



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE ARTRÓPODOS
ASOCIADOS AL DOSEL DE *Quercus crassifolia* EN
EL PARQUE NACIONAL EL CHICO, HIDALGO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIOLOGO

P R E S E N T A :

ERWIN ARMANDO MARTÍ FLORES



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

TUTOR
DR. EFRAÍN TOVAR SÁNCHEZ

2008



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

Quiero dedicar este trabajo a mi familia, especialmente a mis padres y hermano que a pesar de los malos ratos y desentendidos siempre he contado con su apoyo total, motivándome a no quitar el dedo del renglón. Ustedes son gente que amo y admiro desde la hebra más sensible de mi corazón. Sus logros me llenan de orgullo inspirándome a ser un poco como ustedes. Celebremos y sonriamos que esta larga espera ha llegado a su fin!!!

Agradecimientos

A mi director de tesis, el Dr. Efraín Tovar Sánchez por el excelente “timing” al haberme dado la oportunidad de incursionar en el mundo de la ecología, por aguantar serenamente los embates de la administración así como por la tolerancia y paciencia para conmigo.

Al jurado de la tesis, la Dra. Blanca Estela Mejía Recamier, al M. en C. Leopoldo Querubín Cutz Pool, a la Biol. Ivette Ruiz Boijseauneau y a la Biol. María del Rocío Esteban Jiménez por sus acertadas observaciones.

A mis compañeros del laboratorio por el constante intercambio de ideas que han terminado por cuajar en este proyecto. Quiero agradecer especialmente a Mauricio por la orientación con *Quercus* y a Elgar, Omar, Leonardo, Alfredo, Paulette, Noelia y todos los que me orientaron y escucharon pacientemente durante el desarrollo de la presentación. Y en general a todos por el buen rato que hemos pasado. También quiero agradecer a Alesh, nuestra más reciente importación desde la República Checa, quién además de tener una amena conversación me ayudó a resolver graves conflictos informáticos con la Gertrudis.

A mi familia facultativa en Cuernavaca Alejandra, Aurora, Areli y Vero, Carlitos, Gustavo y Lyssette, Aura y Santiago, Katharina, Karla y Jimmy, Odette, Romeo, Sonia, Teresita, Gabriel, Fernando y Sara, Pilar y Zacha; gracias por estos increíbles 5 años que ya se sienten como toda una vida al lado de gente muy grata compartiendo momentos que a pesar “de mi condición” definitivamente no olvidaré.

A Eloísa Rodríguez por su apoyo tan importante en una de las etapas más difíciles por las que he pasado. Gracias también a la familia Rodríguez Vázquez por la buena chorcha siempre acompañada de unos deliciosos coctelitos y sopa de mariscos.

A mis hermanos de toda la vida Jaime y Jorge cuya amistad ha sido en el menor de los casos toda una aventura dejándome un sin fin de experiencias dignas de contarse y reír. Gracias también por las muchas veces que me compartieron sus casas durante la laaarga tramitología de la tesis.

A mis amigos de la facultad Reyna, Javier Andrés, Cesar, Victoria, Jesús, Margarita, Vanessa y tantos otros de los que no recuerdo sus nombres en este momento, pero que la pasamos increíble tanto en exámenes como en prácticas de campo y cuya amistad ha sido muy enriquecedora.

Mis más emotivos agradecimientos a la Fundación Martí-Flores para el Desarrollo del Arte, la Ciencia y la Cultura por haber soportado y costeadado mi proyecto personal durante este largo trayecto en el que he vivido plenamente, buscando mi lugar en este mundo y encontrándome ahora, al menos un poco más cerca de ello.

RESUMEN

I. INTRODUCCIÓN

A. Presentación	1
B. Comunidades de artrópodos y su estructura	2
C. Ecología del dosel	2
D. Factores que establecen las comunidades de artrópodos del dosel	3
E. Antecedentes	4
F. Los bosques templados en México	6
<i>a.</i> Bosque de <i>Quercus</i>	6
<i>b.</i> Bosque de <i>Pinus</i>	8
<i>c.</i> Bosque de <i>Abies</i>	10
<i>d.</i> Deforestación de bosques templados	11

II. JUSTIFICACIÓN, OBJETIVOS E HIPÓTESIS

13

III. ZONA DE ESTUDIO

A. Parque Nacional El Chico, Hidalgo	16
<i>a.</i> Bosque de <i>Quercus</i>	17
<i>b.</i> Bosque de <i>Pinus</i> - <i>Quercus</i>	18
<i>c.</i> Bosque de <i>Abies</i> - <i>Quercus</i>	18

IV. SISTEMA DE ESTUDIO

A. <i>Quercus crassifolia</i> Humb. & Bonpl.	20
--	----

V. MATERIAL Y MÉTODO

A. Artrópodos epífitos al dosel de <i>Quercus crassifolia</i>	23
B. Análisis estadísticos	24

VI. RESULTADOS

A. Artrópodos asociados al dosel de <i>Quercus crassifolia</i>	27
<i>a.</i> Temporada de secas	28
<i>b.</i> Temporada de lluvias	29
B. Composición de artrópodos asociados al dosel	31
C. Densidad de artrópodos asociados al dosel	33
D. Diversidad y riqueza de artrópodos asociados al dosel	35
E. Análisis de componentes principales	38

VII. DISCUSIÓN

A. Ventajas y desventajas del método de colecta	40
B. Estructura de la comunidad de artrópodos asociados al dosel de <i>Quercus crassifolia</i>	41
C. Riqueza y diversidad de artrópodos asociados al dosel de <i>Quercus crassifolia</i>	45
D. Densidad de artrópodos asociados al dosel de <i>Quercus crassifolia</i>	46
E. Efecto del estrato arbustivo y herbáceo sobre la artropodofauna asociada al dosel de <i>Quercus crassifolia</i>	48
F. Conservación de la artropodofauna asociada al dosel	48

VIII. CONCLUSIONES

IX. LITERATURA CITADA

Martí-Flores, E.A. 2008. Estructura de la comunidad de artrópodos asociados al dosel de *Quercus crassifolia* en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

Resumen. Los bosques templados son el ecosistema de mayor cobertura en México, abarcando 41 millones de ha (20.5%). Asimismo, el género *Quercus* (encinos y robles) es el elemento más característico de esta comunidad, constituyendo el 72% de la cubierta vegetal. La gran distribución espacial y diversidad de especies de encinos, sitúan a México como el principal centro de diversificación del género, conteniendo el 90% de las 161 especies que existen en América, de las cuales 109 son consideradas endémicas. Además de la diversidad del género *Quercus* “*per se*” es importante considerar la biodiversidad que se encuentra asociada al dosel de estos árboles. En este sentido se han encontrado asociados al dosel de encinos una gran diversidad de epífitas, hongos, aves, reptiles, y particularmente artrópodos. La elevada diversidad de artrópodos propicia una importante concentración de organismos que se alimentan de éstos, y dependiendo del tipo de asociación vegetal estos pueden ser anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Por lo anterior, el dosel es un campo que ha llamado la atención de muchos investigadores a partir de mediados de los años 70’s a la fecha, situación que ha definido al dosel de los bosques como un estrato de gran importancia en el funcionamiento de los ecosistemas forestales y con ello se ha planteado incrementar el conocimiento de estos entornos para desarrollar mejores estrategias de conservación.

En México el estudio de la artropodofauna asociada al dosel de bosques templados ha sido escaso, particularmente la del dosel de encinos. Tovar-Sánchez en colaboración con diversos investigadores ha estudiado la biología del dosel en varias especies del género *Quercus* y como parte de la misma línea de investigación, el presente trabajo describe las comunidades de artrópodos del dosel de *Quercus crassifolia* asociado a tres diferentes vegetaciones (bosque de *Quercus*, *Pinus-Quercus*, *Abies-Quercus*), durante dos estaciones contrastantes (lluvias y secas) en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo.

Se colectó un total de 17,485 individuos que fueron identificados en 422 morfoespecies contenidas en 23 órdenes: Araneae, Arthropleona, Astigmata, Coleoptera, Cryptostigmata, Dermaptera, Diptera, Hemiptera, Homoptera, Hymenoptera, Isoptera, Lepidoptera, Mecoptera, Mesostigmata, Neuroptera, Opiliones, Orthoptera, Pseudoscorpiones, Psocoptera, Prostigmata, Symphypleona, Thysanoptera y Trichoptera. Cryptostigmata, Coleoptera e Hymenoptera fueron los grupos con mayor abundancia relativa, puesto que en conjunto suman el 45.7% de todos los individuos colectados.

Tanto la densidad como la diversidad y riqueza de individuos fue más alta durante la temporada de lluvias en las tres asociaciones. La densidad, diversidad y riqueza de artrópodos se presentó de manera diferencial en las tres asociaciones vegetales, registrando la densidad el siguiente patrón: bosque de *Quercus* > *Pinus-Quercus* > *Abies-Quercus*. Por otro lado el índice de diversidad Shannon-Wiener (H') y la riqueza presentaron un patrón opuesto.

A partir del análisis de escala multidimensional no paramétrico (NMDS) y análisis de componentes principales (PCA) se encontró que, a pesar de la relativa constancia de los grupos arriba mencionados, la comunidad del dosel se encuentra definida y diferenciada estructuralmente tanto entre asociaciones vegetales como entre estaciones.

Los resultados sugieren que el dosel de *Q. crassifolia* es un elemento importante como aglutinador de biodiversidad, conformando un mosaico de recursos y condiciones para la fauna asociada. Asimismo, el dosel se muestra como un proceso dinámico que varía o fluctúa dependiendo de las condiciones ambientales y el entorno biológico, que en este caso ha sido la asociación vegetal.

I. INTRODUCCIÓN

A. Presentación

El estudio de los factores que revelan las diferencias entre comunidades de artrópodos asociados al dosel tiene gran relevancia en la ecología actual, en términos de biodiversidad y conservación. Los estudios comparativos buscan resolver preguntas orientándose en los cambios en composición, estructura, riqueza y diversidad de las comunidades (Tovar-Sánchez, 2004). Asimismo, las características de las comunidades vegetales donde se desarrollan las especies de árboles hospederos muestran cambios predecibles y graduales, cuya evaluación permite entender mejor la variación de las comunidades asociadas al dosel.

Actualmente, no se han realizado estudios comparativos de las características de la estructura de la comunidad de artrópodos asociados al dosel de una especie particular de encino, el cual, crece en comunidades vegetales contrastantes. Los patrones temporales y espaciales de la disponibilidad de agua son quizá los determinantes más importantes de los atributos de la vegetación y por ende de la fauna asociada al dosel. Sin embargo, no se han realizado estudios que evalúen la variabilidad que exhiben las comunidades de artrópodos asociados al dosel de una especie de encino que se desarrolla en diferentes comunidades vegetales y el efecto que la estacionalidad tiene.

Este trabajo contribuye a los estudios comparativos de la estructura de la comunidad de artrópodos asociados al dosel del género *Quercus*, analizando la diferencia de los patrones de la comunidad vegetal en la que se desarrollan las especies hospederas en un bosque templado en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, en donde existe un mosaico vegetacional complejo asociado a gradientes de disponibilidad de agua y tipo de suelo.

B. Comunidades de artrópodos y su estructura

La estructura de la comunidad de artrópodos epífitos del dosel está definida por la diversidad y riqueza de especies que lo habitan. Un enfoque adicional para describir esta estructura es a partir de los gremios funcionales que los artrópodos llegan a formar (Southwood *et al.*, 1982). La estructura de la comunidad de artrópodos puede analizarse de tres maneras: 1) estudiando las interacciones, 2) analizando la relación entre la riqueza de especies con número de individuos y la talla corporal (Morse *et al.*, 1988; Bassett y Kitching, 1991), y 3) estudiando la estructura de los gremios que constituyen la comunidad (Stork, 1987).

C. Ecología del dosel

El dosel de los bosques está establecido por las hojas y ramas entrecruzadas de los árboles, así como las plantas epífitas que se establecen. Los estudios sobre la ecología del dosel de los bosques son relativamente recientes y han sido esencialmente descriptivos. El desarrollo de métodos seguros, eficientes y, en algunos casos, sofisticados para el acceso al dosel ha motivado los trabajos científicos en este estrato (Lowman y Wittman, 1996), consolidándose así el estudio de la biología del dosel como una disciplina que posee diversos enfoques, *e. g.* el estudio de la flora y fauna que se asocian a este estrato.

Uno de los aspectos del dosel que más atención ha recibido es la comunidad de artrópodos epífitos, éstos son los organismos que se asocian a las ramas y el follaje (Basset y Arthington, 1992), las plantas epífitas (Palacios-Vargas, 1981) y el material edáfico suspendido (Nadkarni y Longino, 1990). Asimismo, los árboles conforman un complejo estructural que contiene una alta diversificación de nichos (Moran y Southwood, 1982), su

“apariencia” fomenta su colonización y representa tanto recursos como condiciones estables (Southwood, 1978).

Según Lowman y Wittman (1996) los estudios sobre ecología del dosel se han visto limitados por variables espaciales y temporales del hábitat como son: 1) la distribución diferencial que la flora y fauna epífita tienen dentro del dosel de los árboles, 2) la diversidad del sustrato, 3) la variabilidad en edad de las hojas del dosel y 4) la heterogeneidad del microclima en la interfase atmósfera-dosel.

D. Factores que establecen las comunidades de artrópodos del dosel

Los factores que establecen la estructura de la comunidad de artrópodos asociados al dosel son: 1) la variación temporal (Tovar-Sánchez, 1999; Tovar-Sánchez *et al.*, 2003; Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a), 2) el origen de la planta hospedera (si es nativa, introducida o híbrida) (Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a y b), 3) la cobertura del dosel de los árboles hospederos (Kuris *et al.*, 1980; Moran y Southwood, 1982), 4) la variación espacial en gradientes ambientales (altitud, latitud, relieve) (Reynolds y Crossley, 1997; López, 2003), 5) la edad del bosque (Ohmart *et al.*, 1983; Showalter, 1995), 6) la composición de especies vegetales (Ohmart *et al.*, 1983; Barbosa y Wagner, 1989), 7) los disturbios (Schowalter, 1995; Tovar-Sánchez *et al.*, 2003), 8) la amplitud de la distribución geográfica de los árboles (Lawton, 1982; Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a), y 9) la diversidad genética de las especies hospederas (Tovar-Sánchez y Oyama, 2006b).

