



UNIVERSIDAD AUTONOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BASICAS E INGENIERIA
AREA ACADEMICA DE BIOLOGIA
LICENCIATURA EN BIOLOGIA

Herbivoria de bellotas de *Quercus crassipes*
Humb. & Bonpl. (Fagaceae) en un bosque
Fragmentado en el estado de hidalgo

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
LICENCIADO EN BIOLOGIA
P R E S E N T A
E D I T H J I M E N E Z M U Ñ O Z

DIRECTOR DE TESIS:
DR. IGNACIO ESTEBAN CASTELLANOS STUREMARK

INDICE

RESUMEN

I. INTRODUCCION.....	1
II. ANTECEDENTES	
II.1 Fragmentacion del habitat.....	3
II.2 El genero <i>Quercus</i> y sus herbivoros.....	5
III. OBJETIVOS.....	9
IV. MATERIAL Y METODOS	
IV.1 Area de estudio.....	10
IV.2 Cuantificacion de la herbivoría de bellotas de <i>Quercus crassipes</i> y su correlacion con algunas variables del habitat a escala local.....	11
IV.3 Relacion entre la estructura del paisaje y la herbivoría de Bellotas.....	16
IV.4 Cuantificacion de la herbivoría de bellotas e identificación taxonomica de los herbivoros.....	17
IV.5 Analisis de datos.....	19
V. RESULTADOS	
V.1 herbivoría de bellotas de <i>Quercus crassipes</i> y su correlacion con algunas variables del habitat a escala local.....	22

V.2 Relacion entre la estructura del paisaje y la herbivoria de bellotas.....	24
V.3 Determinacion taxonomica de los herbivoros.....	26
VI. DISCUSION	
VI.1 Escala local.....	28
VI.2 Escala del paisaje.....	31
VII. CONCLUSIONES.....	34
LITERATURA CITADA.....	35

RESUMEN

Se cuantificó el porcentaje de herbivoría de bellotas por insectos en *Quercus crassipes* en un bosque fragmentado con una matriz de campos de cultivo en el municipio de Singuilucan, Hidalgo y se identificó taxónomicamente a los herbívoros. Para esto, se colectaron bellotas de 27 árboles y se determinó si a escala local, el porcentaje de herbivoría de bellotas por insectos está relacionado con el grado de exposición de los árboles a los campos de cultivo, la estructura de la vegetación alrededor del tronco de los árboles y la abundancia de bellotas en el dosel. También se determinó si el porcentaje de herbivoría de bellotas por insectos está relacionado con la estructura del paisaje alrededor de los árboles y si éste cambia a diferentes escalas espaciales. Se encontró que a escala local el porcentaje de herbivoría de bellotas de los árboles de *Q. crassipes* estuvo relacionado positivamente con el grado de exposición de los árboles a los campos de cultivo y con el número de bellotas en el dosel. A escala del paisaje, los resultados obtenidos en este trabajo muestran que el porcentaje de herbivoría de bellotas estuvo relacionado negativamente con la cobertura de bosque a escalas pequeñas. Es decir, el aumento de la herbivoría de bellotas en *Q. crassipes* pudo ser explicado por la disminución de la cobertura de bosque únicamente a escalas espaciales menores de 25m de diámetro. El 79% de los insectos herbívoros clasificados taxónomicamente pertenecen a nueve morfoespecies de la familia Cynipidae (Hymenoptera).

I. INTRODUCCIÓN

Los efectos de la fragmentación del hábitat sobre las interacciones entre plantas e insectos han sido poco estudiados a pesar de que ocurren en muchas etapas del ciclo reproductivo de las plantas, por lo que pueden afectar al funcionamiento de los ecosistemas (Chacoff *et al.*, 2004; Tscharntke y Brandl, 2004). La fragmentación del hábitat puede tener un efecto antagónico notable sobre las plantas si ésta incrementa la depredación de semillas. Algunos estudios han mostrado que la fragmentación aumenta la depredación de semillas; sin embargo, otros estudios muestran una disminución de la depredación con la fragmentación, e incluso algunos estudios no han encontrado diferencias (Didham *et al.* 1996 y López-Barrera, 2004). Estas discrepancias se deben en parte a que en la mayoría de los estudios se ha cuantificado el efecto de la fragmentación utilizando la depredación causada por un conjunto de depredadores (vertebrados e invertebrados), y a que solamente en algunos estudios se ha cuantificado la depredación causada por cada especie involucrada e identificado a los depredadores a nivel de género o especie (Didham *et al.* 1996 y López-Barrera, 2004). Además, en muchos trabajos no se ha podido distinguir entre depredación y dispersión, ya que se desconoce el destino de las semillas que desaparecen (Hulme y Kollmann, 2005). Las discrepancias también se deben a que en muchos casos los factores que afectan la abundancia de los depredadores de semillas, tales como las características del microhábitat y la cantidad de alimento disponible, son poco conocidos (López-Barrera 2004; Hulme y Kollmann, 2005; Östergård y Ehrlén, 2005). De igual forma, dichas discrepancias también pueden deberse a que en algunos casos se han confundido los efectos de borde y el tamaño del fragmento (Fahrig, 2003; Denno *et al.*, 2005). Aunado a esto, la falta

de consenso en los resultados de los estudios también es resultado de diseños experimentales sin réplicas (Murcia, 1995). Por último, muchos de los trabajos en los que se ha estudiado la herbivoría por insectos en hábitats fragmentados no han considerado una aproximación paisajística, es decir, cómo el arreglo espacial de los elementos del hábitat afecta la herbivoría a diferentes escalas espaciales (Thies *et al.*, 2003; Chust *et al.*, 2007).

Debido a los factores antes mencionados y al escaso conocimiento que se tiene en México sobre las consecuencias de la pérdida y fragmentación del hábitat, los propósitos de este trabajo fueron 1) cuantificar el porcentaje de herbivoría por insectos en bellotas de *Quercus crassipes* en un bosque con un enfoque que considere el punto de vista de los organismos involucrados, particularmente las características del hábitat y la cantidad de alimento disponible para los insectos, y 2) identificar taxonómicamente a los herbívoros de las bellotas de *Quercus crassipes*.

II. ANTECEDENTES

II. 1 Fragmentación del hábitat

La pérdida y fragmentación del hábitat provocadas por las actividades humanas son unas de las principales causas de la disminución de la biodiversidad, la pérdida de interacciones ecológicas y de procesos ecosistémicos (Challenger, 1998; Primack *et al.*, 2001). A pesar de que México cuenta con la tasa anual de deforestación más alta de Centroamérica y la tercera más alta en Latinoamérica, se han realizado muy pocos estudios sobre sus consecuencias (Challenger, 1998).

Se denomina fragmentación del hábitat al proceso en el que una gran extensión de hábitat es transformada, reducida y dividida en varios fragmentos más pequeños y aislados por una matriz de hábitat diferente del área original (Fahrig, 2003). Dicho proceso puede generar terrenos que consisten de áreas remanentes más pequeñas de vegetación nativa rodeadas por una matriz de tierras agrícolas u otras formas de uso de la tierra. Por lo tanto las especies que se encuentran en los fragmentos se ven afectadas por la disminución y el aislamiento del hábitat disponible, al mismo tiempo que enfrentan una progresiva reducción de sus poblaciones. Aunado a esto, algunas variables como la radiación solar, la precipitación y el flujo de los nutrientes son alteradas significativamente, y por ende algunas especies sensibles a estos cambios son afectadas negativamente en forma directa o indirecta (Saunders *et al.*, 1991; Primack *et al.*, 2001; Santos y Tellería, 2006).

Los fragmentos difieren del hábitat continuo en varios aspectos importantes. En primer lugar, los fragmentos tienen una mayor proporción de área de borde a área de núcleo. Los efectos de borde incluyen cambios en el

microclima tales como el aumento en la magnitud de la radiación solar y el viento, una reducción de la humedad ambiental y la infiltración de fertilizantes y contaminantes, lo cual aumenta la amenaza de que ocurra un efecto negativo sobre las especies sensibles a algunos de estos cambios (Murcia, 1995). Por ejemplo la reproducción de algunas plantas se ve reducida por los cambios en el microclima a lo largo del borde (Aizen y Feinsinger, 1994); también se ha encontrado que en el borde aumenta la herbivoría con respecto al interior del bosque (Murcia, 1995), o que es menor en el borde y aumenta en el interior del bosque (Didham *et al.*, 1996).

Los fragmentos también se ven reducidos en su tamaño, lo cual puede provocar que aumente la abundancia de algunas especies o que aparezcan nuevas especies que puedan subsistir en áreas pequeñas porque su capacidad de movimiento es restringida, y que otras que requieran de hábitats grandes desaparezcan (Roland y Philip, 2000). Además, los parches grandes comúnmente son más heterogéneos, por lo que pueden soportar a comunidades más diversas (Jeanneret *et al.*, 2003). Por otro lado, los parches pequeños son más afectados por el paisaje circundante, como cambios que son el resultado del efecto por el uso de la tierra y el agua.

