y P.L. Filho.** 1996. Parasitic relationships between a gall-forming insect *Tomoplaga rudolphi* (Diptera: Tephritidae) and its host plant (*Vermivora polyanthes*, Asteraceae). *Annals of Botany* 78: 45-48.
- Sinclair, A.R., S. Mduma y J.S. Brashares.** 2003. Patterns of predation in a diverse predator-prey system. *Nature* 425: 288-290.
- Singer, M.C.** 1986. The definition and measurement of oviposition preference in plant-feeding insects. Pp. 65-94. En: Miller, J. R. y T. A. Miller (eds.). *Insect-Plant Interactions*. CRC Press, Boca Ratón, Florida.
- Smith III, T.J.** 1987. Seed predation in relation to tree dominance and distribution in mangrove forests. *Ecology* 68: 266-273.
- Sork, V.L.** 1993. Evolutionary ecology of mast seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp.). *Vegetatio* 107/108: 133-147.
- Speight, M.M.** 1999. *Ecology of Insects Concepts and Applications*. Blackwell, Oxford. 403 pp.
- Stanton, M.L.** 1983. Spatial Patterns in the Plant Community and their Effects upon Insect Search. Pp. 125-152. En: Ahmad S. (ed.). *Herbivorous Insects. Host-Seeking Behavior and Mechanisms*. Academic Press, Nueva York.
- Stanton, M.L.** 1994. Seed variation in wild radish: Effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology* 65: 1105-1112.
- Stone, G.N., R. Atkinson, A. Rokas, G. Csóka y J. L. Nieves-Aldrey.** 2001. Differential success in northwards range expansion between ecotypes of the marble gallwasp *Andricus kollari*: a tale of two lifecycles. *Molecular Ecology* 10: 761-778.

- Strauss, S.Y. y A.R. Zangerl.** 2002. Plant-insect interactions in terrestrial ecosystems. Pp. 77-106. En: Herrera, C.M. y O. Pellmyr (eds.). *Plant-Animal Interactions. An Evolutionary Approach*. Blackwell Science Publishing, Londres.
- Suárez G., A.I.** 1998. Germinación y crecimiento de encinos en ambientes inducidos por la fragmentación del bosque mesófilo en Veracruz. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 87 pp.
- Sullivan, J.J. y D. Kelly.** 2000. Why is mast seeding in *Chionochloa rubra* (Poaceae) most extreme where seed predation is lowest? *New Zealand Journal of Botany* 38: 221-233.
- Sun, W.Q.** 1999. State and phase transition behaviors of *Quercus rubra* seed axes and cotyledonary tissues. Relevance to the desiccation sensitivity and cryopreservation of recalcitrant seeds. *Cryobiology* 38: 372-385.
- Swiecki, T.J. y E. Bernhardt.** 2000. A delicate balance. Impacts of diseases and insects on the health of California oaks. *Phytosphere Research* 18: 58-63.
- Szujecki, A.** 1987. *Ecology of Forest Insects*. Blackwell, Oxford. 345 pp.
- Takakura, K.** 2002. The specialist seed predator *Bruchidius dorsalis* (Coleoptera: Bruchidae) plays a crucial role in the seed germination of its host plant, *Gleditsia japonica* (Leguminosae). *Functional Ecology* 16: 252-257.
- Tovar-Sánchez, E.** 1999. Estructura de las comunidades de artrópodos epífitos asociados a los encinos (*Quercus* spp.) del Valle de México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 90 pp.
- Tovar-Sánchez, E., Z. Cano-Santana y K. Oyama.** 2003. Canopy arthropod communities on Mexican oaks at sites with different disturbance regimes. *Biological Conservation* 115: 79-87.
- Traveset, A.** 1991. Pre-dispersal seed predation in Central American *Acacia farnesiana*. Factors affecting the abundance of co-occurring bruchid beetles. *Oecologia* 87: 570-576.
- Tripathi, R.S. y M.L. Khan.** 1990. Effects of seed weight and microsite characteristics on germination and seedling fitness in two species of *Quercus* in a subtropical wet hill forest. *Oikos* 57: 289-296.
- Turlings, T.C.J., F.L. Wäckers, L.M.E. Vet, W.J. Lewis y J.H. Tumlinson.** 1993. Learning of Host-Finding Cues by Hymenopterous Parasitoids. Pp. 51-78. En: Papaj, R.D. y A.C. Lewis (eds.). *Insect Learning. Ecological and Evolutionary Perspectives*. Chapman & Hall, Nueva York.

- Turnbull, L.A., M. Rees y M.J. Crawley.** 1998. Seed mass and the competition/colonization trade-off: A sowing experiment. *Functional Ecology* 12: 865-876.
- Udayagiri, S. y R.L. Jones.** 1992. Flight behavior of *Macrocentrus grandii* Goidanich (Hymenoptera: Braconidae), a specialist parasitoid of European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae): Factors influencing response to corn volatiles. *Environmental Entomology* 21: 1448-1456.
- Unnasch, R.S.** 1990. Seed predation and the limits to recruitment in two oak species of pine borrens oak. Tesis Doctoral. Universidad de Nueva York, Stony Brook, Nueva York. 220 pp.
- Valencia, S.** 1995. *Contribución al Conocimiento del Género Quercus (Fagaceae) en el estado de Guerrero, México.* Las Prensas de Ciencias, UNAM, México. 153 pp.
- Vázquez P., F.M.** 1998. *Semillas de Quercus: Biología, Ecología y Manejo.* Secretaría General Técnica, Consejería de Agricultura y Comercio. Badajoz, Extremadura, España. 235 pp.
- Watling, R.** 1974. Macrofungi in the oak woods of Britain. Pp. 222-234. En: Morris, M.G. y F.H. Perring (eds.). *The British Oak: Its History and Natural History.* Clasesy Publ., Londres.
- Webber, J.F. y J.N. Gibbs.** 1989. Insect dissemination of fungal pathogens of trees. Pp. 161-189. En: Wilding, N, N.M. Collins, P.M. Hammond y J.F. Webber (eds.). *Insect-Fungus Interactions.* Academic Press, Londres.
- Wheelwright, N.T.** 1993. Fruit size in tropical tree species: Variation, preference by birds, and heritability. Pp. 187-239. En: Fleming, T.H. y A. Estrada (eds.). *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects.* Kluwer Academic Publ., Amsterdam.
- Wilding, N, N.M. Collins, P.M. Hammond y J.F. Webber (eds.).** 1989. *Insect-Fungus Interactions.* Academic Press, Londres. 345 pp.
- Willson, M.F.** 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio* 107: 261-280.
- Winn, A.A.** 1985. Effects of seed size and microsite on seedling emergence of *Prunella vulgaris* in four habitats. *Journal of Ecology* 73: 831-840.
- Wulff, R.D.** 1986. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*. *Journal of Ecology* 74: 99-114.

- WVU, West Virginia University.** Important pests of nuts. 1990. Pesticide Certification Information # 12. Extensive Service. Virginia del Oeste. 4 pp. Disponible en www.wvu.edu/~exten/infores/pubs/pest/pcerti12.pdf
- Zar, J.** 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice- Hall, Upper Saddle River, Nueva Jersey. 1010 pp.
- Zavala, F.** 1989. *Identificación de Encinos en México*. División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Edo. de México. 150 pp.
- Zimmerman, M.** 1980. Reproduction in *Polemonium*: Pre-dispersal seed predation. *Ecology* 61: 502-506.