E. Antecedentes

Los estudios que se han realizado en México sobre comunidades de artrópodos asociados al dosel de *Quercus*, son los siguientes:

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

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

Tovar-Sánchez y Oyama (2006a) analizaron el efecto de la hibridación del complejo *Q. crassipes* × *Q. crassifolia* sobre las comunidades de artrópodos asociados al dosel, en una zona híbrida en el estado de México, encontrando que los individuos híbridos contienen la mayor diversidad, riqueza específica y número de especies raras en comparación con sus parentales putativos.

Tovar-Sánchez y Oyama (2006b) analizaron el efecto de la hibridación del complejo *Q. crassipes* × *Q. crassifolia* sobre las comunidades de insectos endófagos (minadores y agalleros) en siete zonas híbridas y cuatro sitios alopátridos en México, encontrando que los individuos híbridos soportan niveles intermedios de infestación de insectos minadores y

agalleros en comparación con sus parentales putativos. Asimismo, la diversidad genética de las poblaciones de hospederos está correlacionada positiva y significativamente con la diversidad de insectos (índice de diversidad de Shannon-Wiener).

Ramírez-Arias (2007) evaluó el efecto de la especie de encino (*Q. rugosa* y *Q. laurina*) sobre la estructura de la comunidad de artrópodos epífitos del dosel. En total, se muestrearon 614 especies de artrópodos pertenecientes a 27 órdenes. *Q. rugosa* registró los mayores índices de diversidad y número de especies raras en comparación con *Q. laurina*. Por su parte, *Q. laurina* obtuvo los valores más altos de densidad de artrópodos. Asimismo, la proximidad geográfica de los árboles hospederos de una especie de encino incrementa significativamente su similitud de artrópodos del dosel.

Castillo-Mendoza (2007) evaluó el efecto de la especie de encino (*Q. crassipes* y *Q. castanea*) sobre la estructura de la comunidad de artrópodos epífitos del dosel. En suma la composición de artrópodos comprende 22 órdenes. En general, la densidad y la biomasa de artrópodos difiere significativamente entre temporadas (secas y lluvia), siendo menor en secas. Además se observó que *Q. crassipes* presenta una densidad de artrópodos significativamente menor que *Q. castanea* en ambas temporadas, por el contrario, la biomasa presentó un patrón inverso. Asimismo, el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') y la riqueza de especies (S), fue menor en *Q. castanea* en comparación con *Q. crassipes* para ambas temporadas.

F. Los bosques templados en México

La zona ecológica templada subhúmeda de México es característica de las regiones montañosas y comprende varios tipos de vegetación que se desarrollan en un clima marcadamente estacional presentando inviernos fríos, lluvias escasas y, veranos calidos y húmedos. Lo anterior permite clasificar a los tipos de vegetación por sus afinidades ecológicas en: 1) bosque de *Quercus* o de encino, 2) bosque de *Pinus* o pino, 3) bosque de *Pinus - Quercus* o pino y encino y 4) bosque de *Abies* o de oyamel (Rzedowski y Rzedowski, 1989).

En total se calcula que la cobertura potencial de esta zona ecológica suma 20.5% de la superficie terrestre de México (41 millones de hectáreas). De las cuales, 5.5% corresponde a los bosques de *Quercus* y 13.7% a los bosques de *Pinus* y a los de *Pinus - Quercus*, de modo que el restante 1.3% son bosques en los que predominan otras coníferas, principalmente *Abies* y *Juniperus* (Rzedowski y Rzedowski, 1989).

a. Bosque de *Quercus*

El género *Quercus* (comúnmente llamados encinos o robles) se ubica dentro de la familia Fagaceae, y se distribuyen en las regiones templadas del Hemisferio Norte (Nixon, 1993). En el mundo se reconocen 531 especies de encinos (Govaerts y Frodin, 1998), siendo México el sitio donde se concentra la mayor diversidad de especies con 161, de las cuales 109 son consideradas endémicas (Valencia, 2004).

Los bosques de *Quercus* son comunidades vegetales representativas de las regiones templadas montañosas de México mayormente localizadas entre los 1200 y 3000 m s.n.m. (Rzedowski y Rzedowski, 1989; Masera *et al.*, 1997; Challenger, 1998). El género

Quercus constituye aproximadamente el 72% de la cubierta vegetal en estas zonas, sin embargo también penetran en regiones de clima cálido e incluso en las semiáridas, donde asumen una fisonomía de tipo matorral (Rzedowski y Rzedowski, 1989).

Los encinares en nuestro país varían entre 5-30 m de altura, aunque dependiendo de las condiciones climáticas, edáficas y/o ecológicas también pueden medir de 2 a 4 m y hasta 50 m (Challenger, 1998). Forman bosques monoespecíficos, pero generalmente la dominancia se reparte entre varias especies del género y a menudo se asocian a especies con las que comparten afinidades ecológicas, como *Abies*, *Alnus*, *Cupressus*, *Juglans*, *Juniperus*, *Fraxinus*, *Pinus*, *Platanus*, *Populus* y *Pseudotsuga*, formando así bosques mixtos (Rzedowski, 1978; Benítez-Badillo, 1986; Challenger, 1998).

Es común que dentro de los bosques de encino exista un estrato arbóreo bajo el dosel, el cual se encuentra ausente en los bosques de corta estatura y por el contrario en los bosques altos llega a presentarse hasta dos estratos. Frecuentemente en el subdosel pueden encontrarse árboles de los géneros *Arbutus*, *Buddleia*, *Crataegus*, *Prunus*, *Sambucus* y *Taxus*, entre otras (Rzedowski, 1978; Benítez-Badillo, 1986; Challenger, 1998). En estos estratos es frecuente encontrar muchas epífitas, por ejemplo *Odontoglossum* sp., *Tillandsia prodigiosa*, *T. recurvata*, *T. usneoides*, *Peperomia galioides*, *Parmelia subcrudecta*, etc.

El sotobosque se encuentra formado por herbáceas y arbustos, que por su estructura parecida al matorral xerófilo, comúnmente es llamado pastizal de *Quercus*, sabana de *Quercus*, chaparral o matorral de *Quercus*. Entre los arbustos frecuentemente se encuentran *Eupatorium* sp., *Ternstroemia pringlei*, *Cestrum* sp., y entre las herbáceas, *Smilax moranensis*, *Spigelia longiflora*, *Salvia* sp., *Polypodium* sp., etc (Challenger, 1998).

b. Bosque de Pinus

El género *Pinus* se encuentra casi exclusivamente en las regiones templadas del hemisferio norte, con una amplia distribución en Norteamérica y Eurasia, pero los mayores centros de diversidad se encuentran en las zonas que atraviesan el Trópico de Cáncer, principalmente: 1) el sur de México, 2) Centroamérica y 3) en las islas del Caribe. Existe otro centro de diversidad genética en el sureste asiático, concretamente en el sur de China (Styles, 1998).

En México se han contabilizado entre 43 y 49 especies la mayoría endémicas, además de 28 taxa infraespecíficos de *Pinus*, que se encuentran distribuidos en 21 de las 30 millones de hectáreas de bosques en el país. La diversidad de *Pinus* arriba mencionada representan aproximadamente la mitad de la diversidad mundial (45.5%) para el género, lo que ubica a México como el principal centro mundial de diversidad en este grupo (Challenger, 1998; Farjon, 1996; Styles, 1998).

Pinus puede encontrarse en un rango altitudinal que empieza en el nivel del mar y llega hasta los 4100 m, si embargo, el 95% de la distribución actual se encuentra entre los 1200 a 3000 m s.n.m., que corresponde a la mayor parte de la zona ecológica templada subhúmeda. Los árboles del género *Pinus* normalmente alcanzan alturas entre 8 y 25 m, pero pueden llegar a los 40 m, e incluso a los 70 m (Challenger, 1998).

Generalmente en los bosques de pino existen dos o más especies de *Pinus* que comparten la dominancia del dosel, pero también es frecuente encontrar el dosel compartido con otros géneros de coníferas perennifolias (*e. g.*, *Abies*, *Cupressus*, *Juniperus*, *Picea* y *Pseudotsuga*), así como de árboles latifoliados, en su mayoría caducifolios (como *Alnus*, *Juglans*, *Fraxinus*, *Platanus*, *Populus* y *Quercus*) (Challenger, 1998).

Las condiciones de apertura del dosel se encuentran determinadas por factores ambientales y de composición de la comunidad. Por ejemplo, en los bosques de pino muy

húmedos, se dan comunidades densas de dosel totalmente cerrado, mientras en las regiones semiáridas ocurre lo opuesto. Pero generalmente la mayoría de los bosques de pino en México forman comunidades moderadamente abiertas. Por otro lado, en México existen muchos bosques cuyo dosel se encuentra dominado por una sola especie (*e. g.*, bosques de *P. patula* en Hidalgo), en estos casos la estructura del dosel es muy cerrada y no permite el paso de luz; por el contrario la presencia árboles latifoliados en su mayoría caducifolios dentro de los bosques dominados por *Pinus* da lugar a un dosel más abierto, ya que en general el follaje de las especies latifoliadas es menos denso y durante el invierno se encuentra totalmente ausente (Challenger, 1998).

Las condiciones del dosel influyen fuertemente en la estructura del sotobosque ya que limita la intensidad lumínica que prevalece en este estrato, reduciéndose así el número de especies fotófilas que son capaces de encontrar un nicho adecuado. Generalmente, las plantas predominantes en el sotobosque de los bosques de *Pinus* son pastos; en las grandes altitudes, ese estrato puede ser un virtual monocultivo de zacates amacollados, sin embargo, a menor altitud el mismo estrato puede ser muy diverso e incluir especies de dicotiledóneas herbáceas, particularmente de la familia *Asteraceae*, que en su mayoría poseen grandes y vistosas flores (Challenger, 1998).

Por lo común, en los bosques de pino hay pocas epífitas vasculares hecho que responde al efecto perjudicial que tiene la alta concentración de terpenos en la resina de estos árboles. Sin embargo, se ha visto que la presencia de latifoliadas en el dosel puede generar los nichos ecológicos necesarios para el establecimiento de epífitas vasculares y trepadoras leñosas (Challenger, 1998).

c. Bosque de *Abies*

En México, el bosque de abetos, también llamados oyameles, romerillos o pinabetes (Miranda y Hernández, 1963), se distribuye en zonas templadas con una estación de secas muy marcada, con contrastantes oscilaciones diurnas de temperatura, así como nevadas moderadas, escasas o ausentes (Rzedowski y Rzedowski, 1989). *Abies* crece en regiones donde el número de meses secos no es mayor de cuatro y son frecuentes los días nublados y con rocío (Rzedowski, 1989).

En México se conocen por lo menos ocho especies de *Abies*, seis de ellas endémicas (Rzedowski y Rzedowski, 1989), y se estima que el área total de bosque de *Abies* representa el 0.16% de la superficie total del país (Challenger, 1998).

Abies generalmente se desarrolla dentro de los límites altitudinales de 2400 a 3900 m s.n.m., formando comunidades relativamente altas, de entre 20 y 40 m (llegando en algunos sitios a los 50 m de altura) y con diámetros que llegan a 1.5 m. Los bosques de *Abies* generalmente necesitan suelos con abundante materia orgánica en el horizonte A, que sean profundos y bien drenados pero húmedos durante todo el año (Challenger, 1998).

El bosque de *Abies* puede desarrollarse como fragmentos aislados dentro de extensas áreas del bosque de *Pinus-Quercus* o como franjas más anchas en las laderas de barlovento, donde la mayor precipitación pluvial y la humedad atmosférica más alta permiten su desarrollo (Miranda y Hernández, 1963; Rzedowski y Rzedowski, 1989; Challenger, 1998).

La mayoría de los bosques mexicanos de *Abies* son comunidades densas con muy poco espacio entre los individuos conformando así un estrato arbóreo superior que limita la incidencia de luz en el suelo, consecuentemente el desarrollo de vegetación en el sotobosque es muy escaso. Generalmente la composición de este estrato es similar a la de

los bosques de *Pinus-Quercus*, aunque la cobertura de musgos de la superficie del suelo puede ser mucho más completa ya que alcanza de 60 a 95%, lo que se debe a la intensa sombra y el alto grado de humedad típicos del sotobosque del bosque de *Abies* (Rzedowski y Rzedowski, 1989; Challenger, 1998).

Es frecuente que en el dosel de los bosques mexicanos de *Abies* predomine una sola especie; en la región centro del país esto usualmente pasa con *Abies religiosa* (Miranda y Hernández, 1963), que forma bosques relativamente extensos y puros, aunque también puede coexistir con *Alnus*, *Cupressus*, *Pinus*, *Quercus*, entre otros (Rzedowski y Rzedowski, 1989).

d. Deforestación de bosques templados

México ha sido un país con altas tasas de deforestación (pérdida de cobertura vegetal), por ejemplo entre 1993 y 2000 los bosques desaparecieron a una tasa de 0.79% anual (SEMARNAT, 2002). En el 2000 la Organización para la Alimentación y la Agricultura (FAO por sus siglas en inglés) estimó que en nuestro país se deforestan 631 mil hectáreas por año (1.07%), lo que colocó a México como el quinto país que más superficie deforesta cada año (SEMARNAT, 2002). La deforestación altera (pérdida de la vegetación natural) y fragmenta (división de un hábitat continuo) las comunidades vegetales. Por ejemplo, la SEMARNAT (2000) estimó que 40% de los bosques y selvas del país estaban alterados y en 1994 el 6.73% estaban fragmentados. El tamaño, forma y distribución de los fragmentos afecta la polinización, la dispersión, el tamaño y la distribución de las poblaciones vegetales aumentando su tasa de extinción local (Guevara *et al.*, 1997).