La fragmentación del hábitat también crea barreras para los procesos de dispersión y colonización de las poblaciones. El grado de aislamiento en que se encuentren los fragmentos puede afectar las interacciones entre las poblaciones de organismos, ya que no existe conectividad y por ende no pueden interactuar (Tschardtke y Brandl, 2004). Por otra parte, el aislamiento puede afectar negativamente la reproducción de las plantas presentes en los fragmentos aislados (Fuch *et al.*, 2003). El efecto del aislamiento depende tanto de las

características del ambiente entre los fragmentos como de la capacidad de movimiento de los organismos y se ha visto que la tasa de colonización de algunas especies de insectos decrece con la distancia de la población más cercana y que la inmigración de las poblaciones cercanas puede rescatar a las poblaciones fragmentadas (Tscharntke y Brandl, 2004).

Por último, la calidad de los fragmentos también puede afectar significativamente la supervivencia de los organismos. Por ejemplo, para algunos insectos se ha visto que la disponibilidad de recursos dentro de un fragmento (alimento y refugios) puede ser más importante que su tamaño, ya que algunas especies especialistas requieren de recursos específicos (Chacoff *et al.*, 2004; Tscharntke y Brandl, 2004).

II. 2 El género *Quercus* y sus herbívoros

El género *Quercus* en el mundo

El género *Quercus* (encinos, belloteros o robles) se distribuye mundialmente en zonas templadas y subtropicales del hemisferio norte, y es el más rico en especies de la familia Fagaceae. Se calcula que los encinos están conformados aproximadamente por 500 especies distribuidas mundialmente (Manos *et al.*, 1999 y Romero *et al.*, 2002). El género *Quercus* está dividido en varios subgéneros, pero los de mayor importancia en América son *Lepidobalanus* (encinos blancos) y *Erythrobalanus* (encinos rojos o negros) (Zavala y García, 1996).

Los encinos presentan un alto valor ecológico ya que sus especies son uno de los elementos más abundantes en los bosques templados, además de

que son hábitat para plantas epífitas y para muchos animales vertebrados e invertebrados y son fuente de alimento para muchos de ellos (Zavala, 1995). En cuanto a la importancia económica mundial de los encinos, algunas especies son maderables y la madera está clasificada como una de las de mayor calidad, y algunas especies de árboles también son utilizadas en la reforestación y como ornamentales (Zavala, 1995). Los encinos también contribuyen de una forma muy importante a los hábitats boscosos ya que actúan como regeneradores del suelo (Bacon, 1977).

El género *Quercus* en México

El género *Quercus* presenta su centro de diversificación en México, ya que de las 450 especies estimadas a nivel mundial, en nuestro país se encuentra aproximadamente un 30% de éstas (de 135 a 150 especies) (Luna-José *et al.*, 2003).

En México, actualmente los bosques de encino cubren el 11% del territorio nacional y representan el tercer ecosistema más importante en extensión (Vargas y Rangel, 1999) y una de las comunidades más notables en diversas zonas templadas y tropicales del país (Luna-José *et al.*, 2003). Sin embargo, se estima que se ha perdido alrededor del 20% de su cobertura original principalmente debido a las actividades agrícolas (Challenger, 1998).

Los encinos comprenden un gran número de especies de árboles y arbustos deciduos y perennifolios. Son monóicos, su polinización es cruzada y el polen es dispersado por viento. Producen un fruto peculiar que consta de una nuez con una cúpula en la base la cual es característica para definirla como bellota (Zavala y García, 1996).

Quercus crassipes Humb. y Bonpl.

Quercus crassipes es una especie que se distribuye en México en los estados de Jalisco, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, Colima, Michoacán, Estado de México, Distrito Federal, Morelos, Tlaxcala y Puebla. Se encuentra en los bosques de *Quercus*, *Pinus-Quercus* y *Quercus-Cupressus*, bosque mesófilo de montaña, matorral xerófilo, en sitios de transición de pastizal a bosque mixto; se asocia con *Pinus pseudostrobus*, *P. Leiophylla*, *P. Montezumae* y *P. Hartwegii*, *Quercus laurina*, *Q. crassifolia*, *Q. obtusata* y *Q. castanea*, en altitudes de 1900 – 3500 (Romero *et al.*, 2002).

Los herbívoros de Quercus

Existe una gran variedad de especies de vertebrados e invertebrados que consumen las semillas de árboles del género *Quercus*. Se ha reportado que hasta 200 especies de vertebrados consumen bellotas de *Quercus* en los Estados Unidos de América (McGee y Charles, 1993). De estas especies, las ardillas parecen ser las que más bellotas consumen, y en menor grado se encuentran algunas especies de ratones, aves, venados, chivos y borregos (Verme, 1956; Scarlett y Smith, 1991; McGee y Charles, 1993; Kollmann y Buschor, 2001; Gómez *et al.*, 2003; Bonal y Muñoz, 2007). Sin embargo, en un gran número de los trabajos no se ha podido distinguir entre depredación y dispersión ya que en muchos casos se desconoce el destino de las semillas que desaparecen por vertebrados (Hulme y Kollmann, 2005).

Los invertebrados que consumen las bellotas de *Quercus* incluyen a los insectos, los hongos y las bacterias (McGee y Charles, 1993). El consumo de bellotas de *Quercus* por hongos y bacterias se presenta generalmente en

aquellas bellotas que han sido previamente dañadas por insectos ya que es a través de los orificios provocados por los insectos que los patógenos pueden penetrar a las semillas (McGee y Charles, 1993). Para el caso de los insectos se ha reportado que varias especies de escarabajos, mariposas y avispas las consumen y que la presencia de una u otra especie de insecto depende del estado de desarrollo de la semilla, la especie de encino y la localidad geográfica (Fukumoto y Kajimura, 2000). Algunos autores han estimado que el porcentaje de semillas dañadas por insectos puede ser mayor al 50 por ciento en una localidad y en algunos casos la germinación de las semillas dañadas se ve severamente disminuida, principalmente cuando el insecto daña al embrión (McGee y Charles, 1993; Fukumoto y Kajimura, 2000; Zavala, 2001). También se ha reportado que, aunque algunas semillas dañadas pueden germinar, las plántulas de estas semillas crecen más despacio que las plántulas de semillas no dañadas (McGee y Charles, 1993; Gribko, 1995).

Los curculiónidos (Coleoptera) son el grupo que más bellotas de *Quercus* consumen (McGee y Charles, 1993; Gribko, 1995; Zavala 2001). Sin embargo, se ha reportado que algunas especies de cinípidos (Hymenoptera) pueden llegar a consumir el mismo número de bellotas que los curculiónidos (McGee y Charles, 1993; Gribko, 1995; Fukumoto y Kajimura, 2000). Dentro del orden Lepidoptera, algunas especies de la familia Tortricidae son las que más las consumen, aunque no son tan comunes como los curculiónidos y las avispas (McGee y Charles, 1993; Zavala, 2001; Branco *et al.*, 2002).

III. OBJETIVOS

Objetivo general:

Cuantificar el porcentaje de herbivoría por insectos en bellotas de *Quercus crassipes* en un bosque fragmentado.

Objetivos particulares:

1) Determinar si el porcentaje de herbivoría de bellotas por insectos está relacionado con:

a) el porcentaje de exposición al hábitat agrícola de los árboles de *Quercus crassipes*, la estructura de la vegetación alrededor de los árboles y la abundancia de bellotas y

b) la estructura del paisaje y si éste porcentaje cambia a diferentes escalas espaciales.

2) Identificar taxonómicamente a los herbívoros encontrados en las bellotas de *Quercus crassipes*.

IV. MATERIAL Y MÉTODOS

IV.1 Área de estudio

El presente trabajo se realizó en el estado de Hidalgo en los meses de julio a noviembre del 2005, en un bosque fragmentado de pino-encino con una matriz de campos de cultivo. El área de estudio se encuentra ubicada en el municipio de Singuilucan, entre los 20° 3' 53" y 20° 1' 54" N y entre los 98° 30' 52" y 98° 28' 4" O (Figura 1). El trabajo se realizó en un área de aproximadamente 1400 hectáreas (19° 59' 20" N y 98° 27' 52" W) la cual corresponde a los ejidos de "El Susto", "La Lagunilla" y "Matías Rodríguez". El área de estudio se encuentra a una altitud entre 2550 msnm. El clima es templado subhúmedo con lluvias en verano, principalmente se cultiva maíz (*Zea mays*) y cebada (*Hordeum vulgare*), y en menor grado se siembra frijol (*Phaseolus vulgaris*) y avena (*Avena* sp.). (INEGI, 2003). Las especies arbóreas representativas están conformadas por algunas especies de pinos como *Pinus teocote* y algunas especies de encinos como: *Quercus crassifolia*, *Quercus rugosa* y *Quercus mexicana*, las cuales dominan en abundancia. La especie de encino más abundante es *Quercus crassipes* y debido a que se encuentra presente en todos los fragmentos dentro del área de estudio (observación personal), se seleccionó esta especie para cuantificar la herbivoría.

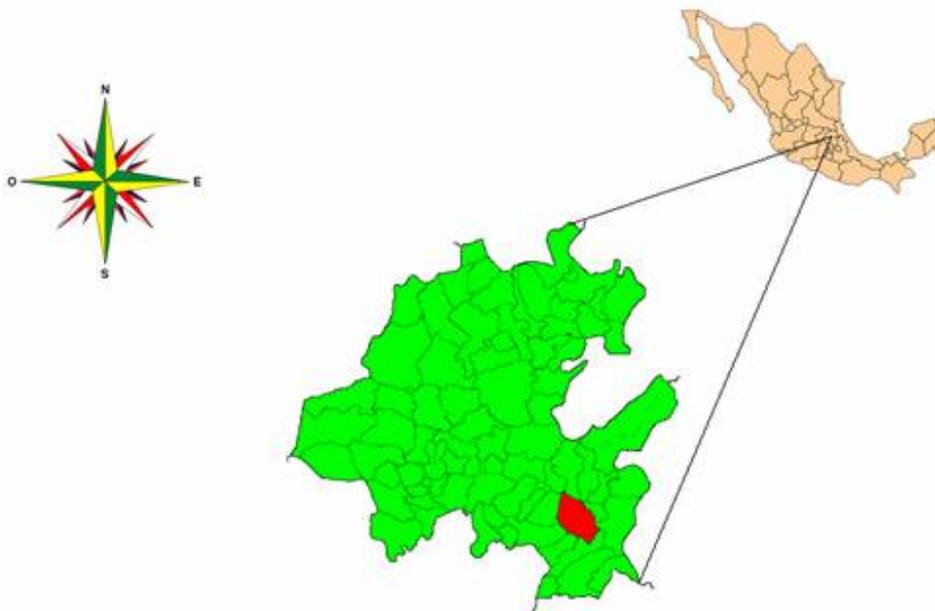


Figura 1. Ubicación geográfica del municipio de Singuilucan (en rojo) en el estado de Hidalgo (en verde).

IV. 2 Cuantificación de la herbivoría de bellotas de *Quercus crassipes* y su correlación con algunas variables del hábitat a escala local

a).- Selección de árboles

Para cuantificar la herbivoría de bellotas de *Quercus crassipes* y su relación con algunas variables del hábitat a escala local, se trazaron dos trayectos lineales de aproximadamente 5 km de longitud separados aproximadamente 0.7 km uno de otro dentro de un área de 1400 hectáreas (Figura 2). En cada trayecto, aproximadamente cada 300 m se seleccionó el árbol de *Q. crassipes* más cercano que cumplía con las siguientes características: a) que tuviera bellotas, b) que tuviera más de siete metros de altura, c) que el tronco tuviera más de 40 cm de diámetro a la altura del pecho y, que si estaban expuesto a campos de cultivo, éstos fueran de maíz. Se seleccionaron los árboles con estas características con el fin de estandarizar lo más posible el muestreo. En

total se seleccionaron 27 árboles en ambos trayectos, cuyas alturas y diámetros promedios \pm error estándar fueron 10.90 ± 0.2 m y 0.72 ± 0.04 m respectivamente. La altura y el dosel de cada árbol se determinaron con un medidor óptico de distancias (Ranging Optical Tape Measure 100), mientras que el radio del dosel y el diámetro de cada árbol, con una cinta métrica. Cada árbol se georeferenció utilizando un GPS.

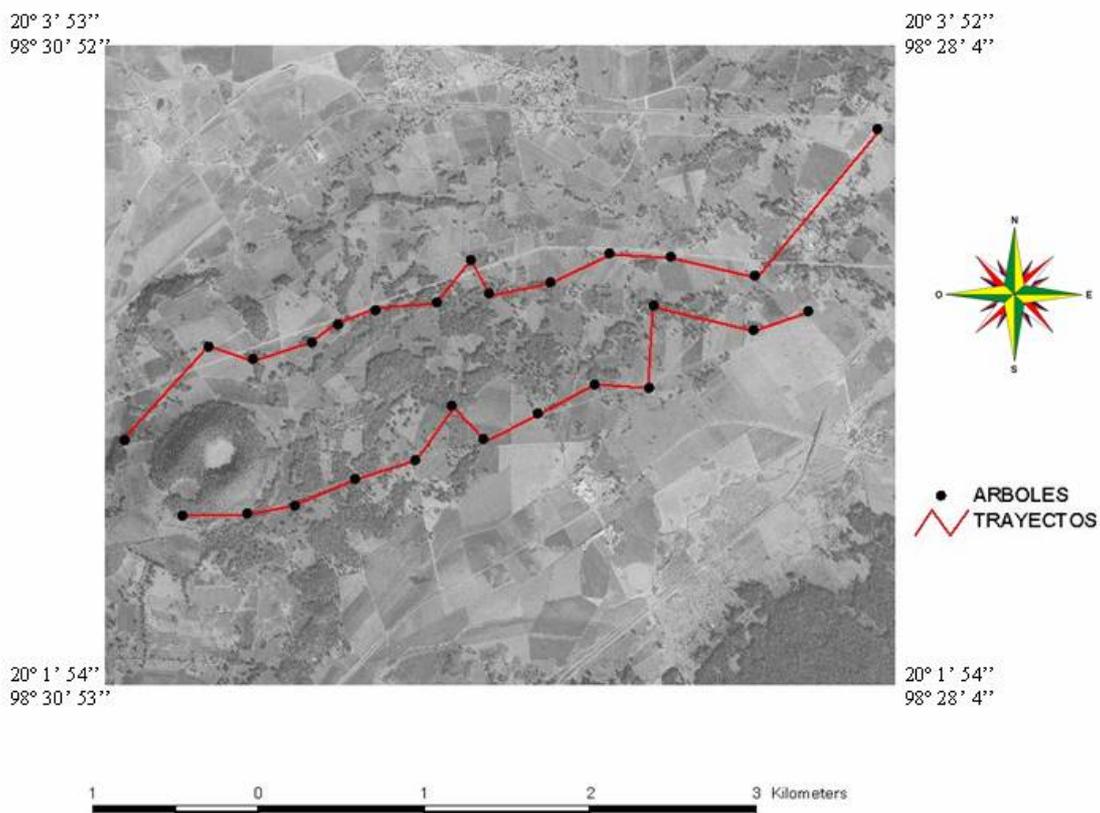


Figura 2. Ortofotografía digital del área de estudio. Los árboles que fueron muestreados se encuentran en los trayectos marcados en rojo. Los trayectos tenían una longitud de aproximadamente 5 km y estaban separados aproximadamente 0.7 km uno de otro.

b).- Caracterización del hábitat alrededor de los árboles seleccionados

Para la caracterización del hábitat en el que se localizaban los 27 árboles seleccionados, se tomaron de cada uno de los árboles las siguientes variables: a) el área de exposición al hábitat agrícola, b) la estructura vertical de la vegetación alrededor del tronco, c) la cobertura vegetal en el suelo y d) el número de bellotas en el árbol y en el suelo bajo el dosel de cada árbol. Se seleccionaron estas variables como variables independientes debido a que se ha reportado que éstas están relacionadas con la abundancia de algunas especies de insectos herbívoros (Östergård y Ehrlén, 2005). Se ha demostrado que la exposición de los árboles de bosques templados a ambientes más simples genera cambios en la temperatura y humedad del ambiente, que a su vez pueden influir sobre la abundancia de insectos herbívoros (Murcia, 1995). Asimismo, se ha visto que la estructura vertical de la vegetación y la cobertura vegetal en el suelo pueden modificar favorablemente el microclima, que puede servir de refugio para los insectos; y que el número de bellotas representa un recurso alimenticio indispensable para el desarrollo de los insectos consumidores de semillas (Tschardtke y Brandl, 2004; Östergård y Ehrlén, 2005).

El área de exposición al hábitat agrícola se midió utilizando una brújula para determinar los grados de exposición de cada árbol a los campos agrícolas. La estructura vertical de la vegetación alrededor del tronco de cada árbol se midió utilizando una manta de 2.5 m x 0.5 m dividida en cinco partes de 0.5 x 0.5 m cada una (Zuria y Gates, 2006) (Figura 3). Para determinar la estructura vertical de la vegetación alrededor del tronco, la manta se colocó a una distancia de 1.5 m del tronco y desde una distancia de 5 m en dirección al tronco, se midió el porcentaje de vegetación que cubría cada una de las cinco partes de la manta en

seis puntos tomados al azar, con los cuales se obtuvo un promedio de cada una de las cinco partes.



Figura 3. Manta de 2.5 m de alto x 0.5 m de ancho dividida en cinco partes de 0.5 x 0.5 m cada una utilizada para medir la estructura vertical de la vegetación alrededor del tronco de cada árbol.

Para medir la cobertura vegetal en el suelo, se consideró el porcentaje cubierto por pasto y/o hierbas, arbustos, hojarasca, piedras y tierra dentro de un círculo de 1.5 m de diámetro colocado a una distancia de 1.5 m del tronco (Figura 4). Se midió la cobertura vegetal en el suelo a partir del promedio de seis puntos tomados al azar para cada árbol y se promediaron los seis puntos. La cobertura vegetal en el suelo de cada punto se determinó desde una distancia de aproximadamente 2.10 m del centro del círculo a un ángulo de 30° del suelo hacia arriba.



Figura 4. Círculo de diámetro de 1.5 m utilizado para medir la cobertura vegetal en el suelo alrededor del tronco de cada árbol.