La tasa de deforestación y de fragmentación se ha incrementado debido a distintos disturbios de tipo antropogénico (Guevara *et al.*, 1997). Entendemos por disturbio a los eventos discretos en el tiempo que eliminan, desplazan o perjudican uno o más organismos, creando oportunidades para que nuevos individuos empiecen a establecerse ya que, en general, cambia la disponibilidad de los recursos y se modifican las condiciones del hábitat (Pickett y White, 1985; Pickett *et al.*, 1989; Agee, 1993). Los disturbios pueden ser naturales causados por el fuego, el viento, las heladas, los huracanes, el agua, las avalanchas, los ríos de lava, los herbívoros y las enfermedades (Pickett y White, 1985). Los disturbios naturales tienen una relación importante en los ciclos de vida y dinámica sucesional de muchas comunidades vegetales, constituyendo una parte integral de los procesos ecológicos que forman, mantienen y modifican a los ecosistemas a través del tiempo (Attiwill, 1994). Por otra parte, también existen disturbios originados por actividades humanas como la agricultura, ganadería, tala de árboles, asentamientos humanos, contaminación del suelo, del agua y la atmósfera (Pickett y White, 1985), que interrumpen de manera abrupta los procesos del ecosistema.

II. JUSTIFICACIÓN, OBJETIVOS E HIPÓTESIS

A pesar de que en México los bosques templados cubren el 20.5% del territorio nacional, de que nuestro país es considerado como el principal centro de diversificación del género *Quercus*, de que el dosel de los bosques contiene la mayor biomasa fotosintéticamente activa, de la alta diversidad de flora y fauna asociada al dosel, de la gran abundancia y distribución geográfica que tiene *Quercus crassifolia*, así como de la amplia gama de asociaciones vegetales en las que se desarrolla, no se han realizado estudios que describan la variación de la artropodofauna epífita del dosel de *Q. crassifolia* cuando éste se desarrolla en diferentes tipos de vegetación. Por estas razones, en el presente estudio se planteó el siguiente objetivo general:

- Evaluar la estructura de la comunidad de artrópodos epífitos al dosel de *Quercus crassifolia* asociado a tres diferentes tipos de vegetación (*Quercus*, *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*), en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo.

En particular se pretende responder los siguientes objetivos:

- Evaluar si la asociación vegetal (*Quercus*, *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*) tiene una influencia sobre la estructura de la comunidad de artrópodos del dosel de *Q. crassifolia*.
- Evaluar la variación de la estructura de las comunidades de artrópodos epífitos del dosel de *Q. crassifolia* entre árboles individuales.

- Determinar el efecto de la estacionalidad (lluvias vs. secas) sobre la estructura de la comunidad de artrópodos epífitos al dosel de *Q. crassifolia* asociada a diversos tipos de vegetación (*Quercus*, *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*).

Las hipótesis involucradas en este trabajo son las siguientes:

- Se espera que las características particulares de cada asociación vegetal (*Quercus*, *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*) en términos de diversidad, plantas vasculares epífitas del dosel, estructura vertical y altura del dosel, modifiquen la estructura de la artropodofauna del dosel en una misma especie de encino hospedero (*Q. crassifolia*).
- Se espera que en la estación de lluvias la estructura de la comunidad de artrópodos epífitos sea más compleja por la formación de follaje nuevo, incremento en talla y número de epífitas vasculares, así como cambios estructurales que dan lugar a nuevos microhábitats.
- Se espera que los hospederos asociados a un mismo tipo de vegetación (*Quercus*, *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*) tengan una mayor semejanza en la estructura de las comunidades de artrópodos del dosel que entre individuos pertenecientes a diferente tipo de vegetación, debido a que cada asociación vegetal presenta diferencias en: composición, diversidad de epífitas, apertura del dosel, estructura vertical, así como cambios en la humedad y temperatura.
- Dado que existe una correlación positiva entre la abundancia de plantas vasculares epífitas del dosel y el gradiente altitudinal en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo (Castaño-Meneses, 2002; López-Gómez, 2003), se espera encontrar una mayor abundancia y diversidad de artrópodos epífitos en los hospederos de *Q. crassifolia*

ubicados a mayor altitud (*Abies-Quercus* > *Pinus-Quercus* > *Quercus*), debido a la alta diversidad y abundancia de artrópodos asociados a las epífitas.

III. ZONA DE ESTUDIO

A. Parque Nacional El Chico, Hidalgo

El Parque Nacional “El Chico” (PNECh) fue decretado zona de reserva forestal en el año de 1898, por lo que, es considerada como la primer área protegida en México y América Latina. El PNECh cuenta con una superficie de 2,739 ha y se ubica en el sector centro sur-oriental de la República Mexicana (entre 20°10’10’’ a 20°13’25’’ N y 98°41’50’’ a 98°46’02’’ W), que corresponde al extremo occidental del sistema orográfico Sierra de Pachuca, incluido en la porción austral del Eje Neovolcánico Transmexicano. Lo anterior, le confiere un relieve accidentado con grandes afloramientos rocosos en sectores elevados, pendientes de moderadas a fuertes y amplias vertientes de suave inclinación. Su altitud máxima es de 3000 m s.n.m. en la peña del albergue alpino de las Ventanas, decreciendo abruptamente hacia el sur hasta 2400 m s.n.m.; mientras que hacia el NE decrece de manera moderada hasta llegar a los límites del pueblo Mineral del Chico que se encuentra a una altitud de 2300 m s.n.m. (Medina, 1980; SEDUE, 1998).

Melo y López (1993) describen que el PNECh está sujeto a la influencia del clima C (wo”) (x’) b (i’) gw”, de acuerdo a la estación de Mineral el Chico localizada en el extremo norte del parque, cuyas características son templado subhúmedo con verano fresco y una temperatura media anual entre 12 y 18°C. En el año, el régimen pluviométrico se manifiesta a través de 157 días con lluvia, lo que genera una precipitación anual de 1,479.5 mm (CONANP, 2006).

El PNECh forma parte de la amplia zona de frontera entre las regiones Neártica y Neotropical de América, donde se mezclan especies biológicas con filiaciones del norte y del sur del continente. Esta ubicación, desde el punto de vista biogeográfico, le confiere a

la región una rica diversidad biológica; a pesar que el área es relativamente pequeña al compararse con el resto del Valle de México y Sierra de Pachuca (CONANP, 2006).

Los suelos presentan propiedades físicas y químicas bien definidas, lo que posibilita clasificarlos de acuerdo a sus condiciones de depósito, las formas asociadas del relieve e influencia climática local, por lo que, las asociaciones edáficas dominantes en el PNECh son: en el bosque *Pinus – Quercus* y *Quercus* domina el Andosol húmico - Cambisol húmico, en el bosque de *Abies - Quercus* está el Cambisol húmico - Andosolócrico – Litosol (CONANP, 2006).

Hernández-Rosales (1995) señala que en el PNECh los principales tipos de vegetación son: bosque de oyamel o abeto (*Abies religiosa*), bosque de encino (*Quercus spp.*), bosque de encino - oyamel (*Quercus-Abies*), bosque de oyamel - encino (*Abies-Quercus*), bosque de pino (*Pinus spp.*), bosque de encino - pino (*Quercus-Pinus*), bosque de pino - encino (*Pinus-Quercus*), bosque de cedro (*Cupressus spp.*), bosque de tlaxcal (*Juniperus monticola*) y comunidad de pastizal. Más adelante se describen brevemente las asociaciones que conciernen al presente trabajo.

a. Bosque de *Quercus*

Los bosques de encinos están formados de una a varias especies del género *Quercus*, abarca unas 108.69 ha que corresponden a 3.97 % del total del parque. Se distribuye como manchones en varios lugares, destacando como uno de los más grandes el que se encuentra al noroeste muy próximo del poblado El Chico (CONANP, 2006).

Según Zavala-Chávez (1995), el bosque de encino del PNECh es muy diverso y varía tanto en composición de especies como en la especie dominante, esto se encuentra influenciado por las condiciones ambientales locales, así como por el tipo y tiempo del

disturbio al que haya estado expuesta la localidad. En los lugares más húmedos, especialmente en los alrededores del poblado de Mineral del Chico, los árboles de encino miden cerca de 30 m de alto. Estos encinares son densos y sostienen gran cantidad de epífitas. En los lugares menos húmedos llegan a medir entre 8 y 12 m de alto o incluso menos, esto se observa principalmente en los encinares de la porción sur (CONANP, 2006).

b. Bosque de Pinus - Quercus

El bosque de pino-encino del PNECh se encuentra en una pequeña porción localizada al norte del parque; cubriendo aproximadamente 61.49 ha que equivale al 2.25 % del Parque (CONANP, 2006).

Según Zavala-Chávez (1995), en esta porción del parque la asociación se derivada del bosque de pino. La vegetación presenta un solo estrato arbóreo de aproximadamente unos 10-15 m de alto, siendo algunos de los árboles de pino los más altos y de los encinos los más bajos. Esta comunidad es una de las porciones de bosque más alterada y relativamente más abierta, a causa de la deforestación con fines domésticos (CONANP, 2006).

c. Bosque de Abies - Quercus

Este tipo de vegetación ocupa la mayor superficie dentro del PNECh. Su amplia cobertura tipifica a la vegetación del parque, con 1,725.4 ha que equivalen al 62.9% respecto al área del parque. Se distribuye desde los 2,600 a los 3,086 m s.n.m. e indistintamente se establece en cualquier intervalo de inclinación, exposición de laderas, humedad edáfica y profundidad del suelo. Sobresale por la forma cónica de sus árboles y sus alturas de 20 a 40 m, constituyendo una cubierta densa y siempre verde (CONANP, 2006).

Acorde con la heterogeneidad ambiental, el bosque puede adquirir densidad homogénea, apariencia raquílica o cobertura abierta, y ser invadido por elementos arbóreos de otras especies (CONANP, 2006).

IV. SISTEMA DE ESTUDIO

A. *Quercus crassifolia* Humb. & Bonpl.

Quercus crassifolia son árboles que normalmente tienen de 6-23 m de altura, tronco de 0.25-1 m de diámetro; ramillas de 2.3-6 mm de grueso, surcadas, cubiertas con mechones de pelos estipitados amarillo-ámbar, yemas ovoides a ovoides-lanceoloides, escamas ovadas, ligeramente sericeas y fimbricadas; estípulas oblanceoladas, persistentes hasta que las hojas casi completan su madurez. Hojas maduras con pecíolos de (3-)7-30(-35) mm de largo por 1.9-3.5 mm de grueso, cubiertos por mechones de pelos sésiles o casi sésiles; láminas coriáceas, ovadas, obovada o elíptica, de (7-)10-17.5 cm de largo por 4.1-11.5 cm de ancho, de 1.4-1.8 veces más largas que anchas; ápice obtuso a redondeado; margen cartilaginoso, revoluto, con 3-8 dientes o lóbulos aristados o espinosos distribuidos en el medio apical o cuarto apical de las hojas, en ocasiones enteros pero con las aristas o espinas presentes; venas secundarias de (6-)7-10 a cada lado de la vena media, ascendentes y ligeramente curvas, ocasionalmente casi rectas, que pueden o no estar ramificadas después del medio distal para continuar hasta el margen y prolongarse en la arista o espina; haz rugoso, glabro, excepto sobre la vena media y venas secundarias o al menos en la base de la primera, que conserva algunos mechones de pelos estipitados; envés cubierto con mechones de pelos estipitados crispados que se enredan y traslapan para cubrir totalmente la superficie ligeramente ampulosa que además sostiene pelos glandulares verniformes y excreciones mucilaginosas de color ámbar (Martínez, 1953; Bello y Labat, 1987; Valencia, 1989; Romero, 1993). Esta especie florece durante los meses de marzo a abril, la etapa de fructificación se presenta de mayo a agosto y la caída de hojas es de diciembre a febrero (González, 1986; Valencia, 1989; Tovar-Sánchez, 2004).

Esta especie se presenta como uno de los elementos dominantes en las asociaciones vegetales de bosque de *Quercus* y bosque de *Quercus-Pinus*; las especies arbóreas asociadas son: *Pinus pseudostrobus*, *P. montezumae*, *P. pringlei*, *P. teocote*, *P. leiophylla*, *P. lawsonii*, *Q. laurina*, *Q. affinis*, *Q. rugosa*, *Q. castanea*, *Q. obtusata*, *Q. crassipes*, *Q. scytophylla* y *Q. resinosa*; también se puede encontrar asociado con elementos de bosque mesófilo de montaña como por ejemplo: *Cethra* sp, *Chiranthoendron pentadactylon*, *Alnus* sp, *Arbutus* sp; y *Ostyia* sp. (Rzedowski, 1978; González, 1986). Asimismo, puede desarrollarse con *Abies religiosa*, formando la asociación *Abies-Quercus*.

Por otro lado, Tovar-Sánchez (2004) y Tovar-Sánchez *et al.* (2007) a través de un estudio filogeográfico con microsatélites de cloroplasto, documentan la ruta de colonización que *Q. crassifolia* ha tenido en México. Se sugiere que esta especie inició su incursión través de la Sierra Madre Occidental, posteriormente colonizó el Eje Volcánico Transmexicano y la región más sureña de la Sierra Madre Oriental. Posteriormente, pudo haber colonizado la Sierra Madre del Sur, Sierra de Oaxaca y Chiapas.

Q. crassifolia se distribuye en laderas, terrenos planos o con declive y cañadas; además, está asociada a suelos someros o profundos, rocosos o pedregosos. Se encuentra en altitudes que van de 1400 a 2950 m, sin embargo en algunas ocasiones puede sobrepasar estos límites (González, 1986).

Por otro lado, Tovar-Sánchez (2004) determinó con marcadores moleculares (RAPD) y con caracteres morfológicos de tipo foliar que, *Q. crassifolia* se hibrida con *Q. crassipes* en sitios de simpatría ubicados sobre el Eje Volcánico Transmexicano y la región más sureña de la Sierra Madre Oriental, donde se pueden observar individuos con morfología intermedia denominados como *Quercus* × *dysophylla* Benth. pro sp. Se

ha observado que también puede formar individuos híbridos con *Q. laurina* (Valencia, 2005).

Q. crassifolia presenta una amplia distribución geográfica en México, cubriendo desde el norte de México hasta Guatemala. Se localiza en los Estados de Chiapas, Chihuahua, Distrito Federal, Durango, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tlaxcala, Veracruz, y Zacatecas (Mora, 2006).