Para obtener los datos de estructura vertical y cobertura vegetal se tomaron fotografías (como se observa en las figuras 3 y 4), las cuales fueron posteriormente analizadas en el laboratorio utilizando una gradilla con cuadros de 2 cm por 2 cm, la cual sirvió de referencia para obtener valores más precisos de las variables que se mencionaron anteriormente.

El número de bellotas por árbol se estimó utilizando dos métodos distintos para obtener resultados más confiables, ya que algunos autores cuentan las bellotas en el dosel del árbol antes de la dispersión y otros cuentan las bellotas después de que éstas caen al suelo (Koenig *et al.*, 1994; Yu *et al.*, 2003). Por lo tanto, se estimó el número de bellotas en el dosel y en el suelo. La estimación del número de bellotas y la cuantificación de la herbivoría de bellotas se realizaron para cada uno de los 27 árboles seleccionados. La estimación del número de bellotas antes de su dispersión se realizó utilizando binoculares y fue hecho por dos personas en el mes de septiembre del 2005, antes de la última colecta. Se obtuvo el promedio de los dos valores de cada persona para cada árbol. El

promedio obtenido se dividió entre el volumen del dosel para obtener el número de bellotas por metro cúbico para cada árbol. Para determinar el volumen del dosel de cada árbol se multiplicó el área del dosel (el área se obtuvo midiendo el radio del dosel) por la altura del dosel del árbol. La estimación del número de bellotas en el suelo se realizó después de la dispersión de los frutos en el mes de noviembre del 2005, mediante la selección al azar de cuatro rectángulos de 1 x 1.5 m en el suelo a los cuales se les contó el número de bellotas y el valor se extrapoló a toda el área del suelo por debajo del dosel. Se compararon los dos métodos de estimación del número de bellotas con un análisis de correlación y se encontró que los valores obtenidos están correlacionados de forma positiva y significativa ($r = 0.66$, $p < 0.05$).

IV. 3 Relación entre la estructura del paisaje y la herbivoría de bellotas

Se cuantificó la estructura del paisaje alrededor de cada uno de los 27 árboles seleccionados. Se cuantificó la estructura a seis escalas espaciales con diámetros 12.5, 25, 50, 75, 100 y 125 m (Figura 5). La estructura del paisaje fue cuantificada utilizando ortofotos digitales del área de estudio (INEGI, 1995).

La estructura del paisaje se determinó para los 27 árboles en cada una de las seis escalas cuantificando la cobertura de bosque en cada círculo utilizando (ESRI) ARC/View 3.1. La cobertura de bosque fue verificada en campo, debido a que las ortofotos digitales son de 1995. Se seleccionó la cobertura de bosque como variable independiente debido a que se ha reportado que ésta está correlacionada con la abundancia de algunas especies de insectos herbívoros y porque también se ha mostrado que es un parámetro útil para caracterizar la complejidad del paisaje debido a su estrecha relación con otras métricas del

paisaje (Steffan-Dewenter *et al.*, 2001), por lo que se consideró que puede representar un componente de la calidad del hábitat para los insectos. La razón por la cual se consideraron diferentes escalas espaciales fue para determinar a que escala responden los herbívoros a la estructura del paisaje (Roland y Taylor, 1997; Roland 2000; Steffan-Dewenter *et al.*, 2001).

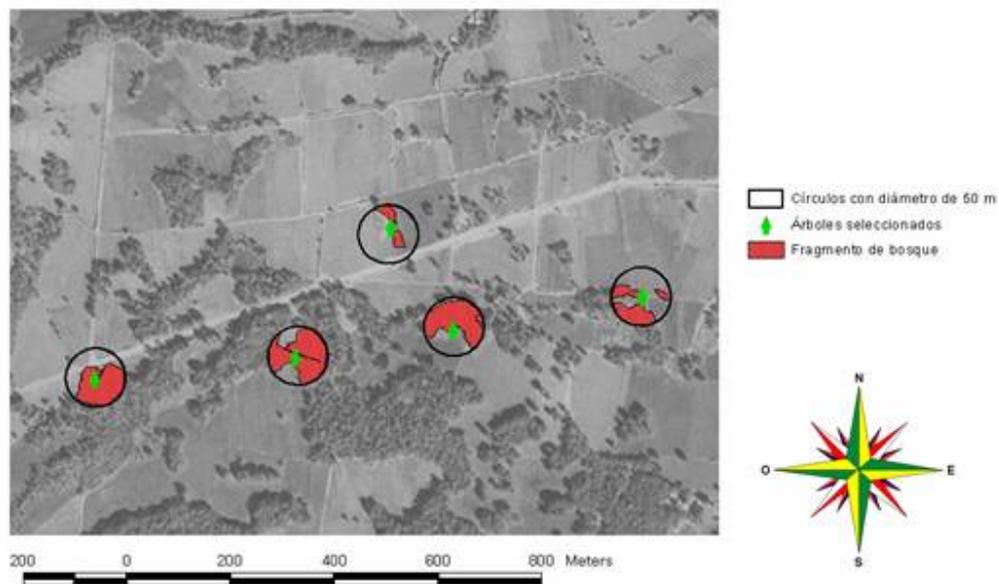


Figura 5. Ortofotografía digital del área de estudio mostrando paisajes circulares de 50 m de diámetro alrededor de algunos de los árboles seleccionados para este estudio.

IV. 4 Cuantificación de la herbivoría de bellotas e identificación taxonómica de los herbívoros

La herbivoría de bellotas se cuantificó para cada árbol dividiendo el número de bellotas con herbivoría por insectos entre el número total de bellotas colectadas. Se consideraron bellotas con herbivoría por insectos aquellas con presencia de orificios realizados por los insectos y/o por la presencia de herbívoros adultos o

larvas. Para coleccionar las bellotas se realizaron tres salidas al campo, la primera fue en el mes de julio, la segunda se realizó en el mes de agosto y la última colecta se realizó en el mes de septiembre del 2005. Las colectas de bellotas se realizaron dividiendo al árbol en tres estratos. De cada estrato (estrato inferior ($i < 3.5$ m), medio ($3.5 \leq m < 7$ m) y superior ($s \geq 7$ m)) de cada árbol (Figura 6) se tomaron seis ramas al azar de las cuales se coleccionaron 45 bellotas en total, utilizando una garrocha de 10 m y en algunos casos subiendo al árbol y coleccionando con las manos. Las bellotas coleccionadas se colocaron en bolsas y botes etiquetados.



Figura 6. Representación gráfica de uno de los árboles seleccionados dividido en tres estratos: estrato inferior ($i < 3.5$ m), medio ($3.5 \leq m < 7$ m) y superior (≥ 7 m).

Cada bellota coleccionada se colocó en un bote de plástico y se marcó con el número de árbol del que se obtuvo. Cada bote se inspeccionó cuidadosamente cada tercer día para verificar la emergencia de algún herbívoro y también para

evitar el consumo por parte de los hongos que pudieran afectar a la bellota. Los herbívoros que emergieron de las semillas fueron colocados en viales con alcohol al 70%. En los casos en que emergieran larvas de insectos de las bellotas, éstas se colocaron en frascos con 20 gr. de tierra esterilizada y 10 mililitros de agua destilada para que pudieran pupar. En los casos en los que no emergieron herbívoros de la bellota, éstas fueron disectadas para verificar la ausencia o presencia de herbívoros con ayuda de un microscopio de disección. Asimismo se observó si las bellotas presentaban algún orificio por el que hubiera emergido algún insecto antes de ser colectadas. Los herbívoros adultos que emergieron de las bellotas se montaron en seco y se colocaron en cajas entomológicas; posteriormente fueron identificados a nivel de orden y morfoespecie, y cuando fue posible, a nivel de familia.

La identificación taxonómica de los insectos se realizó utilizando las claves de White (1983); Borror *et al.* (1992); Solís (1999); Arnet *et al.* (2002) y Burgos-Solorio y Anaya-Rosales (2004), y con la ayuda del Dr. Juan. Márquez Luna del Laboratorio de Sistemática Animal, Centro de Investigaciones Biológicas (CIB) de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAEH). Los ejemplares fueron colocados en cajas entomológicas y se donó parte del material biológico colectado a la Colección de Insectos del CIB- UAEH.

IV. 5 Análisis de datos

Para evitar el error de mezclar diferentes escalas espaciales dentro del mismo análisis (Wiens, 1989; Morrison *et al.*, 1998; Zuria, 2003), las variables a escala local se analizaron de manera independiente de las variables a escala del

paisaje. De igual manera, las coberturas de bosque obtenidas de los seis tamaños de círculos se analizaron de manera independiente.

Se utilizó un análisis de regresión lineal múltiple (Kleinbaum *et al.*, 1998) para analizar la relación entre el porcentaje (proporción) de herbivoría de bellotas y las variables independientes de la escala local (el área de exposición al hábitat agrícola, la estructura vertical de la vegetación alrededor del tronco y la cobertura vegetal en el suelo). Como variable dependiente se utilizó el porcentaje de herbivoría causada por el conjunto de especies de insectos herbívoros y no aquella producida por cada especie de insecto debido a que en muchos casos el herbívoro ya había emergido de la bellota colectada y no fue posible determinar la especie que había generado el daño. El objetivo principal fue identificar el subconjunto de variables independientes que explicaban una proporción importante de la variación en los porcentajes de herbivoría. Los modelos finales fueron construidos utilizando la técnica de eliminación de variables “stepwise” (Kleinbaum *et al.*, 1998). Para evitar el problema de multicolinealidad (Kleinbaum *et al.*, 1998), se construyeron matrices de correlación para identificar las variables independientes correlacionadas, con lo cual se evitó incluir variables correlacionadas dentro del mismo modelo. Se analizaron los residuales de los modelos finales para revisar que los datos cumplieran con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas (Kleinbaum *et al.*, 1998). En caso de que no se cumplieran, los datos de porcentaje (proporción) de herbivoría se transformaron utilizando el arcoseno de la raíz cuadrada del dato (Sokal y Rohlf, 1995). Todos los análisis se hicieron utilizando el paquete estadístico SAS (versión 6.0, SAS Institute Inc. 1999).

Se utilizaron análisis de regresión lineal simple para analizar los posibles efectos de la estructura del paisaje sobre el porcentaje (proporción) de herbivoría de bellotas en cada una de las seis escalas espaciales. Para examinar la interacción entre los insectos herbívoros y las variables de los árboles a las diferentes escalas espaciales, se graficaron los coeficientes de correlación obtenidos de los análisis de regresión lineal simple en cada una de las diferentes escalas espaciales.

V. RESULTADOS

V.1 Herbivoría de bellotas de *Quercus crassipes* y su relación con algunas variables del hábitat a escala local

Al analizar las matrices de correlación para identificar las variables independientes correlacionadas, se encontró una correlación significativa entre el área de exposición de los árboles a los campos agrícolas y el número de bellotas en el dosel, por lo que se realizó una regresión múltiple con cada una de estas variables y las demás variables de la escala local que no estuvieran correlacionados (i.e., la estructura vertical de la vegetación alrededor y el porcentaje cubierto por pasto y/o hierbas, arbustos, hojarasca, piedras y tierra).

El porcentaje de herbivoría de bellotas en los 27 árboles analizados varió entre 6 y 83 por ciento, y el promedio de todos los árboles fue de $30 \pm 3 \%$ (error estándar). Se encontró que el porcentaje de herbivoría aumenta a medida que aumenta el área de exposición a los campos agrícolas (Figura 7A) y el modelo de regresión final estuvo constituido únicamente por esta variable ($\arcsen\sqrt{y} = 0.4384 + 0.0007x$, $r^2 = 0.3088$, $n = 27$, $F = 11.17$, $P = 0.0026$). También se encontró que el porcentaje de herbivoría aumenta a medida que aumenta el número de bellotas en el dosel (Figura 7B) y el modelo de regresión estuvo constituido únicamente por esta variable ($\arcsen\sqrt{y} = 0.4733 + 1.1404x$, $r^2 = 0.2539$, $n = 27$, $F = 8.51$, $P = 0.0074$).

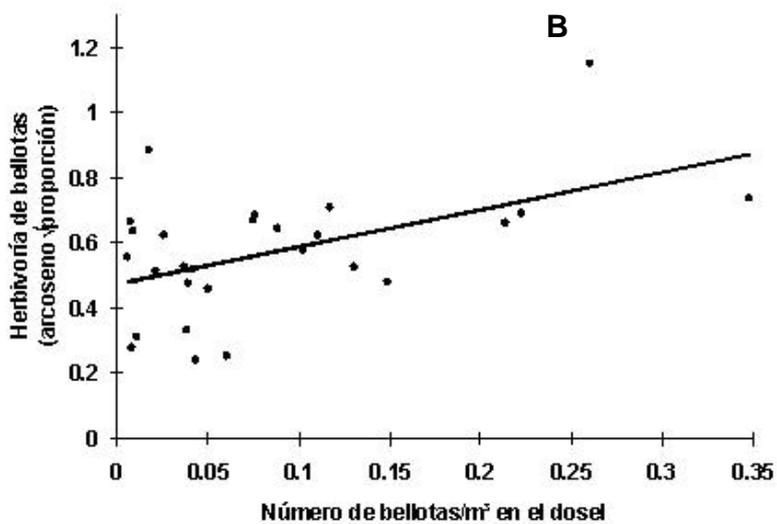
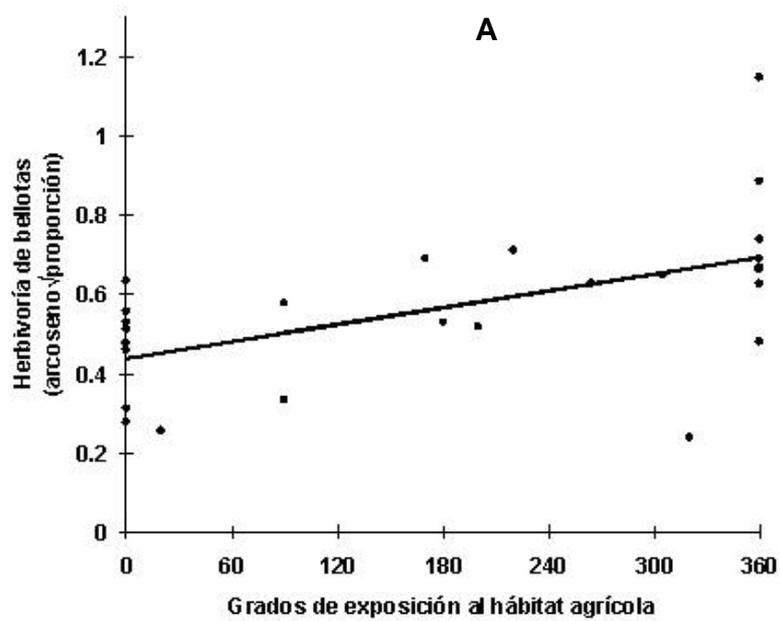


Figura 7. A) Relación entre el grado de exposición al hábitat agrícola (grados) y la proporción de herbivoría de bellotas en los 27 árboles analizados: $\text{arcoseno } \sqrt{y} = 0.4384 + 0.0007x$, $r^2 = 0.3088$, $P = 0.0026$. B) Relación entre el número de bellotas/m³ en el dosel y la proporción de herbivoría de bellotas en los 27 árboles analizados: $\text{arcoseno } \sqrt{y} = 0.4733 + 1.1404x$, $r^2 = 0.2539$, $P = 0.0074$.

V. 2 Relación entre la estructura del paisaje y la herbivoría de bellotas

Se encontró que la proporción (porcentaje) de herbivoría aumenta significativamente conforme disminuye la cobertura de bosque únicamente para los paisajes de 12.5 m de diámetro ($\arcsen\sqrt{y} = 0.7267 - 0.0007x$, $r^2 = 0.2495$, $n = 27$, $P = 0.0079$) (Figura 8), aunque esta relación fue marginalmente significativa para los paisajes de 25 m de diámetro ($\arcsen\sqrt{y} = 0.6638 - 0.0001x$, $r^2 = 0.1061$, $n = 27$, $F = , 8.31$, $P = 0.0972$) (Cuadro 1).

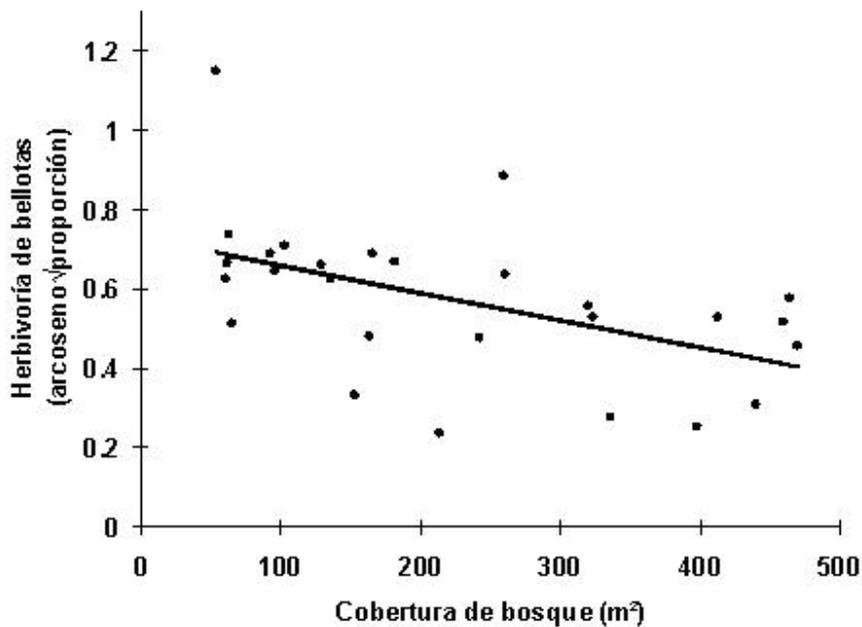


Figura 8. Relación entre la cobertura de bosque (metros cuadrados) y la proporción de herbivoría de bellotas en paisajes de 12.5 m diámetro en los 27 árboles analizados: $\arcsen\sqrt{y} = 0.7267 - 0.0007x$, $r^2 = 0.2495$, $P = 0.0079$.