V. MATERIAL Y MÉTODO

A. Artrópodos epífitos al dosel de *Quercus crassifolia*

Para determinar la estructura de la comunidad de artrópodos asociados al dosel de *Q. crassifolia*, en cada comunidad vegetal del Parque Nacional El Chico en Hidalgo (*Quercus*, *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*) fueron elegidos 10 árboles, que tuvieran entre 10 y 13 m de altura cuyo dosel no se traslapara con el de otro árbol. Se empleó la técnica de fumigación para colectar los artrópodos asociados al dosel de *Q. crassifolia*, utilizando 750 ml de insecticida no-persistente (AquaPy, AgrEvo, México) sobre el dosel de cada árbol. Aquapy es un insecticida de emulsión acuosa que contiene 30 g/l de piretrinas naturales sinergizadas con 150 g/l de butóxido de piperonilo. Las ventajas de este insecticida radican en no presentar actividad residual a largo plazo ya que contiene piretrinas que son biodegradables y fotolábiles, es decir que se degradan con la luz ultravioleta. Cinco árboles asociados a cada tipo de vegetación fueron muestreados en la temporada de secas (febrero, 2005) y otros cinco durante la temporada de lluvias (agosto, 2005), dando un total de 10 árboles por tipo de vegetación. Los artrópodos que cayeron del dosel fueron colectados en diez charolas de plástico (cada una con un área de 0.32 m²) colocadas de forma aleatoria por debajo del dosel. Para evitar la colecta de artrópodos asociados a los arbustos y herbáceas que se encontraron debajo del dosel, todo este estrato fue removido con anterioridad.

Los artrópodos colectados fueron conservados en alcohol al 70%, excepto los organismos adultos de Lepidoptera, que fueron conservados en bolsas de papel glassine. Ya en el laboratorio, los artrópodos de cada muestra fueron contados y separados por grupo taxonómico y morfoespecie.

La cobertura (C) fue calculada con la siguiente fórmula (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974):

$$C = \left(\frac{d_1 + d_2}{4} \right)^2 \pi$$

donde: d_1 = diámetro mayor del follaje y d_2 = diámetro perpendicular a d_1 .

B. Análisis estadísticos

Un análisis de varianza anidado (ANdeVA) fue empleado para probar el efecto del tipo de vegetación (*Quercus*, *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*) y estación (lluvias y secas) sobre la densidad de artrópodos asociados al dosel (Zar, 1999). Las densidades de artrópodos fueron transformados con logaritmos:

$$X' = \log X + 1$$

Las diferencias en la composición de artrópodos entre individuos hospederos asociados a tres tipos de vegetación contrastantes fue probada usando un análisis de escala multidimensional no paramétrico (NMDS, por sus siglas en inglés) basado en la presencia y ausencia de 422 taxa de artrópodos. NMDS es una técnica de ordenación robusta para analizar comunidades (Clarke 1993), y ha sido empleada para estudiar la composición de la comunidad de artrópodos (Dungey *et al.*, 2000; Wimp *et al.*, 2004; Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a). NMDS fue empleada para crear una matriz de disimilitud entre categorías de tipo de vegetación (*Quercus*, *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*) donde se desarrolla la especie hospedera (*Q. crassifolia*) usando el coeficiente de disimilitud de Bray-Curtis (Faith *et al.*, 1987). El análisis de similitud (ANOSIM) fue usado para evaluar las diferencias en la composición de la comunidad de artrópodos entre hospederos. El análisis ANOSIM fue empleado para probar diferencias entre grupos usando 1000 reasignaciones

aleatorias, determinando así cual de las matrices de disimilitud generadas es significativamente diferente (Warwick *et al.*, 1990). La múltiple comparación en ANOSIM fue ajustada empleando la corrección de Bonferroni (Zar, 1999).

La complejidad de la estructura trófica fue medida por la riqueza de especies (S) y el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') (Magurran, 1988; Zar, 1999) que se obtuvo a partir de la siguiente ecuación:

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

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

Posteriormente, se hizo una prueba de aleatorización (Solow, 1993) para encontrar diferencias significativas entre los índices de diversidad de cada comunidad (*Quercus*, *Pinus-Quercus*, *Abies-Quercus*); esta prueba re-muestra 10,000 veces a partir de una distribución de abundancias de especies.

Con los datos obtenidos se calculó la similitud entre comunidades utilizando el índice de similitud de Jaccard (ISJ) (Southwood, 1978):

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

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

El análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés) fue usado para ordenar árboles individuales basados en la composición de artrópodos asociados al dosel a nivel de orden. Asimismo, para conocer el grado de importancia que tienen cada orden de artrópodo en el modelo de ordenación, fueron empleadas correlaciones de

Pearson (r) entre cada variable (orden de artrópodo) y cada componente principal ($\alpha < 0.05$).

VI. RESULTADOS

A. Artrópodos asociados al dosel de *Quercus crassifolia*.

En total, se colectaron 17,485 individuos de artrópodos asociados al dosel de *Q. crassifolia* en ambas temporadas en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo. Distribuidos en 15,073 individuos en la estación de lluvias y 2,412 individuos en la estación de secas.

La comunidad de artrópodos epífitos al dosel en *Q. crassifolia* está constituida por 422 morfoespecies pertenecientes a 23 ordenes: Araneae, Arthropleona, Astigmata, Coleoptera, Cryptostigmata, Dermaptera, Diptera, Hemiptera, Homoptera, Hymenoptera, Isoptera, Lepidoptera, Mecoptera, Mesostigmata, Neuroptera, Opiliones, Orthoptera, Pseudoscorpiones, Psocoptera, Prostigmata, Symphypleona, Thysanoptera y Trichoptera (nomenclatura basada en Borror *et al.*, 1989; Palacios-Vargas, 1990; Evans, 1992). En general, el número de morfoespecies fue menor en la estación de lluvias en comparación con la estación de secas.

Cryptostigmata, Coleoptera, Hymenoptera y Arthropleona son los cuatro órdenes de artrópodos dominantes en el dosel de *Q. crassifolia* durante ambas temporadas en las tres asociaciones vegetales. Cryptostigmata (16.6%) fue el grupo con mayor abundancia relativa en las tres asociaciones vegetales para ambas temporadas, seguido de Coleoptera (14.6%), Hymenoptera (14.5%) y Arthropleona (13.3%).

a. Temporada de secas

Durante la estación de secas Hymenoptera y Cryptostigmata fueron los órdenes dominantes del dosel de *Q. crassifolia* en las tres asociaciones vegetales (22.8% y 16.1%, respectivamente). Por su parte, Diptera (10.8% del total de artrópodos) representa el tercer grupo más abundante a pesar de que no se registró entre los más importantes en el bosque de *Quercus* (Figura 1).

Hymenoptera es el grupo más numeroso dentro de *Abies-Quercus* (28%) y *Pinus-Quercus* (27%), pero en el bosque de *Quercus* (18.5%) pasa a segundo término después de Cryptostigmata que fue el grupo más abundante en esta asociación (22.4%), pero el tercero en *Pinus-Quercus* (16.5%) y *Abies-Quercus* (13%) (Figura 1).

Por otro lado, Diptera fue el segundo orden con mayor importancia dentro de *Pinus-Quercus* (17%) y *Abies-Quercus* (18%), sin embargo en el bosque de *Quercus* no figuró entre los nueve grupos más importantes. Asimismo, el tercer grupo más abundante en el bosque de *Quercus* fue Mesostigmata (11.8%), sin embargo, esta condición no se repite en las otras dos vegetaciones puesto que presenta densidades mucho menores (3.5% en *Pinus-Quercus* y 6% en *Abies-Quercus*). Por último, el cuarto grupo en importancia fue Coleoptera que representó el 10.4% de todas las colectas en secas (Figura 1).

El resto de los grupos mayoritarios, presentó densidades mucho más bajas (8% y menores) y su presencia no fue constante en las tres asociaciones. Por ejemplo Astigmata que solo se presenta en el bosque de *Quercus*, o Diptera, Arthropleona y Prostigmata que se presentan en la asociación *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*. Por último, los 14 órdenes restantes tuvieron una presencia en conjunto del 6.9% en el bosque de *Quercus*, así como de 5.8% para *Pinus-Quercus* y finalmente de 6.6% en el bosque de *Abies-Quercus* (Figura 1).

b. Temporada de lluvias

Durante la temporada de lluvias los órdenes Arthropleona, Coleoptera, Cryptostigmata y Prostigmata (21.6%, 18.7%, 17.1% y 10.6% respectivamente) dominaron el dosel de *Q. crassifolia* en las tres asociaciones vegetales (Figura 1).

Arthropleona fue el grupo más abundante en el bosque de *Quercus* (25.6%) y *Pinus-Quercus* (26.6%), mientras que en el bosque de *Abies-Quercus* ocupó el tercer lugar (18.6%). Por otro lado, Coleoptera y Cryptostigmata presentaron el siguiente patrón de abundancia en el dosel de *Q. crassifolia*: *Abies-Quercus* (Coleoptera, 27.6%; Cryptostigmata, 26%), *Pinus-Quercus* (Coleoptera, 20.6%; Cryptostigmata, 18.9%) y *Quercus* (Coleoptera, 13.1%; Cryptostigmata 11.3%) (Figura 1).

Prostigmata fue el segundo grupo más importante en el bosque de *Quercus* con 20.4%, sin embargo su abundancia se ve drásticamente reducida en *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus* donde fue el penúltimo y el 5° grupo en abundancia con 2.1% y 12.3% respectivamente (Figura 1)

Es importante destacar que *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus* comparte la dominancia de los mismos órdenes de artrópodos (Arthropleona, Coleóptera y Cryptostigmata). Por último, los 17 órdenes restantes tuvieron una abundancia conjunta de 2.4% en el bosque de *Quercus*, 2% para *Pinus-Quercus* y finalmente de 4.8% para *Abies-Quercus* (Figura 1).

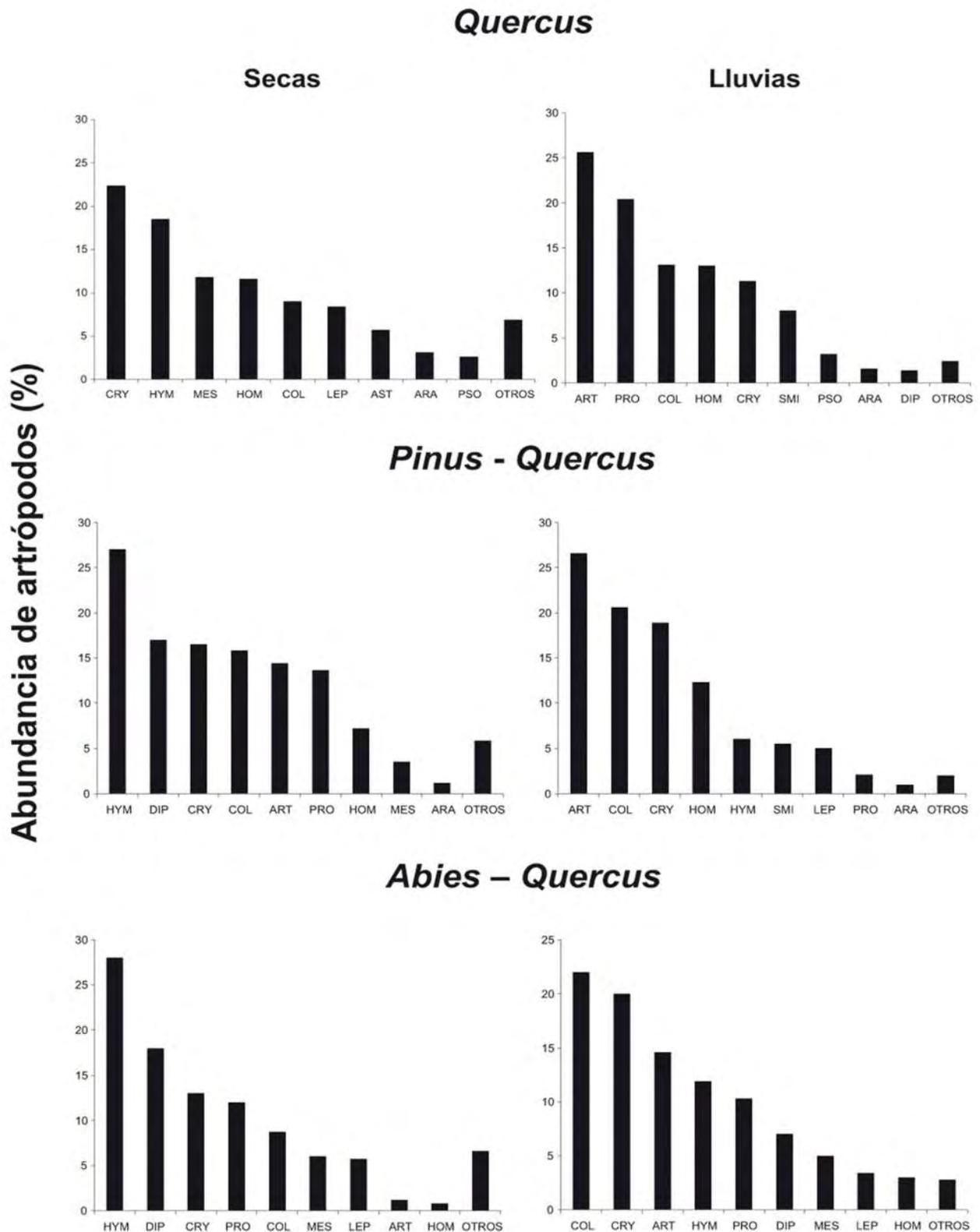


Figura 1. Abundancia relativa (%) de artrópodos epífitos al dosel de *Quercus crassifolia* asociado a tres comunidades vegetales (*Quercus*, *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*) en el Parque Nacional el Chico, Hidalgo. Cada orden de artrópodo está representado por las tres primeras letras de su nombre, ART= Arthropleona, CRY= Cryptostigmata, HYM= Hymenoptera, MES= Mesostigmata, HOM= Homoptera, COL= Coleoptera, LEP= Lepidoptera, AST= Astigmata, ARA= Araneae, PSO= Psocoptera, PRO= Prostigmata, SYM= Symphypleona, DIP= Diptera, OTROS= Dermaptera, Hemiptera, Isoptera, Mecoptera, Neuroptera, Opiliones, Orthoptera, Pseudoscorpiones, Thysanoptera y Trichoptera.