Escala espacial analizada (m)	r ²	Coefficiente de correlación	P
12.5	0.2495	0.4995	0.0079
25	0.1061	0.3258	0.0972
50	0.0917	0.3029	0.1246
75	0.0916	0.3017	0.1248
100	0.0724	0.2691	0.1746
125	0.0228	0.1519	0.4523

Cuadro 1. Resultados de las regresiones lineales simples entre la cobertura de bosque y el porcentaje de herbivoría en las diferentes escalas espaciales analizadas.

En la figura 9 se presenta una gráfica para mostrar cómo disminuye la magnitud de la correlación entre el porcentaje de herbivoría y la cobertura de bosque conforme aumenta el tamaño de la escala (los valores del coeficiente de correlación son los que se muestran en el Cuadro 1).

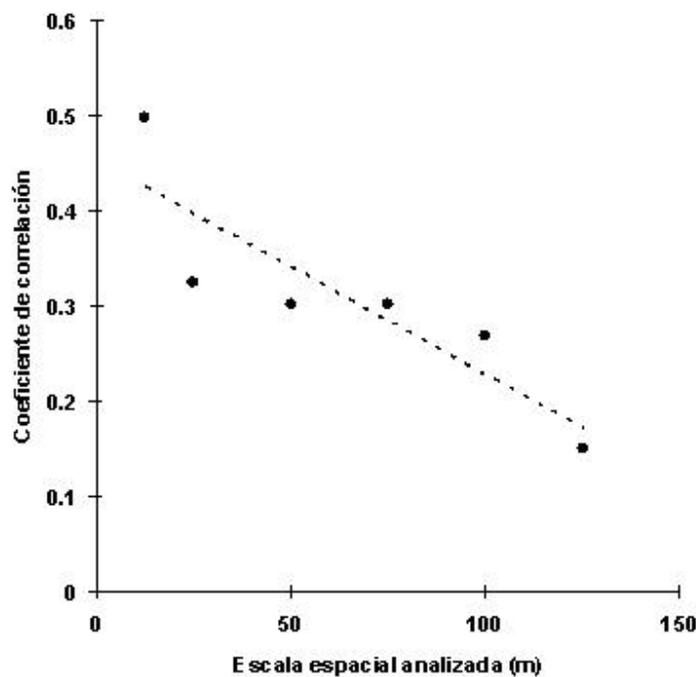


Figura 9. Coeficientes de correlación en seis escalas espaciales analizadas (con diámetros de 12.5, 25, 50, 75, 100 y 125 m) alrededor de cada árbol. Cada punto representa el resultado de una regresión lineal entre la proporción de herbivoría de bellotas y la cobertura de bosque a la escala espacial analizada. La línea se ajustó con una regresión lineal para mostrar cómo va disminuyendo el coeficiente de correlación conforme aumenta la escala espacial.

V. 3 Determinación taxonómica de los herbívoros

De los 150 individuos que emergieron de las bellotas, 119 individuos (79%) pertenecen a nueve morfoespecies de la familia Cynipidae, orden Hymenoptera (Figura 10), 16 individuos (10%) pertenecen al orden Coleoptera de la familia Curculionidae, subfamilia Scolytinae (Figura 11) (de la cual sólo se identificó una morfoespecie), 12 individuos (8%) de una morfoespecies de la familia Bostrichidae (Orden Coleoptera), un individuo (0.6%) de la familia Chrysomelidae, (Orden Coleoptera), un individuo (0.6%) del género *Lutrochus* que pertenece a la familia Lutrochidae (Orden Coleoptera) y un individuo (0.6%) pertenece al orden Lepidóptera (Figura 12).



Figura 10. Cinípido emergiendo de una bellota de *Quercus crassipes*



Figura 11. Coleóptero de la familia Curculionidae subfamilia Scolytinae, sobre una bellota de *Quercus crassipes*



Figura 12. Individuo del orden Lepidoptera que emergió de una bellota de *Quercus crassipes*

V. DISCUSIÓN

V. I Escala local

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que, a escala local, el porcentaje de herbivoría de bellotas de los árboles de *Quercus crassipes* estuvo relacionado positivamente con el grado de exposición de los árboles a campos agrícolas y con el número de bellotas en el dosel.

Existen varias explicaciones de por qué la herbivoría pudo haber aumentado en los árboles más expuestos a los campos de cultivo. Una posibilidad es a través del efecto directo de las condiciones ambientales presentes en los campos agrícolas sobre los organismos involucrados (Murcia, 1995). Se ha reportado que tanto la radiación solar como la temperatura ambiental son mayores en los campos agrícolas que en el interior de los bosques templados (Murcia 1995; Morecroft *et al.*, 1998; Zheng *et al.*, 2000), incluido el sitio de estudio en donde se realizó este trabajo (Hernández-Hernández, 2006). También se ha visto que la mayor radiación solar presente en los campos de cultivo comparada con el interior del bosque genera un ascenso en la temperatura ambiental en los árboles expuestos a los bordes (Murcia 1995), y que un aumento en la temperatura ambiental puede influir positivamente sobre la producción de huevos en algunas especies de insectos herbívoros (Fleury y Galetti, 2004). De manera similar, un aumento en la temperatura ambiental también puede incrementar la eficiencia de forrajeo y la tasa de oviposición de algunas especies de insectos herbívoros (Schultz, 1998; Fleury y Galetti, 2004). El aumento de la temperatura ambiental en los árboles más expuestos a los campos agrícolas también pudo haber influido positivamente sobre el desarrollo de los insectos que consumieron las bellotas de *Q. crassipes* en este estudio, ya

que se sabe que el desarrollo óptimo de muchas especies de insectos herbívoros depende de temperaturas relativamente elevadas (Chown y Nicolson, 2004). Lo anterior sugiere que en este trabajo, el microclima fue un factor directo que influyó positivamente sobre el porcentaje de herbivoría que se registró en los árboles (Shrewsbury y Raupp, 2000; Elzinga *et al.*, 2005; Castellanos *et al.*, 2006).

En algunos estudios se ha visto que la herbivoría aumenta en los árboles que se encuentran en el interior del bosque debido a que el microclima es más favorable para los insectos herbívoros, ya que éstos encuentran una mayor humedad relativa que favorece su sobrevivencia (Didham *et al.*, 1996; Shrewsbury y Raupp, 2000; Calyecac-Cortero *et al.*, 2004 y Tschardtke *et al.*, 2005). Estos resultados parecen contrastar con los reportados en este trabajo; sin embargo, es probable que las herbáceas y arbustos presentes a escala local hayan sido suficientes para proveer a los insectos que consumieron las bellotas de *Q. crassipes* de un microclima adecuado (ninguno de los 27 árboles presentó una cobertura vegetal de suelo de cero por ciento).

La herbivoría también pudo haber aumentado en los árboles más expuestos a los campos agrícolas debido al efecto indirecto de las condiciones presentes en los campos agrícolas sobre los insectos que consumieron las bellotas. Por ejemplo, es muy probable que los herbívoros hayan respondido positivamente a la abundancia de su alimento (i.e., las bellotas) como ha sido reportado en muchos estudios (Bach 1988; Gripenberg y Rosling, 2005; Östergård y Ehrlén, 2005), y que el mayor número de bellotas en los árboles más expuestos se haya debido a la influencia de algunos factores presentes en los campos de cultivo. Tanto el aumento en la temperatura ambiental como los fertilizantes que utilizan los agricultores en el sitio de trabajo (E. Jiménez Muñoz,

observación personal) pudieron haber influido positivamente sobre la producción de bellotas en los árboles más expuestos ya que la producción de bellotas de algunas especies de *Quercus* está correlacionada positivamente con la temperatura (Sharp y Vance 1967; Koenig *et al.*, 1996) y con la cantidad de fertilizantes (Wolgast y Stout, 1977).

Los árboles más expuestos a los campos de cultivo también pudieron haber tenido bellotas más nutritivas para los insectos, lo cual podría aumentar la herbivoría. Fortin y Mauffette (2001) y Hunter *et al.* (2002) reportan que los árboles que se encuentran cerca de los campos agrícolas son más consumidos por algunas especies de orugas debido a que producen mayores concentraciones de nitrógeno y azúcares solubles, aparentemente como consecuencia de la radiación solar. De manera similar, los árboles menos expuestos pudieron haber tenido bellotas menos palatables y ser menos consumidas. Dudt y Shure, (1994) han encontrado que los árboles que se encuentran en el interior del bosque producen mayor concentración de compuestos fenólicos que los árboles en los bordes debido a la sombra generada por el dosel de los árboles circundantes, los cuales reducen la palatabilidad del árbol para los insectos.

V.II Escala de paisaje

A escala del paisaje, los resultados obtenidos en este trabajo muestran que el porcentaje de herbivoría de bellotas estuvo correlacionado negativamente con la cobertura de bosque a escalas pequeñas. Es decir, el aumento de la herbivoría de bellotas en *Q. crassipes* pudo ser explicado por la disminución de la cobertura de bosque únicamente a escalas espaciales menores de 25 m de diámetro. En los trabajos en los que se ha estudiado la forma en que la herbivoría es afectada por el arreglo espacial de los elementos del hábitat a diferentes escalas espaciales, se ha encontrado que las especies de insectos con poca capacidad de movimiento responden a escalas pequeñas, mientras que las que responden a escalas mayores, tienen mayor capacidad de movimiento (Roland y Philip, 2000; Steffan-Dewenter *et al.*, 2001; Thies *et al.*, 2003). Estos resultados sugieren que los herbívoros que consumieron las bellotas de *Q. crassipes* en el presente trabajo son especies que se mueven en distancias pequeñas o que tienen intervalos de forrajeo pequeños. También se ha visto que algunas especies de insectos con pesos corporales menores que 50 mg tienen intervalos de capacidad de movimiento pequeños y su distancia de vuelo es restringida a áreas cortas y responden a escalas menores a los 50 m (Roland, 2000; Calyecac-Cortero *et al.*, 2004). Debido a que los insectos herbívoros más abundantes que emergieron de las bellotas de *Q. crassipes* tenían pesos menores que un miligramo, esto también sugiere que el desplazamiento de los herbívoros en este estudio es limitado y por lo tanto se quedan en los árboles más aislados provocando mayor herbivoría en las bellotas de estos árboles.

La fragmentación del bosque en el que se realizó el estudio pudo también haber creado barreras para la dispersión de los insectos y que el grado de

aislamiento en el que se encuentran los árboles más expuestos, es decir, los árboles completamente expuestos a los campos de cultivo, haya limitado la capacidad de movimiento de los insectos a otros árboles (Tscharntke y Brandl, 2004).

Se ha reportado que la abundancia de insectos herbívoros aumenta cerca de los campos agrícolas debido a que se elimina la maleza y otras plantas naturales que pueden albergar y proveer de néctar a los parasitoides (Elzinga *et al.*, 2005; Tscharntke *et al.*, 2005; García, 2006); por lo tanto, la depredación es un factor que también pudo haber contribuido a que en los paisajes con menor cobertura de bosque se haya registrado mayor herbivoría.

En este trabajo se encontró una correlación positiva entre el grado de exposición de los árboles de *Q. crassipes* y el número de bellotas en el dosel. También se encontró que los árboles con mayor número de bellotas fueron aquellos que estaban completamente rodeados de campos de cultivo, es decir, estaban "aislados" de otros árboles. Este resultado contrasta con algunos trabajos en los que se ha encontrado que los árboles aislados presentan un menor número de frutos (Aizen y Feinsinger, 1994). Por ejemplo, O'Connell *et al.* (2006), quienes trabajaron en bosques templados con árboles polinizados por viento como es el caso de *Quercus*, encontraron que los árboles aislados producen menos semillas debido a que el polen de otros árboles no alcanza a llegar y polinizarlos. Las diferencias entre los resultados reportados por O'Connell *et al.* (2006) y los encontrados en el presente trabajo, probablemente se deben a que los árboles de *Q. crassipes* no estaban tan lejos de las fuentes de polen o a que el polen de *Q. crassipes* viaja distancias mayores. En general, el efecto del

aislamiento depende tanto del efecto de la matriz sobre la dispersión como de la capacidad de movimiento de los gametos (Primack *et al.*, 2001).

Los resultados encontrados en este trabajo que muestran que el 79% de los herbívoros fueron himenópteros de la familia Cynipidae concuerdan con los resultados reportados por Bellocq *et al.*, (2005), quienes encontraron que los cynipidos son el grupo de insectos que consumen un mayor número de bellotas de árboles de *Quercus*.

Aún falta por determinar si los herbívoros afectan negativamente la germinación de las bellotas para poder determinar el efecto de la herbivoría en el establecimiento de plántulas de *Q. crassipes* en el bosque fragmentado en el que se realizó este estudio, ya que los herbívoros de semillas no siempre tiene consecuencias negativas sobre la germinación (Takakura, 2002).

VI. CONCLUSIONES

A escala local, el porcentaje de herbivoría de bellotas de *Quercus crassipes* está correlacionado de manera positiva con el área de exposición a los campos agrícolas y con el número de bellotas en el dosel.

A escala de paisaje, el porcentaje de herbivoría está correlacionado negativamente con la cobertura de bosque únicamente para los paisajes de 12.5 m de diámetro, pero no para los paisajes de 25, 75, 100 y 125 m.

El 79% de los insectos herbívoros clasificados taxonómicamente pertenecen a nueve morfoespecies del orden Hymenoptera de la familia Cynipidae.

VII. LITERATURA CITADA:

Aizen, M. A. y Feinsinger, P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco Dry forest, Argentina. *Ecology*, 75: 330 – 351.

Arnet, R. H., Thomas, M. C., Skelley, P. E. y Howard, J. 2002. American beetles polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. Volumen 2. CRC Press. Florida. E. U. A. 861 pp.

Bach, C. E. 1988. Effects of host plant size on herbivory density: patterns. *Ecology*, 69: 1090 - 1102.

Bacon, J. R. 1977. Los encinos: Importantes Elementos de la Biodiversidad Latinoamericana. Universidad Juárez del estado de Durango. <http://jrbacon.hometstead.com/jeff.html>.

Belloq, M. I., Jones, C. , Dey, D. C. y Turgeon. 2003. Does the shelterwood method to regenerate oak forests affect acorn production and predation? *Forest Ecology and Management*, 205: 311 – 323.

Bonal, R. y Muñoz, A. 2007. Multi-trophic effects of ungulate intraguild predation on acorn weevils. *Oecologia*, 152: 1432 - 1939.

Borror, D. J., Triplehorn, C. A. y Jonson, N. F. 1992. An introduction to the study of insect. Sexta edición. Harcourt Brace College Publisher. Orlando, Florida. E. U. A. 875 pp.

Branco, M., Branco, C., Merouani, H. y Almeida M.H. 2002. Germination success, survival and seedling vigour of *Quercus suber* acorns in relation to insect damage. *Forest Ecology and management*, 166: 159 – 164.

Burgos-Solorio, A. y Anaya-Rosales, S. 2004. Los crisomélidos (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomelinae) del estado de Morelos. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 20: 39 – 66.

Calyecac-Cortero, H. G., Cibrián-Tovar, J., Bautista-Martínez, N. y López-Collado, J. 2004. Feeding, courtship and oviposition behavior of *Trichobaris championi* barber (Coleoptera: Curculionidae). *Agrociencia*, 38: 365 – 373.

Castellanos, I., Cuevas-Reyes, P., Ríos-Casanova, L., Oyama, K., y Quesada, M. 2006. Abundance of gall midges on *Poulsenia armata* (Moraceae): importance of host plant size and light environment in tropical rain forests. *Biotropica*, 38: 569 - 573.

Chacoff, N. P., Morales, J. M. y Vaquera M. P. 2004. Efectos de la fragmentación sobre la absorción y depredación de semillas en el Chaco Serrano. *Biotropica*, 36: 109 - 117.

Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado presente y futuro, Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. UNAM Agrupación Sierra Madre, S. C. México, D. F. 847 pp.

Chown, S. y Nicholson J. 2004. Insect physiological ecology: Mechanisms and patterns. Oxford University Press, Nueva York. E. U. A. 243 pp.

Chust, G., Garbin, L., y Pujade-Villar, J. 2007. Gall wasps and their parasitoids in cork oak fragmented forests. *Ecological Entomology*, 32: 82 - 91.

Denno, R. F., Finke, D. L. y Langellotto, G. A. 2005. Direct and indirect effects of vegetation structure and habitat complexity on predator-prey and predator-predator interactions. En: Barbosa, P. y Castellanos, I. (eds.). 2005. *Ecology of Predator-Prey Interactions*. Oxford University Press. Nueva York, E. U. A. 211 – 239 pp.

Didham, R. K., Ghazoul, J., Stork, N. E. y Davis, A. J. 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 255 - 260.

Dudt, J. F. y Shure, D. J. 1994. The influence of light and nutrients on foliar phenolics and insect herbivory. *Ecology*, 75: 86 - 98.

Elzinga, J. A., Turin, H., Damme, J. M. M. V. y Biere, A. 2005. Plant population size and isolation affect herbivory of *Silene latifolia* by the specialist herbivore *Hadena bicruris* and parasitism of the herbivore by parasitoids. *Oecologia*, 144: 416 – 426.

Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34: 487 - 515.

Fleury, M. y Galetti, M. 2004. Effects of microhabitat on palm seed predation in two forest fragments in southeast Brazil. *Acta Oecologica*, 26: 179 – 184.

Fortin, M. y Mauffette, Y. 2001. Forest edge effects on the biological performance of the forest tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae) in sugar maple stands. *Ecoscience*, 8: 164 - 172.

Fuch, E. J., Lobo, J. A. y Quesada, M. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns of the tropical dry forest tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology*, 17: 149 – 157.

Fukumoto, H. y Kajimura, H. 2000. Guild structures of seed insects in relation to acorn development in two oak species. *Ecological Research* 16: 145 - 155.

García, D. 2006. La escala y su importancia en el análisis espacial. *Ecosistemas*.2006/3.(URL:http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=432&Id_Categoria=1&tipo=portada).

Gómez, J. M., García, D. y Zamora, R. 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management*, 180: 125 - 134.