B. Composición de artrópodos asociados al dosel

En general, se observan diferencias significativas en la composición de artrópodos epífitos del dosel de *Quercus crassifolia* entre asociaciones vegetales (*Quercus*, *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*) (ANOSIM $R = 0.5436$, $n = 39$, $P < 0.001$, Figura 2), mostrando que las comunidades de artrópodos epífitos al dosel son significativamente diferentes entre asociaciones vegetales. Asimismo, las diferencias entre categorías fueron significativas después de correlacionar el valor crítico de alfa por incrementar el error tipo II ($P < 0.02$ para todas las comparaciones): *Quercus* vs. *Pinus-Quercus* vs. *Abies-Quercus* en la estación de lluvias, $R = 0.5408$, $P < 0.001$; y en la estación de secas, $R = 0.4726$, $P < 0.001$.

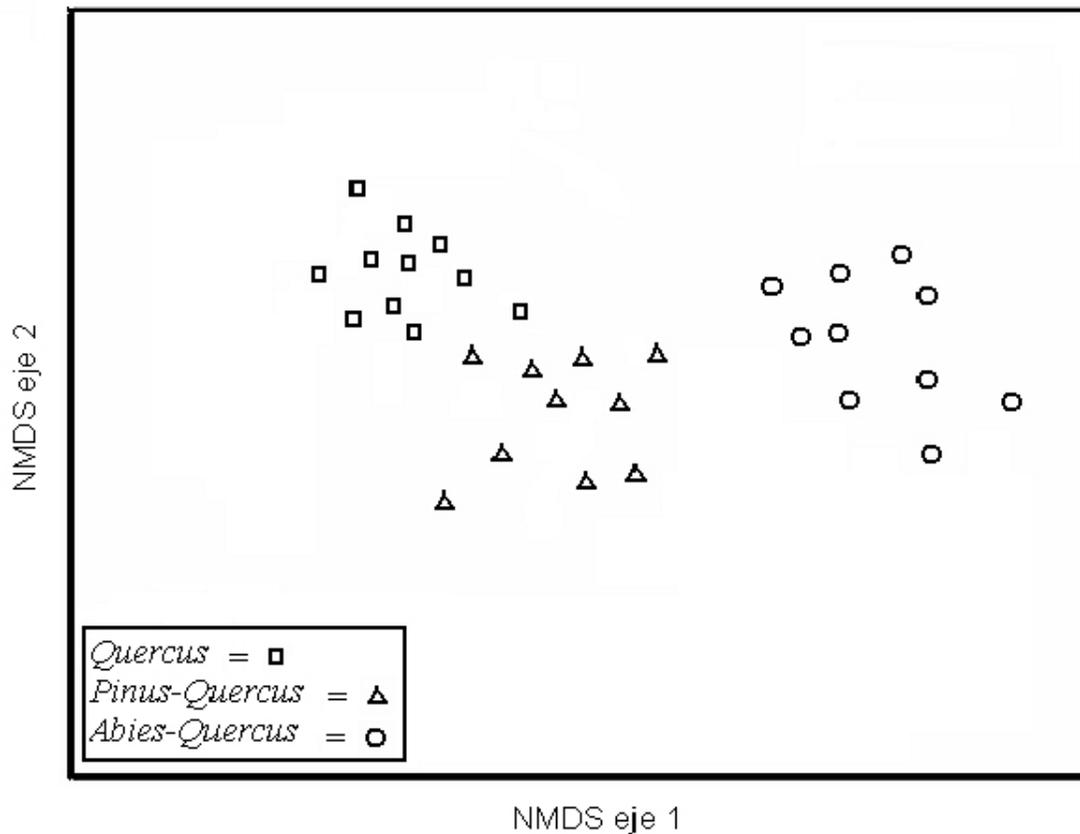


Figura 2. Diferencias en la composición de las comunidades de artrópodos epífitos presentes en *Quercus crassifolia* asociado al bosque de *Quercus*, de *Pinus-Quercus* y de *Abies-Quercus*. Cada punto es una representación en dos dimensiones (eje 1 y eje 2) de la composición de los grupos de artrópodos de cada árbol en una escala global NMDS de presencia y ausencia de 442 taxa. Las distancias entre los puntos reflejan una matriz creada usando el coeficiente de disimilitud de Bray-Curtis (Faith *et al.*, 1987). Los puntos que se encuentran más próximos indican que las comunidades de epífitos son más similares en composición.

C. Densidad de artrópodos asociados al dosel

La densidad de artrópodos (media individuos \pm e.e. m⁻²) asociados al dosel de *Quercus crassifolia* difiere significativamente entre tipos de vegetación (*Quercus*, *Pinus-Quercus*, *Abies-Quercus*) ($F=7.42$, g.l.=2, $P<0.01$), al igual que entre estaciones ($F=178.54$, g.l.=1, $P<0.01$). También se observó diferencias en la interacción estación \times tipo de vegetación ($F=481.6$, g.l.=2, $P<0.01$).

Los árboles hospederos de *Q. crassifolia* asociados al bosque de *Abies-Quercus* soportan las menores densidades de artrópodos en ambas temporadas (secas = 18.0 ± 2.6 , lluvias = 106.1 ± 10.3), seguidos de los hospederos asociados al bosque de *Pinus-Quercus* (secas = 24.8 ± 3.2 , lluvias = 129.9 ± 16.7), finalmente, cuando se encuentra asociado al bosque *Quercus* presentan la mayor densidad en ambas temporadas (secas = 33.1 ± 3.0 , lluvias = 162.3 ± 9.3) (Cuadro 1).

En general, las menores densidades de artrópodos se registraron en la estación de secas en comparación con la de lluvias. En cada asociación vegetal (*Quercus*, *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*) durante la temporada de lluvias la densidad se incrementó entre 4.9 y 5.9 (promedio = 5.3 ± 0.3) veces más que en secas.

En el bosque de *Quercus* durante la estación de secas se registró una densidad de artrópodos asociados a *Q. crassifolia* que varía de 28.6 ± 3.9 a 45.2 ± 3.6 ; y durante la estación de lluvias la densidad osciló de 123.2 ± 8.9 a 238.2 ± 12.3 (Cuadro 1).

Las densidades intermedias se registraron en el bosque de *Pinus-Quercus* que durante secas tuvo un mínimo de 17.8 ± 2.5 y un máximo de 30.6 ± 3.8 ; durante la temporada de lluvias se encontró como mínimo 98.3 ± 9.7 y como máximo 165.7 ± 31.4 (Cuadro 1).

Finalmente, en el bosque de *Abies-Quercus* fueron registradas las densidades más bajas de las tres asociaciones, con 13.7 ± 2.3 como mínimo y 24.7 ± 3.6 como máximo en la

temporada de secas, así como 89.5 ± 8.3 y 132.7 ± 12.3 como mínimos y máximos, respectivamente, para lluvias (Cuadro 1).

Cuadro 1.- Comparación de las densidades (media individuos \pm e.e. m^{-2}) de artrópodos epífitos al dosel de *Quercus crassifolia* asociado a distintas comunidades vegetales (*Quercus*, *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*), durante dos temporadas (secas y lluvias), en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo. En negritas se señalan los valores de densidades máximos y mínimos por temporada. Letras diferentes denotan diferencias significativas con una $P < 0.05$ (Prueba de Tukey). Letras minúsculas corresponden a la temporada de secas y letras mayúsculas a lluvias.

Árbol	Comunidad Vegetal					
	<i>Quercus</i>		<i>Pinus-Quercus</i>		<i>Abies-Quercus</i>	
	secas	lluvias	secas	lluvias	secas	Lluvias
1	29.5 \pm 3.2	123.2\pm 8.9	17.8\pm2.5	137.6 \pm 14.5	20.1 \pm 2.8	90.8 \pm 11.4
2	37.4 \pm 4.1	238.2\pm12.3	25.0 \pm 3.3	105.3 \pm 20.2	24.7\pm3.6	105.3 \pm 10.6
3	39.7 \pm 5.3	175.9 \pm 20.1	27.3 \pm 4.1	138.5 \pm 17.3	13.7\pm2.3	112.4 \pm 13.2
4	45.2\pm3.6	129.8 \pm 19.0	30.6\pm3.8	98.3\pm 9.7	17.4 \pm 2.7	89.5\pm 8.3
5	28.6\pm3.9	144.5 \pm 18.3	23.3 \pm 3.4	165.7\pm31.4	14.3 \pm 3.0	132.7\pm12.3
Total	33.1 \pm 3.0	162.3 \pm 9.3	24.8 \pm 3.2	129.9 \pm 16.7	18.0 \pm 2.6	106.1 \pm 10.3
	a	A	b	B	c	C

D. Diversidad y riqueza de artrópodos asociados al dosel

En general, el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') y la riqueza de especies (S) de la artropodofauna asociada al dosel de *Quercus crassifolia* registraron los mayores valores durante la temporada de lluvias, en relación con la temporada de secas. Asimismo, se registró el siguiente patrón en las tres asociaciones vegetales: *Quercus* < *Pinus-Quercus* < *Abies-Quercus* (Cuadro 2).

Los árboles hospederos de *Q. crassifolia* asociados al bosque de *Quercus* registraron la menor riqueza de especies en ambas estaciones y en consecuencia en el total (secas = 26, lluvia = 90, total = 116), seguido por el bosque de *Pinus-Quercus* (secas = 40, lluvia = 126, total = 143). Por último, la asociación *Abies-Quercus* soportó la mayor riqueza de especies (secas=53, lluvia=157, total= 209) (Cuadro 2).

Por su parte, el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') mostró un patrón similar al de la riqueza de especies (S). La diversidad más baja fue registrada en el bosque de *Quercus* en ambas estaciones y consecuentemente en el total (secas=2.9, lluvias=3.9, total=4.0), seguido por el bosque de *Pinus-Quercus* (secas=3.5, lluvias=4.2, total=4.4). Por último, la mayor diversidad se registró en el bosque de *Abies-Quercus* (secas=3.7, lluvias=4.7, total=5.0) (Cuadro 2).

La prueba de aleatorización de los índices de diversidad (Solow, 1993) arrojó diferencias significativas ($P < 0.05$) entre los tres tipos de vegetación (*Quercus*, *Pinus-Quercus*, *Abies-Quercus*), dentro de cada temporada y entre las temporadas (Cuadro 3).

Cuadro 2.- Variación en el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') y riqueza de especies (S) de la artropodofauna epífita al dosel de *Quercus crassifolia* asociado a distintas comunidades vegetales (*Quercus*, *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*), durante dos temporadas (secas y lluvias), en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo.

Asociación Vegetal	Temporada				Total	
	Secas		Lluvias		S	H'
	S	H'	S	H'		
<i>Quercus</i>	26	2.9	90	3.9	116	4.0
<i>Pinus-Quercus</i>	40	3.5	126	4.2	143	4.4
<i>Abies-Quercus</i>	53	3.7	157	4.7	209	5.0

Cuadro 3.- Prueba de aleatorización (Solow, 1993) para compara índices de diversidad de Shannon-Wiener (H') de la fauna epífita del dosel de *Quercus crassifolia* asociado a tres diferentes vegetaciones (bosque de *Quercus*, *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*). a) temporada de secas, b) temporada de lluvias, * = $P < 0.05$.

a

	<i>Quercus</i> 2.9	<i>Pinus-Quercus</i> 3.5	<i>Abies-Quercus</i> 3.7
<i>Quercus</i> 2.9	1	*	*
<i>Pinus-Quercus</i> 3.5		1	*
<i>Abies-Quercus</i> 3.7			1

b

	<i>Quercus</i> 3.9	<i>Pinus-Quercus</i> 4.2	<i>Abies-Quercus</i> 4.7
<i>Quercus</i> 3.9	1	*	*
<i>Pinus-Quercus</i> 4.2		1	*
<i>Abies-Quercus</i> 4.7			1

E. Análisis de componentes principales

El análisis de componentes principales mostró que existen diferencias significativas en la composición de los artrópodos del dosel para ambas temporadas (Figura 3). En la estación de secas, el componente principal 1 (CP1) explicó aproximadamente el 84.7% de la variación entre comunidades vegetales, siendo Araneae y Diptera los grupos que se correlacionaron positivamente con este componente (0.82 y 0.77 respectivamente). Asimismo, Homoptera mostró una correlación significativa con el mismo componente, pero en sentido inverso (-0.87) (Figura 3a).

El componente principal 2 (CP2) explicó el 14.3% de la variación e Hymenoptera se correlacionó positivamente (0.78) y de manera negativa Dermaptera (-0.84) (Figura 3a).

Por último, en la temporada de lluvias el CP1 explicó aproximadamente el 77.2% de la variación entre comunidades vegetales, siendo Prostigmata y Arthropleona los órdenes con mayores valores de correlación con el CP1 (0.73, 0.70 respectivamente). Por su parte el CP2 explicó el 12.0% de la variación y se correlacionó fuertemente con Symphypleona (0.88) (Figura 3b).