Gribko, L. S. 1995. The effect of acorn insects on the establishment and vigor of northern red oak seedlings in north-central West Virginia, 430-441. En: Gottschalk, K. W. y Fosbroke, S. L. C. (eds.). General Technical Report NE-197,

U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station. Radnor, Pennsylvania, E. U. A.

Gripenberg, S. y Roslin, T. 2005. Host plants as islands: Resource quality and spatial setting as determinants of insect distribution. *Annals Zoologici Fennici*, 42: 335 – 345.

Hernández-Hernández, J. J. 2006. Importancia de la temperatura ambiental y la capacidad termorregulatoria en la distribución de escarabajos carroñeros (Coleoptera: Silphidae) en un paisaje agrícola en Singuilucan, Hidalgo. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.

Hulme, P. E. y Kollmann, J. 2005. Seed predator guilds, spatial variation in post-dispersal seed predation and potential effects on plant demography: a temperate perspective. En: Forget, P. M., Lambert, J. E., Hulme, P. E. y Vander Wall, S. B (eds.). *Seed Fate: Predation, Dispersal and Seedling Establishment*. CAB International Publishing. Cambridge, E.U.A.

Hunter, M. D. 2002. Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology*, 4: 159 – 166.

INEGI. 2003. Cuaderno estadístico municipal. Singuilucan Hidalgo. Edición 2002. INEGI. México. 139 pp.

Jeanneret, Ph., Schüpbach, B., Pfiffner, L. y Walter, T. 2003. Arthropod reaction to landscape and habitat features in agricultural landscapes. *Landscape Ecology*, 18: 253 – 26.

Kleinbaum, D. G., Kupper, L. L., Muller, K. E. y Nizam, A. 1998. *Applied regression analysis and multivariable methods*. 3ra. Ed. Duxbury Press, Nueva York, E. U. A. 798 pp.

Koenig, W. D., Mumme, R. L., Carmen, W. J. y Stanback, M. T. 1994. Acorn production by oaks in central coastal California: variation within and among years. *Ecology*, 75: 99 – 109.

Koenig, W. D., Knops, J. M. H., Carmen, W. J., Stanback, M. T. y Mumme, R. L. 1996. Acorn production by oaks in central coastal California: influence of weather at three levels. *Canadian Journal of Forest Research*, 26: 1677 - 1683.

Kollmann, J. y Buschor, M. 2002. Edges effects on seed predation by rodents in deciduous forests of northern Switzerland. *Plant Ecology*, 164: 249 – 261.

López-Barrera, F. 2004. Estructura y función en bordes de bosques. *Ecosistemas* 2004/1 (URL: <http://www.aeet.org/ecosistemas/041/revision1.htm>).

Luna-José, A. D. L., Montalvo-Espinosa, L. y Rendón-Aguilar, B. 2003. Los usos no leñosos de los encinos en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 72: 107 – 117.

Manos, P. S., Doyle, J. J. y Nixon, K. C. 1999. Phylogeny, Biogeography, and processes of Molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular phylogenetics and Evolution*, 12: 333 – 349.

McGee, L. D. M. y Charles, E. 1993. Oak Regeneration: Serious problems, practical recommendations. Symposium Proceedings. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southeastern Forest Experiment. Knoxville, Tennessee, E. U. A. 319 pp.

Morecroft, M. D., Taylor, M. E., y Oliver, H. R. 1998. Air and soil microclimates of deciduous woodland compared to an open site. *Agricultural and Forest Meteorology*, 90: 141 - 156.

Morrison, M. L. Marcot, B. G. y Mannan, R. W. 1998. Wildlife-habitat relationships: concepts and applications. 2da. Ed. University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin, E. U. A. 419 pp.

Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 58 - 62.

O'Connell, L. M., Mosseler, A. y Rajora, O. P. 2006. Impact of forest fragmentation on the reproductive success of white spruce (*Picea glauca*). *Canadian Journal of Botany*, 84: 956 - 965.

Östergård, H. y Ehrlén, J. 2005. Among population variation in specialist and generalist seed predation—the importance of host plant distribution, alternative hosts and environmental variation. *Oikos*, 111: 39 - 46.

Primack, R., Rozzi, R., Feinsinger, P., Dirzo, R. y Massardo, F. 2001. *Fundamentos de conservación biológica: perspectivas latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica. México, D. F. 797 pp.

Roland, J. y Taylor, P. D. 1997. Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature*, 386: 710 – 713.

Roland, J. 2000. Landscape ecology of parasitism. En: Hochberg, M. E. e Ives, A. R. (eds). *Parasitoid population biology*. Princeton University Press. Nueva Jersey, E. U. A. 83 – 99 pp.

Romero, R. S., Rojas, Z. E. C. y Aguilar, E. M. L. 2002. El género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de México. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 89: 551 – 593.

Santos, T. y Tellería, J. L. 2006. Pérdida y fragmentación del habitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas*, 2: 3 – 12.

SAS. 1999. *SAS Procedures Guide, version 6.0, 3rd edition*. SAS Institute, Cary, Carolina del Norte, E. U. A.

Saunders, D. A., Hobbs, R. J. y Margules, C. R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A Review. *Conservation Biology*, 5: 18 – 32.

Scarlett, T. L. y Smith, K. G. 1991. Acorn preference of urban blue jays (*Cyanocitta cristata*) during fall and spring in northwestern Arkansas. *The Condor* 93: 438 - 442.

Sharp, W. M. y Vance, G. S. 1967. Flowering and fruiting in the white oaks. Pistillate flowering, acorn development, weather, and yields. *Ecology*, 48: 243 – 251.

Shrewsbury, P. M. y Raupp, M. J. 2000. Evaluation of components of vegetational texture for predicting azalea lace bug, *Stephanitis pyrioides* (Heteroptera: Tingidae), abundance in managed landscapes. *Environmental Entomology*, 29: 919 – 926.

Schultz, T. D. 1998. The utilization of patchy thermal microhabitats by the ectothermic insect predator, *Cicindela sexguttata*. *Ecological Entomology* 23: 444 - 450.

Sokal, R. R. y Rohlf, J. 1995. *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*. 3ra. Ed. W. H. Freeman and Company, Nueva York, E. U. A. 887 pp.

Solís, A. 1999. Escarabajos de Costa Rica, Beetles. Las familias más comunes. The most common familias. INBIO/NORAD. San José, Costa Rica.

Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U. y Tschardtke, T. 2001. Pollination, seed set and seed predation on a landscape scale. Proceedings of the Royal Society London Biological Sciences, 268: 1685 – 1690.

Takakura, K. 2002. The specialist seed predator *Bruchidius dorsalis* (Coleoptera: Bruchidae) plays a crucial role in the seed germination of its host plant *Gleditsia japonica* (Leguminosae). Functional Ecology, 16: 252 - 257.

Thies, C., Steffan-Dewenter, I. y Tschardtke, T. 2003. Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. Oikos, 101: 18 – 25.

Tschardtke, T. y Brandl, R. 2004. Plant-insect interactions in fragmented landscapes. Annual Review of Entomology, 49: 405 - 430.

Tschardtke, T., Rand, T. A. y Bianchi, F. J. J. A. 2005. The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop–noncrop interface. Annals Zoological Fennici, 42: 421 – 432.

Vargas, M. O. y Rangel, B. L. F. 1999. Plan de manejo forestal para bosques dominados por encino (*Quercus*, *Fagaceae*) en la Sierra de Manantlán, Jalisco-

Colima, México: Descripción de los patrones de respuesta al medio físico y biológico. CONABIO. México, D. F. 73 pp.

Verme, L. J. 1956. Acorn consumption by chipmunks and white-footed mice. *Journal of Mammalogy* 38: 129 - 132.

White, R. E. 1983. *A Field Guide to the beetles of North America*. Houghton Mifflin Company. Boca Ratón, Florida. E. U. A. 368 pp.

Wiens, J. A. 1989. *The ecology of birdcommunities*, Vol. 2. Processes and variations. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. 250 pp.

Wolgast, L. J. y Stout, B. B. 1977. Effects of age, stand density, and fertilizer application on bear oak reproduction. *The Journal of Wildlife Management*, 41 : 685 – 691.

Yu, X., Zhou, H. y Lou, T. 2003. Spatial and temporal variations in insect-infested acorn fall in a *Quercus liaotungensis* forest in Northern China. *Ecological Research*, 18: 155 – 164.

Zavala, C. F. 1995. Encinos y Robles: notas fitogeográficas. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo. México. 10 pp.

Zavala, C. F. y García, M. E. 1996. Frutos y semillas de encinos. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo. México. 51 pp.

Zavala, C. F. 2001. Introducción a la ecología de la regeneración natural de encinos. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo. México. 94 pp.

Zheng, D., Chen, J., Song, B., Xu, M., Sneed, P. y Jensen, R. 2000. Effects of silvicultural treatments on summer forest microclimate in southeastern Missouri Ozarks. *Climate Research*, 15: 45 – 59.

Zuria, I. y Gates, J. E. 2006. Vegetated field margins in Mexico: Their history, structure and function, and management. *Human Ecology* 34: 53 - 77.

Zuria, I. 2003. Birds and field margins in an agricultural landscape of Guanajuato Mexico. Ph. D. Dissertation, University of Maryland, College Park, E. U. A.