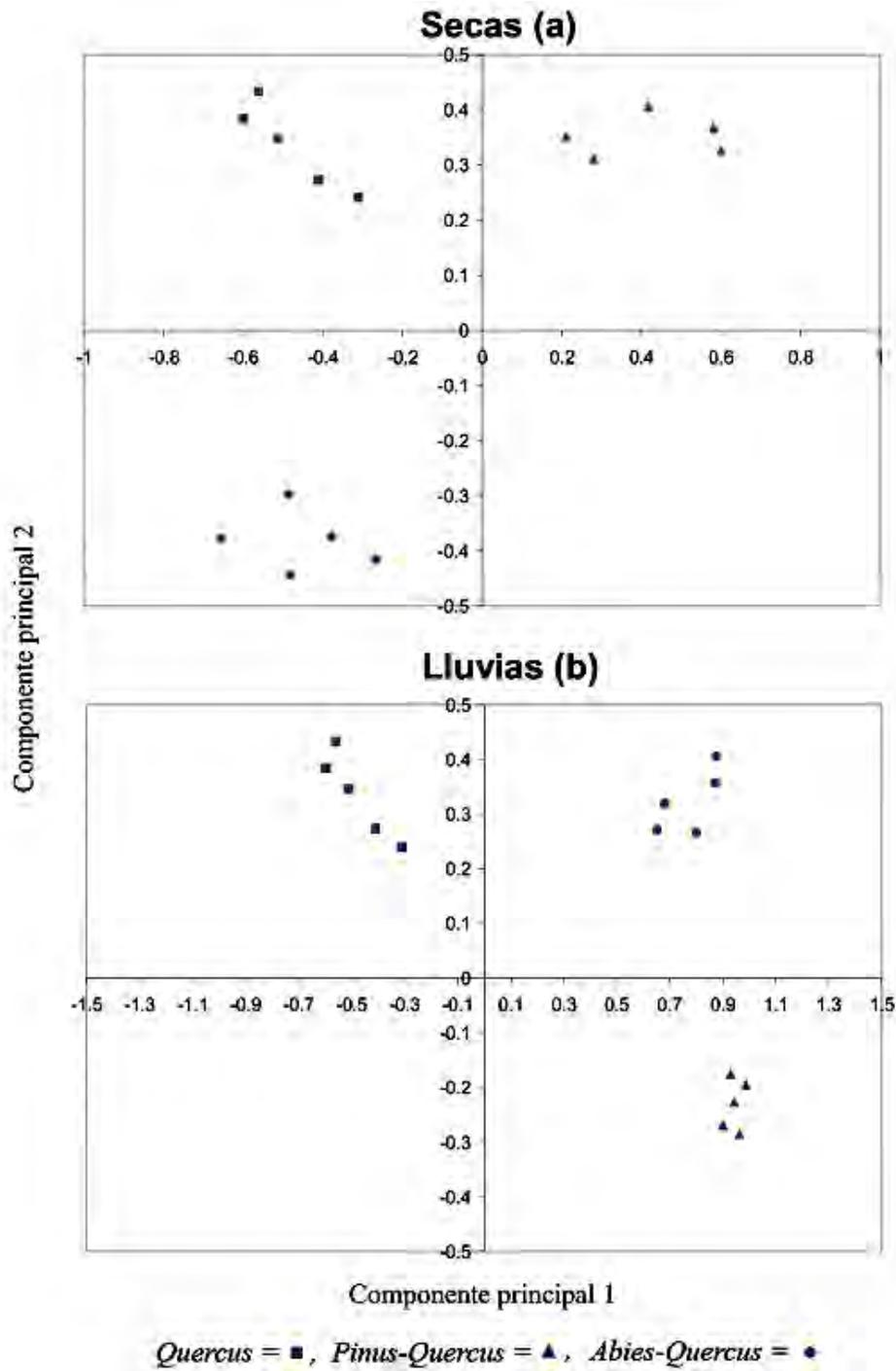


Figura 3. Análisis de componentes principales (PCA) para observar la ordenación de árboles individuales de *Quercus crassifolia* en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, basándose en la composición de artrópodos epífitos del dosel a nivel de orden durante la estación de secas (a) y lluvias (b), en tres comunidades vegetales contrastantes (*Quercus*, *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*).

VII. DISCUSIÓN

A. Ventajas y desventajas del método de colecta

La fumigación del dosel es una técnica mediante la que pueden obtenerse miles de especies a partir de pocos árboles (Simon y Linsenmair, 2001), esto representa una ventaja sobre otros métodos de colecta con el fin de la evaluación cuantitativa y cualitativa de las comunidades arbóreas de artrópodos (Hijii *et al.*, 2001). Es principalmente por esta razón que gracias a la fumigación se ha incrementado en gran medida el conocimiento que actualmente se posee sobre la distribución de los taxa en el dosel de las comunidades forestales (Basset, 2001).

Sin embargo, la técnica de fumigación al igual que cualquier otro método de muestreo presenta un sesgo inherente a la metodología, ya que el número y los taxa obtenidos por éste método se encuentran fuertemente influenciados por factores tales como, la superficie foliar en la columna que se encuentra sobre la unidad de colecta o las características de cada grupo de artrópodos, por ejemplo, su anidación, el ambiente particular que habitan o su movilidad (Basset, 2001; Simon y Linsenmair, 2001)

Atendiendo a lo arriba expuesto, es importante considerar que ciertos grupos como Araneae se encuentran sub-muestreados debido a que quedan colgando de sus telarañas o sedas. En el mismo caso se encuentran las larvas de Lepidoptera como los gusanos medidores y en general todos los organismos que produzcan seda.

Por otro lado, también es posible haber sub-muestreado a grupos pertenecientes a Oligochaeta, Opiliones y Pseudoscorpiones que generalmente viven en las oquedades húmedas de los troncos (Phytotelmata). Otros grupos sub-muestreados pueden ser la fauna presente en la materia orgánica que se encuentra suspendida en el dosel así como las

comunidades de artrópodos en la vegetación epífita, hábitats en los que generalmente se encuentran taxa pertenecientes a Acari, Collembola, Isopoda, Myriapoda (Basset, 2001; Palacios-Vargas y Castaño-Meneses, 2001; Castillo-Mendoza, 2007).

B. Estructura de la comunidad de artrópodos asociados al dosel

de *Quercus crassifolia*

En relación a los trabajos revisados, el presente estudio revela altos valores en el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') y riqueza de especies (S) de la comunidad de artrópodos epífitos del dosel de *Q. crassifolia* que a su vez se encuentra asociado a tres tipos de vegetación (*Quercus*, *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*) en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo. No obstante, la estructura de la comunidad de artrópodos sobre *Q. crassifolia* en las tres comunidades vegetales fue típica a la registrada en otros estudios, estando representada por pocas especies muy abundantes y gran número de especies raras (Abott *et al.*, 1999; Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a; Castillo-Mendoza, 2007).

La gran diversidad de artrópodos asociados al dosel de *Q. crassifolia* es el resultado de la importante heterogeneidad de hábitats y al estatus de refugio temporal o permanente que desempeña el dosel de los encinos (Strong *et al.*, 1984; Tovar-Sánchez, 1999; Tovar-Sánchez, *et al.*, 2003; Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a). El estatus de refugio cobra particular importancia en el presente estudio debido a una serie de características como es el gran tamaño de las hojas de esta especie así como la abundante pubescencia que presenta el envés de las mismas (Mora, 2006). Adicionalmente, el dosel de *Q. crassifolia*, se encuentra por debajo del dosel de las especies que dominan las localidades muestreadas, *Pinus* y *Abies*. De esta manera, el dosel de *Q. crassifolia* no está directamente expuesto a factores como la insolación, el viento y la lluvia, que en términos de fauna epífita significa

menor exposición al calor y la desecación, así como mayor estabilidad microclimática (Basset y Kitching, 1991). Por otro lado, cuando el follaje se encuentra menos expuesto a la insolación es más apetecible para los artrópodos (Reynolds y Crossley, 1997). Por lo tanto, es posible que la mayor exposición a los factores climáticos (*e. g.*, radiación solar, viento, precipitación) sea la razón por la que, la diversidad (H') y la riqueza de especies (S) es menor en el bosque de *Quercus*, ya que se propician hábitats que favorecen la expansión oportunista de pocas especies bien adaptadas (Humprey *et al.*, 1999).

A partir de la fumigación de 30 árboles individuales de *Q. crassifolia* se encontraron 422 morfoespecies de artrópodos, entre los que dominaron los ordenes Cryptostigmata (16.6%), Coleoptera (14.6%), Hymenoptera (14.5%) y Arthropleona (13.3%) durante ambas temporadas. Esta predominancia es común en trabajos relacionados con fauna asociada al dosel de encinos (Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a; Castillo-Mendoza, 2007; Ramírez-Arias, 2007).

La alta proliferación de Cryptostigmata, Arthropleona, Hymenoptera y Coleoptera en las tres asociaciones vegetales estudiadas (*Quercus*, *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*) y para ambas temporadas refleja las características de la comunidad de artrópodos. Los dos primeros grupos son reportados frecuentemente como dominantes en estudios sobre artropodofauna asociada a distintas especies de plantas en diferentes regiones (Nadkarni y Longino, 1990; Ozanne, 1996; Watanabe, 1997; Palacios-Vargas *et al.*, 1998; Behan-Pelletier y Walter, 2000; Tovar-Sánchez *et al.*, 2003; Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a).

La superioridad numérica de los Cryptostigmata y Arthropleona durante la temporada de lluvias se apoya en su reducido tamaño corporal y en su preferencia por hábitats húmedos pero no acuáticos. Por ejemplo, al incrementarse la disponibilidad de agua en el dosel y la concentración de materia orgánica se favorecen las condiciones y los recursos

que subsecuentemente permiten el incremento del tamaño poblacional de estos organismos (Castaño-Meneses, 2002).

Por otro lado, la dominancia de Cryptostigmata y Arthropleona en la época de secas, puede deberse a que la corteza rugosa de *Q. crassifolia* ofrece microambientes con características de humedad y acumulación de materia orgánica óptima para estos dos órdenes de artrópodos. Por ejemplo, Longino y Nadkarni (1990) señalan que Cryptostigmata y Arthropleona se encuentra relacionados al humus y este junto con otros tipos de material orgánico se acumula en grandes cantidades en el dosel de la selva tropical y el bosque de montaña. Estas condiciones son similares en el bosque templado puesto que es deciduo y tiene gran cantidad de epífitas, cuya proliferación es un buen diagnóstico de la presencia de esta materia orgánica.

Además, el dosel de *Q. crassifolia* al encontrarse por debajo del dosel de *Pinus* o *Abies* propicia un ambiente con mayor humedad. Esto sugiere un sustrato típico de Cryptostigmata y Arthropleona debido a su importante papel dentro de la cadena trófica como degradadores de materia orgánica y por su gran abundancia entre la fauna de la hojarasca (Borror *et al.*, 1989).

Hymenoptera es otro grupo que ha sido estrechamente relacionado con el género *Quercus*, especialmente la familia Cynipidae, donde un 87% de las especies norteamericanas dependen en su desarrollo de alguna especie de encino (Abrahamson *et al.*, 2003). Además, la presencia de Hymenoptera es favorecida por la abundancia de grupos a los que frecuentemente depredan o parasitan como Homoptera (Schwörer y Völkl, 2001; Yang *et al.*, 2002) y Lepidoptera (Barret, 1994; Bragança *et al.*, 1998). El hecho de que la población de Cynipidae se incremente de manera sustancial durante la estación de secas, probablemente se encuentra relacionado con algún proceso de oviposición o de eclosión,

dado que en esta estación tanto los machos como las hembras adultas se reproducen y posteriormente las hembras buscan órganos vegetales para ovipositar (*e. g.*, tallo, meristemas, raíz, hojas, flores, frutos) (Stone *et al.*, 2002).

El orden Coleoptera se encuentra en las tres asociaciones y durante las dos temporadas. Sin embargo es durante la temporada de lluvias cuando presenta su mayor abundancia. Es posible que esto se deba a una proliferación de especialistas fitófagos, dado el incremento en la abundancia de brotes suculentos de gran valor nutricional (Wagner, 2001) al tiempo que disminuye el contenido de defensas químicas (*e. g.*, taninos) (Feeny, 1970; Lawton, 1976).

Wagner (2001) atribuye las altas densidades de Coleoptera durante la temporada de secas a dos factores que se encuentran relacionados, en primer lugar está la agregación de los individuos de Coleoptera a lo largo de un gradiente de humedad, esto como consecuencia de que durante las secas, el dosel de los árboles frondosos es frecuentemente el hábitat más húmedo. El presente estudio corrobora lo mencionado, al registrarse una mayor densidad de Coleoptera en las comunidades vegetales con mayor humedad relativa durante la estación de secas (*Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*). Asimismo, este proceso de agregación se combina con dormancia cuando las condiciones de humedad son favorables y limitadas.

Por otro lado, Jukes *et al.* (2002) encontraron una relación entre la composición de Coleoptera en el dosel de coníferas y algunas características del bosque en el que se encuentran, especialmente las variables relacionadas con la estructura vertical y el índice de área foliar. Encontrando que mientras la estructura vertical se hace más compleja así como el volumen de follaje es mayor, la abundancia relativa y la riqueza de Coleoptera se

incrementan, esto como resultado de un microclima más favorable. Lo anterior, sustenta los resultados obtenidos en este estudio.

C. Riqueza y diversidad de artrópodos asociados al dosel

de *Quercus crassifolia*

Las comunidades de artrópodos epífitos en *Q. crassifolia* asociado a diferentes vegetaciones (bosque de *Quercus*, *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*) están conformadas por 422 morfoespecies pertenecientes a 23 órdenes. Esta alta riqueza a nivel de especie sobrepasa la reportada en estudios previos sobre *Q. castanea* ($S= 160$), *Q. crassipes* ($S= 191$), *Q. laurina* ($S= 208$), *Q. greggii* ($S= 258$), *Q. × dysophylla* Benth. pro sp. ($S= 271$), y *Quercus rugosa* ($S= 378$) (Tovar-Sánchez, *et al.*, 2003; Tovar-Sánchez, 1999; Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a; Castillo-Mendoza, 2007; Ramírez-Arias, 2007). Nosotros sugerimos que este incremento es ocasionado por el amplio intervalo de hábitats muestreados en este estudio, lo cual, provee de un mosaico de ambientes que pueden ser explotados por un mayor número de artrópodos.

En general, al comparar la riqueza específica de artrópodos asociados a *Q. crassifolia* en diversas asociaciones vegetales se observa el siguiente patrón: Jilotepec, Edo. de México (Bosque de *Quercus*, $S=107$) < Parque Nacional El Chico (*Bosque de Quercus*, $S=116$), < Parque Nacional El Chico (*Bosque de Quercus*, $S=129$) < Parque Nacional El Chico (*Bosque de Pinus-Quercus*, $S=143$) < Parque Nacional El Chico (*Bosque de Abies-Quercus*, $S=209$) (Tovar-Sánchez *et al.*, 2003; Tovar-Sánchez y Oyama 2006a). Lo anterior es consistente con lo reportado en otros estudios, por ejemplo, Moran y Southwood (1982) encontraron que *Q. robur* en Sudáfrica tenía una riqueza específica de 149, mientras que en Inglaterra tenía una riqueza de 465. Sugiriéndose así que la comunidad vegetal

donde se desarrolla la especie hospedera influencia de manera determinante la riqueza de artrópodos epífitos del dosel que soporta cada especie de encino.

D. Densidad de artrópodos asociados al dosel de *Quercus crassifolia*

Dentro de las localidades muestreadas *Q. crassifolia* representa un importante reservorio de especies de artrópodos; esta coexistencia de fauna se presenta como un proceso dinámico en el que la densidad de los artrópodos fluctúa tanto en el tiempo como en el espacio, de tal manera que en los datos presentados en este estudio se observa un gradiente de densidad de artrópodos con el siguiente patrón: *Quercus* > *Pinus-Quercus* > *Abies-Quercus*. Un factor importante que llega a influenciar este tipo de variación es la presencia, abundancia, talla y diversidad de plantas epífitas, ya que éstas incrementan la disponibilidad de espacios y nichos ecológicos que los artrópodos pueden ocupar en el dosel, esto además de la influencia ambiental que ejercen las plantas epífitas sobre las variaciones de temperatura y humedad tanto en el dosel como en el ambiente circundante (Castaño-Meneses, 2002; López-Gómez, 2003).

Siete de los grupos que tuvieron mayor abundancia en el dosel de *Q. crassifolia* han sido reportados previamente como fauna asociada a *Tillandsia violacea* en el Parque Nacional El Chico (Arthropleona, Astigmata, Cryptostigmata, Mesostigmata, Prostigmata, Psocoptera y Sminthuridae) y en conjunto representan entre el 86 a 98% de la población de estas plantas (Castaño-Meneses, 2002; López-Gómez, 2003).

A continuación se enlistan los argumentos que fortalecen la importancia que las plantas epífitas tienen sobre la densidad y diversidad de artrópodos asociados al dosel de *Q. crassifolia*.

En primer lugar, en el estudio de Castaño-Meneses (2002) se encontró que la estacionalidad ejerce un fuerte impacto sobre las poblaciones de artrópodos presentes en *T. violacea*, ya que se registró cinco veces mayor cantidad de artrópodos durante la estación de secas que durante las lluvias. Este patrón resulta inverso y recíproco con los resultados obtenidos en el dosel de *Q. crassifolia* en el presente estudio, ya que nosotros observamos una mayor densidad de artrópodos durante la época de lluvias que en secas con un factor de incremento un poco mayor a cinco (6.3 veces mayor densidad de artrópodos en la estación de lluvias). Lo anterior, puede deberse a que en la estación de lluvias las bromelias, por su forma de roseta, se inundan y propician que los artrópodos asociados emigren al dosel, este es un factor que seguramente influye en el hecho de que nosotros hayamos encontrado una mayor densidad y diversidad de artrópodos en el dosel durante la estación de lluvias. Asimismo, otros parámetros que pueden incrementar la artropodofauna asociada al dosel en lluvias son: a) la migración de la microfauna de la hojarasca al dosel (Palacios-Vargas com. per.), b) el incremento de follaje en el dosel (*e. g.*, hojas jóvenes, yemas, frutos, etc), c) incremento en la diversidad de flora asociada (Tovar- Sánchez com. per.).

En segundo término, se observa en ambos estudios (Castaño-Meneses, 2002 y el presente) una alta diversidad de Acari y Collembola. En el dosel *Q. crassifolia* estos grupos se ven favorecidos dentro de las asociaciones vegetales que presentan mayor cantidad de plantas epífitas (*Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*), mientras que en el bosque de *Quercus* especialmente durante secas, nuestros muestreos revelaron una, ausencia total de Collembola, probablemente por la falta de refugios contra la desecación, ya que este grupo es dependiente de la humedad (Castaño-Meneses, 2002); sin embargo, es probable que debido al sesgo del método de muestreo la presencia de Collembola no haya sido registrada.

Por último, podemos concluir que en un ambiente con marcados cambios estacionales, como es el bosque de el Parque Nacional El Chico, el papel de las bromeliáceas, como refugio y fuente de nutrimentos resulta de gran importancia para las comunidades de artrópodos, lo que redunda en el mantenimiento de la diversidad (Castaño-Meneses, 2002; López-Gómez, 2003).

E. Efecto del estrato arbustivo y herbáceo sobre la artropodofauna asociada al dosel de *Quercus crassifolia*

Otro factor que puede resultar útil para explicar el importante incremento en la diversidad y abundancia durante la temporada de lluvias es la floración de los estratos arbustivo y herbáceo. Martínez-Romero y Mendoza (1995) encontraron que para un bosque templado en la región del Ajusco la floración de la mayoría de arbustos y herbáceas (75.4%) se da entre los meses de julio y febrero. Dado que el muestreo de la temporada de lluvias fue en agosto y que la fenología en los bosques templados del país se da bajo condiciones similares, puede esperarse que este proceso incremente la densidad de insectos polinizadores, herbívoros, depredadores y parasitoides en estos ecosistemas. Lo anterior se traduce en un incremento en la posibilidad de ser colectados sobre el dosel.

F. Conservación de la artropodofauna asociada al dosel

Para comenzar a pensar en términos de conservación, es necesario conocer las estimaciones sobre la riqueza de organismos que habitan el planeta así como las proporciones en que se distribuyen los diferentes niveles taxonómicos. Kim (1993) sugiere que existen 1.7 millones de especies vivas conocidas en el planeta y las proporciones de organismos quedan como sigue de acuerdo a Strong *et al.* (1984): los insectos fitófagos son

aproximadamente un cuarto de todas las especies del planeta; sus hospederos, las plantas verdes, conforman un segundo cuarto; adicionalmente, para cada especie de fitófago existe, aproximadamente, una especie depredadora por lo que este grupo comprende un tercer cuarto. En el último cuarto se encuentran todos los vertebrados, protozoa e invertebrados diferentes a insectos.

Así las proporciones, queda claro que cuando se realizan estudios sobre la interacción entre los artrópodos epífitos y sus plantas hospederas, se abordan las relaciones que existen entre aproximadamente tres cuartas partes de la vida sobre la tierra. Estos trabajos han revelado un amplio número de factores que influyen la riqueza de artropodofauna: la especie del árbol hospedero (Tovar-Sánchez, 1999; Tovar-Sánchez, 2004; Tovar-Sánchez y Oyama, 2006a y b; Ramírez-Arias, 2007; Castillo-Mendoza, 2007), la diversidad de plantas (Southwood *et al.*, 1978; Farrel y Erwin, 1988), las relaciones especies-área y diversidad, la complejidad estructural de las plantas (Strong *et al.* 1984), las afinidades huésped-hospedero (Basset y Arthington, 1992, Tovar-Sánchez, 2004; Tovar-Sánchez y Oyama 2006a y b), el estatus taxonómico del hospedero (Tovar-Sánchez, 2004; Tovar-Sánchez 2006a y b), la abundancia de plantas epífitas (Castaño-Meneses, 2002; López-Gómez, 2003), el efecto de los bordes (Kitching *et al.*, 1997). Esto sin dejar del lado que todos los factores mencionados se encuentran influenciados por procesos históricos, geográficos y ecológicos (Kitching *et al.*, 1997).

Sin embargo, a pesar del análisis de los factores arriba mencionados, existen fuentes de variación en la riqueza de especies de artropodofauna epífita que resultan inexplicables, algunos ejemplos de estas fuentes son: la abundancia local de la planta (Fowler y Lawton, 1982), la forma de la hoja (Lawton y Price, 1979), el desarrollo estacional (Strong, 1977) y el aislamiento taxonómico y bioquímico (Southwood 1961, 1977). Estas variables son

difíciles de cuantificar y sesgan los datos en un sentido que no resulta claro; el hecho de que no se han desarrollado metodologías lo suficientemente sensibles para darle sentido a estos sesgos frecuentemente es agravado por la interrelación igualmente confusa que se establece entre las variables mencionadas en el párrafo anterior (Strong *et al.*, 1984).

Por lo antes expuesto, se hace evidente que los avances en el estudio de la biología del dosel que se han dado a partir de los años 70's (Basset, 2001) no han sido suficientes para trascender el estatus descriptivo, en términos de composición de especies, y llegar a un enfoque de interrelaciones funcionales entre la artropodofauna epífita y sus hospederos.

Este hecho resulta preocupante al considerar los datos de deforestación presentados en la introducción de este estudio, circunstancia que se agrava al tomar en cuenta las tasas de extinción propuestas por Lawton y May (1995), donde estiman que anualmente el proceso de extinción oscila entre 10,000 y 25,000 especies.

Considerando que la inmensa mayoría de organismos en el planeta son artrópodos, es lógico pensar que buena parte de las especies extintas se encuentran en este grupo.

Los resultados del presente estudio evidencian el importante papel ecológico de *Q. crassifolia* como un aglutinador de biodiversidad en los tres diferentes ambientes que fueron muestreados. Sin embargo queda claro, dadas las diferencias estructurales de las comunidades de artrópodos epífitos, que *Q. crassifolia* es parte de un sistema que muestra características particulares dependiendo de la asociación vegetal de la que hace parte. Por lo tanto, nuestros resultados dejan claro que es importante adoptar enfoques conservacionistas basados en el hábitat (comunidad vegetal) donde se desarrolla *Q. crassifolia*, y no en enfoques basados en la conservación de una sola especie (Simberloff, 1998).

VIII. CONCLUSIONES

Con base a los objetivos planteados y de acuerdo a los resultados obtenidos, se presentan las siguientes conclusiones:

- Se encontraron 422 morfoespecies pertenecientes a 23 órdenes de artrópodos asociados al dosel de *Quercus crassifolia* en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo.
- Independientemente de la asociación vegetal en que se desarrolla *Q. crassifolia* (*Quercus*, *Pinus-Quercus* y *Abies-Quercus*) Cryptostigmata, Hymenoptera, Coleoptera y Arthropleona fueron los órdenes más importantes en términos de densidad.
- La riqueza específica, diversidad y composición de artrópodos epífitos al dosel en *Q. crassifolia* se incrementaron de manera significativa durante la temporada de lluvias.
- La asociación de *Quercus* con *Pinus* y *Abies* influencia positivamente la diversidad y riqueza de especies en el dosel de *Q. crassifolia*.
- La presencia de plantas epífitas en el dosel de *Q. crassifolia* es un factor que estimula la diversidad y riqueza de especies de artrópodos epífitos.

IX. LITERATURA CITADA

- Abbott, R.S., White, J.D., y B.L. Woodard. 1999. The benefits and challenges of large-scale silvicultural experiments: perspectives from forest managers on the demonstration of ecosystem management options (DEMO) study; *Northwest Science*. **73**: 118-125.
- Agee J.K. 1993. *Fire ecology of Pacific Northwest forests*. Island Press; Washington, DC.
- Abrahamson, W.G., Hunter, M.D., Melika, G. y P.W. Price. 2003. Cynipid gall-wasp communities correlate with oak chemistry. *Journal of Chemical Ecology*. **29**: 209-223.
- Attwill, P.M. 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management*. **63**: 247-300
- Barbosa, P. y M. R. Wagner. 1989. *Introduction of forest and shade tree insects*. Academic Press. Philadelphia.
- Barker, M.G. y M.A. Pinard. 2001. Forest canopy research: sampling problems, and some solutions. *Plant Ecology*. **153**: 23-38.
- Barrett, B.A. 1994. Within-tree distribution of *Phyllonorycter blancardella* (F.) and *P. crataegella* (Clemens) (Lepidoptera: Fracillariidae) and associated levels of parasitism in commercial apple orchards. *Biological Control*. **4**: 74-79.
- Basset, Y. y R.L. Kitching. 1991. Species number, species abundance and body length of arboreal associated with an australian rainforest tree. *Ecological Entomology*. **22**: 211-215.
- Basset, Y. y A. H. Arthington. 1992. The arthropod community of an australian rainforest tree: abundance of component taxa, species richness and guild structure. *Australian Journal Ecology*. **17**: 89-98.

- Basset, Y., Springate, N.D., Aberlenc, H.P. y G. Delvare. 1997. A review of methods for sampling arthropods in tree canopies. 27-52 p. En: Stork, N.E., Adis, J. y R.K. Didham (Eds.). *Canopy arthropods*. Chapman and Hall. Londres.
- Basset, Y. 2001. Invertebrates in the canopy of tropical rain forests, How much do we really know?. *Plant Ecology*. **153**: 87-107.
- Behan-Pelletier, V. y D.E. Walter. 2000. *Biodiversity of oribatid mites (Acari: Oribatida) in tree canopies and litter*. 187–202 p. En: Coleman, D.C. y P.F. Hendrix (Eds.). *Invertebrates as Webmasters in Ecosystems*. CAB International. Wallingford, Reino Unido.
- Bello, M.A. y J. Labat. 1987. *Los Encinos (Quercus) del estado de Michoacán, México*. CEMCA. INIFAP. México.
- Benítez-Badillo, G. 1986. *Árboles y flores del Ajusco*. Publicación No. 17. Instituto de Ecología, México.
- Borror, D.J., Triplehorn, C.A. y N.F. Johnson. 1989. *An introduction to the study of Insects*. 6ta. Ed. Saunders College Publishing. E.U.
- Bragança, M.A.L., Zanuncio, J.C., Picando, M. y A.J. Laranjeiro. 1998. Effects of environmental heterogeneity on Lepidoptera and Hymenoptera populations in *Eucalyptus* plantations in Brazil. *Forest Ecology and Management*. **103**: 287-292.
- Castaño-Meneses, R.G. 2002. Estructura de la comunidad de artrópodos epífitos y su papel en el crecimiento de *Tillandsia violacea* (Bromeliaceae) en un bosque templado de Hidalgo, México. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Castillo-Mendoza, E. 2007. Estructura de la comunidad de artrópodos asociados al dosel de *Quercus crassipes* y *Quercus castanea* en el Parque Ecológico de la Ciudad de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas, UAEM. México.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México*. Instituto de Biología, UNAM. Agrupación Sierra Madre, S. C. México, D. F.

- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal Ecology*. **18**: 117-143.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2006. Anteproyecto programa de conservación y manejo parque nacional El Chico. México.
- Dungey, H.S., Potts B.M., Whitham T.G. y H-F Li. 2000. Plant genetics affects arthropod community richness and composition: evidence from a synthetic eucalypt hybrid population. *Evolution*. **54**: 1938–1946.
- Evans, G.O. 1992. *Principles of Acarology*. CAB International, University Press. Cambridge. Inglaterra.
- Faith, D.P., Minchin, P.R. y L. Belbin. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetation*. **69**: 57-68.
- Farjon, A. 1996. Biodiversity of *Pinus* (Pinaceae) in Mexico: speciation and paleoendemism. *Botanical Journal of Linnean Society*. **121**: 365-384.
- Feeny, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*. **51**: 565-581.
- Fowler, S.V. y J.H. Lawton. 1982. The effects of host-plant distribution and local abundance on the species richness of agromyzid flies attacking British umbellifers. *Ecological Entomology*. **7**: 257-265.
- Gillot, C. 1995. *Entomology*, 2a Ed. Kluwer Academic / Plenum Press. New York. 816 pp.
- González, R., 1993. La diversidad de los encinos mexicanos. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. **44**: 125-142.
- González, V.L. 1986. Contribución al conocimiento del Género *Quercus* (Fagaceae) en el estado de Jalisco. Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara. Colección Flora de Jalisco. Guadalajara, México.

- Govaerts, R.T. y D.G. Frodin. 1998. *World checklist and bibliography of Fagales* (Betulaceae, Corylaceae, Fagaceae, and Ticodendraceae). Royal Botanic Gardens. Kew, Reino Unido.
- Guevara, S., LAVORDE, J., Liesenfeld, D. y O. Barrera. 1997. Potreros y Ganadería. 43-54 p. En: González Soriano, E., Dirzo, R. y R. C. Vogt (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM. D.F., México.
- Hernández-Rosales, M. 1995. Estudio florístico-fanerogámico del parque nacional El Chico, estado de Hidalgo. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, UNAM. México.
- Hijii, N., Umeda, Y. y M. Mizutani. 2001. Estimating density and biomass of canopy arthropods in coniferous plantations: an approach based on a tree-dimensional parameter. *Forest Ecology and Management*. **144**: 147-157.
- Humphrey, J.W., Hawes C., Peace A.J., Ferris-Kaan R. y M.R. Jukes. 1999. Relationships between insect diversity and habitat characteristics in plantation forests. *Forest Ecology and Management*. **133**: 11-21.
- Jukes, M.R., Ferris, R. y A.J. Peace. 2002. The influence of stand structure and composition on diversity of canopy Coleoptera in coniferous plantations in Britain. *Forest Ecology and Management*. **163**: 27-41.
- Kitching, R. L., Mitchell, H., Morse, G. y C. Thebaud. 1997. Determinants of species richness in assemblages of canopy arthropods in rainforests. 131-150 p. En: Stork, N. E., Adis, J. y R. K. Didham (Eds.). *Canopy Arthropods*. Chapman and Hall. Londres.
- Kim, K. C. 1993. Biodiversity, conservation and inventory: why insects matter. *Biodiversity Conservation*. **2**: 191-214.
- Kuris, A.M., Blaustein, A. R. y J. J. Alió. 1980. Hosts as islands. *The American Naturalist*. **116**: 570-586.

- Lawton, J.H. 1976. The structure of the arthropod community on bracken. *Botanical Journal of Linnean Society*. **73**: 187-216.
- Lawton, J.H. y P.W. Price. 1979. Species richness of parasites on hosts: agromyzid flies on British Umbelliferae. *Journal of Animal Ecology*. **48**: 619-637.
- Lawton, J.H. 1982. Vacant niches and unsaturated communities: A comparison of bracked herbivores at sites on two continents. *The Journal of animal ecology*. **51**: 573-595.
- Lawton, J.H. y R.M. May. 1995. *Extinction Rates*. Oxford University Press. E.U.
- Longino, J.T. y N.M. Nadkarni. 1990. A comparison of ground and canopy leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a Neotropical Montane Forest. *Psyche; a journal of entomology*. **97**: 81-93.
- López-Gómez V. 2003. Estructura de la comunidad de invertebrados asociada a *Tillandsia violaceae* (Bromeliaceae) en un gradiente altitudinal de un bosque de Oyamel en el parque nacional El Chico, Hidalgo. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Lowman, M.D. y P.K. Wittman. 1996. Forests Canopies: methods, hypotheses, and future directions. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **27**: 55-81.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press. Princeton.
- Martínez, M. 1953. Los encinos de México III. *Boletín del Instituto de Biología*; UNAM. México. **24**: 237-271.
- Martínez-Romero, M. y A. Mendoza. 1995. Fenología de las especies herbáceas y arbustivas en el Ajusco Medio, D.F. XIII Congreso Mexicano de Botánica: Diversidad Vegetal de México. Cuernavaca, Morelos, del 5 al 11 de noviembre de 1996. Libro de Resúmenes. Universidad Autónoma del Estado de Morelos y Sociedad Botánica de México, México.

- Masera, O.R., Ordoñez, M.J. y R. Dirzo. 1997. Carbon emissions from mexican forest: current situations and long term scenarios. *Climatic Change*. **35**: 265–295.
- Medina, J.M. 1980. Análisis fitogeográfico de la vertiente Sur de la Sierra de Pachuca, Hidalgo. Tesis Profesional. ENCB, IPN. México.
- Melo G.C. y J.G. López. 1993. Parque Nacional El Chico, marco geográfico natural y propuesta de zonificación para su manejo operativo. *Investigaciones Geográficas del Instituto de Geografía, UNAM*. México. **28**: 65-128.
- Miranda, F. y E.X. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. **28**: 29-179.
- Mitchell, A. 2001. Introduction-Canopy Science: time to shape up. *Plant Ecology*. **153**: 5-11.
- Mora, M.A.J. 2006. Patrones morfológico foliares de *Quercus crassifolia* (Fagaceae) a través de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Moran, V.C. y T.R.E. Southwood. 1982. The guild composition of Arthropod Communities in Trees. *The Journal of Animal Ecology*. **51**: 289-306.
- Morse, D.R., Stork, N.E. y J.H. Lawton. 1988. Species number, species abundance and body length relationships of arboreal beetles in Bornean Lowland rain forest trees. *Ecological Entomology*. **13**: 25–37.
- Mueller-Dombois, H. y P. Ellenberg. 1974. *Aims and methods in vegetation ecology*. Wiley. Nueva York.
- Nadkarni, N.M. y J.T. Longino. 1990. Invertebrates in canopy and ground organic matter in a neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica*. **22**: 286–289.
- Nixon, K.C. 1993. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annals of forest science*. **50**: 255-235.

- Ohmart, C.P., Stewart, L.G. y J.R. Thomas. 1983. Leaf consumption by insects in three *Eucalyptus* forest types in southeastern Australia and their role in short-term nutrients cycling. *Oecología*. **59**: 322-330.
- Ozanne, C.M.P. 1996. The arthropod communities of coniferous forest trees. *Selbyana*. **17**: 43-49.
- Palacios-Vargas, J.G. 1981. Collembola asociados a *Tillandsia* (Bromeliaceae) en el derrame lávico del Chichinautzin, Morelos, México. *The Southwestern Entomologist*. **6**: 87-98.
- Palacios-Vargas, J.G. 1990. *Diagnosis y clave para determinar las familias de los Collembola de la Región Neotropical*. Manuales y guías para el estudio de microartrópodos. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Palacios-Vargas, J.G., Castaño-Meneses, G. y J. A. Gómez-Anaya. 1998. Collembola from the Canopy of a Mexican tropical deciduous forest. *The Pan-Pacific Entomologist*. **14**: 47-54.
- Palacios-Vargas J.G. y Castaño-Meneses. 2001. Collembola associated with *Tillandsia violacea* (Bromeliaceae) in mexican *Quercus-Abies* forests. *Pedobiologia*. **46**: 395-403.
- Pickett, S.T.A. y P.S. White. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press. Nueva York.
- Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J. y S. L. Collins. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*. **54**: 129-136.
- Ramírez-Arias, C. 2007. Estructura de la comunidad de artrópodos asociados al dosel de *Quercus rugosa* y *Q. laurina* en el Parque ecológico de la ciudad de México. Tesis de Licenciatura. UNAM. México.

- Reynolds, B.C. y D.A. Crossley Jr. 1997. Spatial variation in herbivory by forest canopy arthropods along an evaluation gradient. *Environmental Entomology*. **26**: 1232–1239.
- Romero, S. 1993. El género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de México, México. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología). UNAM. México.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México.
- Rzedowski, J., y G.C. Rzedowski. 1989. Transisthmic Mexico (Campeche, Chiapas, Quintana Roo, Tabasco and Yucatan). 270-280 p. En: Campbell, D. G. y H. D. Hammond (Eds.). *Floristic inventory of tropical countries*. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Schowalter, T. D. 1994. Canopy invertebrate community response to disturbance and consequences of herbivory in temperate and tropical forest. *Selbyana*. **16**: 41–48.
- Schwörer, U. y W. Völkl. 2001. Foraging behavior of *Aphidius ervi* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) at different spatial scales: Resource utilization and suboptimal weather conditions. *Biological Control*. **21**: 111-119.
- SEDUE (Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología).1998. Plan de Manejo Parque Nacional El Chico. SEDUE. Delegación Hidalgo. Pachuca, Hidalgo.
- SEMARNAP (Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca). 2000. Textoguía Forestal Subsecretaría de Recursos Naturales, Dirección General Forestal. Cuarta Edición. México, D.F.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2002. Informe de la Situación del Medio Ambiente en México. SEMARNAT. México.
- Simberloff, D. 1998. Flagships, umbrellas and keystones: is single species management passé in the landscape era. *Biological Conservation*. **83**: 247-257.

- Simon, U. y E. Linsenmair. 2001. Arthropods in tropical oaks: differences in their spatial distributions within tree crowns. *Plant Ecology*. **153**: 179-191.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1995. *Biometry*. W.H. Freeman. Nueva York.
- Southwood, T.R.E. 1961. The number of species of insect associated with various trees. *Journal of Animal Ecology*. **30**: 1-8.
- Southwood, T.R.E. 1977. Entomology and mankind. *American Scientist*. **65**: 30-39.
- Southwood, T.R.E. 1978. The components of diversity. 19-40 p. En: Mound, L. A. y N. Waloff (Eds.). *Diversity of insects fauna*. Symposia of the Royal Entomological Society of London.
- Southwood, T.R.E., Moran, V.C. y C.E.J. Kennedy. 1982a. The richness, abundance and biomass of the arthropod communities on trees. *Journal of Animal Ecology*. **51**: 635-649.
- Southwood, T.R.E., V.C. Moran y C.E.J. Kennedy. 1982b. The assessment of arboreal insects fauna: comparison of knockdown sampling and faunal lists. *Ecological Entomology*. **12**: 69-80.
- Stone, G.N., Schönrogge K., Atkinson, R.J., Bellido, D. y J. Pujade-Villar. 2002. The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Annual Review of Entomology*. **47**: 633-688.
- Stork, D.E. 1987. Guild structure of arthropods from Bornean rain forest trees. *Ecological Entomology*. **12**: 69-80.
- Strong, D.R. 1977. Rolled-Leaf Hispine Beetles (Chrysomelidae) and their Zingiberales Host Plants in Middle America. *Biotropica*. **9**: 156-169.
- Strong, D.R., Lawton, J.H. y S.R. Southwood. 1984. *Insects on Plants, Community Patterns and Mechanisms*. Blackwell Scientific Publications. Gran Bretaña.

- Styles, B.T. 1998. El género *Pinus*: su panorama en México. 397-420 p. En: Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. y J. Fa (Eds.). *Diversidad biológica de México*. Publicaciones del Instituto de Biología, UNAM. México.
- Toledo, V.M. y Ma. de J. Ordoñez. 1993. The biodiversity scenario of Mexico: a review of terrestrial habitats. 757-777 p. En: *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press, Nueva York.
- Tovar-Sánchez, E. 1999. Estructura de las comunidades de artrópodos epífitos asociados a los encinos (*Quercus spp.*) del Valle de México. Tesis de Maestría (Ecología y Ciencias Ambientales). UNAM.
- Tovar-Sánchez, E., Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 2003. Canopy arthropod communities on Mexican oaks at sites with different disturbance regimes. *Biological Conservation*. **115**: 79-87.
- Tovar-Sánchez, E. 2004. Efecto de la hibridación del complejo *Quercus crassifolia* X *Quercus crassipes* sobre las comunidades de insectos formadores de agallas. Tesis de Doctorado, Posgrado en Ciencias Biológicas. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM. México.
- Tovar-Sánchez, E. y K. Oyama. 2006a. Community structure of Canopy arthropods associated to *Quercus crassifolia* X *Quercus crassipes* complex. *Oikos*. **112**: 370-381.
- Tovar-Sánchez, E. y K. Oyama. 2006b. Effect of hybridization of the *Quercus crassifolia* × *Quercus crassipes* complex on the community structure of endophagous insects. *Oecologia*. **147**: 702-713.
- Tovar-Sánchez, E., Mussali-Galante, R., Esteban-Jiménez, R., Piñero, D., Arias, D.M., Dorado, O., y K. Oyama. 2008. Chloroplast DNA polymorphism reveals geographic structure and introgression in *Quercus crassifolia* x *Quercus crassipes* hybrid complex in México. *Canadian Journal of Botany*. **86**: 228-239.

- Valencia, A.S. 1989. Contribución al conocimiento del género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de Guerrero, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Valencia, A.S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. **75**: 33-53.
- Valencia, A.S. 2005. Análisis filogenético de la Serie Lanceolatae Trel. del género *Quercus*, Fagaceae. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Wagner, T. 2001. Seasonal changes in the canopy arthropod fauna in *Rinorea beniensis* in Budongo Forest, Uganda. *Plant Ecology*. **153**: 169-178.
- Warwick, R.M., Clarke, K.R. y Suharsono. 1990. A statistical analysis of coral community responses to the 1982-1983 El Niño in the Thousand Islands, Indonesia. *Coral Reefs*. **8**: 171-179.
- Watanabe, H. 1997. Estimation of arboreal and terrestrial arthropod densities in the forest canopy as measured by insecticide smoking. 401-413 p. En: Stork, N.E., Adis, J. y R.K. Didham (Eds.). *Canopy Arthropods*. Chapman and Hall. London.
- Wimp, G.M., Young, W.P., Woolbright, S.A., Martinsen, G.D., Keim, P. y T.G. Whitham. 2004. Conserving plant genetic diversity for dependent animal communities. *Ecological Letters*. **7**: 776-780.
- Yang, X.D., Liu, H.M., Sha, L.Q. y Z.L. Feng. 2002. The characters of structure and distribution of soil arthropod communities in two types of tropical rain forests in Xishuangbanna, Southern Yunnan. *Forest Research, Beijing*. **15**: 343-348.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*, 4^a ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs. Nueva Jersey. E.U.
- Zavala-Chávez, F. 1995. *Encinos Hidalguenses*. División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo.