

Diversidad de lepidópteros asociados a encinares

Janeth García-Ríos¹, Velia Iris Ramos-Pérez¹ y Luis Mendoza Cuenca¹✉

¹Laboratorio de Ecología y Evolución de la Conducta, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

Resumen

Las especies del género *Quercus* forman comunidades biológicamente muy diversas por sus distintas asociaciones con otras plantas y/o animales, y tal vez el caso más importante por el número de especies involucradas es el orden Lepidoptera. Sin embargo, aun cuando se la interacción encinos-lepidópteros se ha estudiado por más de 30 años, nuestro conocimiento es apenas incipiente. La presente revisión pretende brindar una perspectiva global respecto a los patrones espacio-temporales de diversidad de lepidópteros asociados a especies del género *Quercus* y los factores bióticos/abióticos/históricos involucrados. Se revisaron trabajos publicados desde 1979 hasta el presente, tomándose en cuenta aquellos que estudiaban la diversidad de lepidópteros identificados al menos a nivel de género. Aún cuando el número de especies de *Quercus* que se han estudiado en ese contexto es muy bajo, el número de lepidópteros asociadas a encinos es muy alta y muestra patrones coincidente entre regiones biogeográficas; que corresponden con la historia evolutiva del género *Quercus*.

Palabras clave: *Quercus*, *Lepidoptera*, *Diversidad*.

Abstract

Species of the genus *Quercus* represent biological important communities because their associations with other plants and/or animals, perhaps the most by their number of species are the order Lepidoptera. However, even oak-moth interaction has been studied for more than 30 years, our knowledge are incipient. This review, tries to offer a broad perspective on the knowledge of spatial-temporal patterns of the Lepidoptera diversity associated to *Quercus* species. We reviewed published works from 1979 to the present, considering only those that identified the Lepidoptera collected at least a genus. Even *Quercus* species studied in that context are very low, the number of Lepidoptera species associated with *Quercus* species are quite impressive, showing coincident patterns between biogeographic regions; that corresponds with the evolutionary history of the genus *Quercus*.

Keywords: *Quercus*, *Lepidoptera*, *Diversity*.

Introducción

Los encinos a nivel mundial, ocurren de forma natural en bosques templados, tropicales, semitropicales y matorrales de climas secos del hemisferio norte. Algunos pocos se han desplegado incluso en los ecosistemas tropicales y semitropicales del hemisferio sur. China ha sido propuesta como el centro de origen y diversificación del género y a partir de ahí las especies del género *Quercus* se han desarrollado en dos grandes áreas de diversidad: el primero, localizado en el sureste de Asia (125 spp. aproximadas) y el segundo en América (cerca de 250 spp.), en donde se distribuyen desde Canadá hasta Colombia (Arizaga et al., 2009), cubriendo un amplio gradiente altitudinal que va desde los 0 a los 3500 msnm, aunque son más frecuentes entre los 1000 y los 3000 msnm (Rzedowski, 2006). En particular, México es considerado el centro biológico de diversidad en América. Se han reportado aproximadamente 161 especies de *Quercus* y se calcula que 109 son endémicas, siendo el país con mayor riqueza y endemismo específico para éste género (Valencia-A, 2004; Rzedowski, 2006).

Aunado a su gran diversidad y amplia distribución geográfica, los encinos llegan a ser especies dominantes en amplias zonas del planeta y junto con los bosques de pino constituyen la mayor parte de la cubierta vegetal de los bosques templados (Nixon, 1993). Desde el punto de vista ecológico, las especies del género *Quercus* forman comunidades vegetales biológicamente muy

importantes, que dependiendo de la estructura, composición y fenología de las especies, las condiciones edáficas y los regímenes de temperatura, determinan la riqueza y abundancia tanto de otras especies de plantas (e.g. epífitas y herbáceas), como de animales (e.g. vertebrados e invertebrados), que se encuentren asociados a los encinares y que los convierten en una comunidad con características únicas soportando una gran biodiversidad (Caldera, 1997; Valencia-A, 2004).

Los insectos son el grupo que realiza el mayor número de interacciones con las especies del género *Quercus*, y aunque el número preciso de insectos que interactúan con las aproximadamente 500 especies del género *Quercus* (Nixon, 1993) está lejos de ser conocido, si se considera que algunos trabajos han descrito varios centenares de artrópodos en el dosel de una especie de *Quercus* (Southwood et al., 2005), conservadoramente podría pensarse que el total de especies de insectos podría ser de varios miles interactuando con el género. Estas especies de insectos asociadas a encinos representan diversos órdenes, entre los que destacan Coleoptera, *Lepidoptera*, Hymenoptera, Psocoptera, Homoptera, Orthoptera, Diptera, Thysanoptera, Hemiptera, Acari, Collembola, Araneae, Mecoptera (Caldera, 1997; Hernández, 2010; Southwood et al., 2005; Tovar-Sánchez et al., 2013). Del total de insectos, algunos estudios sugieren que las especies de lepidópteros podrían constituir hasta el 90% de los defoliadores del género *Quercus* (Le Corff y Marquis, 1999; Tovar-Sánchez et al., 2013).

Por la importancia económica y ecológica que representan los encinares, la interacción entre las especies de *Quercus* y sus in-

✉ Autor de correspondencia: Luis Felipe Mendoza-Cuenca: lmendoza@lca.unam.mx. Laboratorio de Ecología y Evolución de la Conducta, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

sectos herbívoros ha sido un tema ampliamente estudiado desde hace más de tres décadas (Marquis y Whelan, 1994; Southwood *et al.*, 2004). Estos estudios han mostrado que la estructura de las comunidades de insectos asociados a especies del género *Quercus* está determinada tanto por factores bióticos como la fenología, la calidad nutricional y niveles de defensa en las hojas, la diversidad genética de los hospederos; y por factores abióticos como temperatura, precipitación, cantidad de luz, estacionalidad; e incluso factores asociados a la historia evolutiva de los grupos, como el aislamiento filogenético (Wang *et al.*, 2012; Barber y Marquis, 2011; Marquis y Lill, 2010; Jeffries *et al.*, 2006; Moulding y Madenjian, 1979; Pearse y Hipp, 2012; Tovar-Sánchez *et al.*, 2013; Yguel *et al.*, 2012).

Factores bióticos relacionados con la diversidad de Lepidópteros asociados a especies del género *Quercus*.

Dentro de los principales factores bióticos responsables de la diversidad de la comunidad de insectos asociados a encinos que mejor se han evaluado se encuentran la calidad y cantidad de los rasgos defensivos (i.e. químicos y físicos) de los individuos, observándose en general una relación negativa entre la diversidad de la comunidad de artrópodos y los niveles de defensa (Forkner *et al.*, 2004; Pearse y Hipp, 2012). También la importancia de la calidad de las hojas se ha descrito a mucho detalle, y ha mostrado una relación positiva de varios rasgos (e.g. porcentaje de agua y de nitrógeno) con la diversidad y desempeño de las larvas de lepidópteros (Le Corff y Marquis, 1999).

Otros factores como la fenología, edad y arquitectura de los individuos y edad de los bosques también han demostrado ser determinantes para la diversidad de la comunidad de insectos asociados a especies de encinos, sin embargo, en general éstos factores están fuertemente correlacionados con variación en la intensidad de la defensa y la calidad de los individuos (Forkner *et al.*, 2008). Respecto a la variación genética, los resultados son ambiguos, la importancia de la diversidad genética de los individuos puede ir desde efectos positivos, negativos o prácticamente nulos en la estructuración de la comunidad de insectos asociados a especies de *Quercus*, por lo que su efecto parece ser altamente dependiente del sistema, la escala y el contexto (Tack *et al.*, 2010; 2011; Tovar-Sánchez *et al.*, 2013).

Finalmente en términos del efecto de las interacciones multitróficas, algunas evidencias sugieren que las especies de insectos inductores de agallas asociadas a encinos pueden actuar como competidores superiores y reducir la diversidad de Lepidópteros especialmente al reducir la calidad de las hojas en términos de la relación C:N, particularmente cuando se encuentran en altas densidades (Prior y Hellmann, 2010). También diversas evidencias muestran que el nivel de perturbación del hábitat (e.g. edad del bosque y tamaño del parche) y el tipo de vegetación al que se encuentren asociadas las especies de encinos (e.g. matorral, tamaño del fragmento), puede afectar la diversidad de Lepidópteros (Romera *et al.*, 2002; Sei-Woong, 2008).

Factores abióticos relacionados con la diversidad de Lepidópteros asociados a especies del género *Quercus*.

En los encinos, al igual que en muchas otras especies de hospederos, se ha descrito una amplia variedad de factores abióti-

cos involucrados en los niveles de diversidad de las especies de insectos asociados. En el caso particular de la interacción entre lepidópteros y encinos, la diversidad de los primeros parece estar determinada por los factores asociados con los gradientes altitudinales y latitudinales en los que se distribuyen las especies de *Quercus*, como son temperatura, precipitación, cantidad de luz, estacionalidad; (Moulding y Madenjian, 1979; Monreal *et al.* 1992; Forkner *et al.*, 2004; 2008; Timms y Smith, 2011). En general, estos factores parecen afectar la diversidad de los Lepidópteros actuando de manera directa en la sobrevivencia, longevidad y fecundidad de las especies (e.g. temperatura) y/o de manera indirecta modificando las características de sus especies hospederas (e.g. calidad, fenología, defensa). Sin embargo, pese a todo el conocimiento acumulado en los últimos 30 años, la diversidad global de especies de Lepidópteros asociados a encinos está lejos de estar entendida. Por lo que la presente revisión pretende brindar una perspectiva amplia respecto al conocimiento de los patrones globales de diversidad de Lepidópteros asociados a especies del género *Quercus*.

Materiales y Métodos

A fin de evaluar el conocimiento contemporáneo respecto a la diversidad de lepidópteros asociados al género *Quercus* a nivel mundial (Tabla 1 y 2), realizamos búsquedas en el Web of Knowledge (www.webofknowledge.com) y en la base de datos SCOPUS (<http://www.scopus.com>) usando las palabras clave "*Lepidoptera*", "Oak" y "*Quercus*", así como en la literatura citada en los trabajos obtenidos en las búsquedas. Obtuvimos una recopilación de trabajos que abarca literatura publicada desde 1979 al 2013, y por la gran diversidad de enfoques encontrados en los estudios, se consideraron solo los trabajos que estudiaban la diversidad de lepidópteros pero que identificaban los individuos al menos al nivel de género y en los casos que reportaban otros artrópodos asociados a encinos solamente se tomó en cuenta si incluían e identificaban a los lepidópteros.

Tabla 1. Familias de Lepidópteros asociadas al género *Quercus* y el lugar donde se reportaron (Canadá, México, Estados Unidos, España, Japón, Corea, Zona Palearctica, Eslovaquia, Italia). Al final de la tabla se indica la especie de *Quercus* a la que corresponde cada número.

Familias de Lepidópteros				Paleártico					Especies de <i>Quercus</i>	
<i>Adelidae</i>							X			13, 27, 34
<i>Apatelodidae</i>			X							37
<i>Arctiidae</i>	X	X	X				X			1,2,12,13,15,16,24,27,31, 33,34,35, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 48
<i>Blastobasidae</i>	X						X			1, 13,27, 31, 34, 35, 48, 49
<i>Bucculatricidae</i>			X							1,35
<i>Citheroniidae</i>		X								2,12,15,16,24,33
<i>Coleophoridae</i>							X			13,27,34
<i>Cossidae</i>		X								2,12,15,16,24,33
<i>Ctenuchidae</i>			X							13,27,34,37
<i>Dioptidae</i>		X								2,12,15,16,24,33
<i>Drepanidae</i>			X	X	X		X			6,10,13,19,27,30,34, 37
<i>Epiplemidae</i>			X							37
<i>Erebidae</i>	X									31
<i>Eriocraniidae</i>							X			13,27,34
<i>Gelechiidae</i>	X		X	X	X		X			1,6,13,27, 31, 34, 35, 48, 50
<i>Geometridae</i>	X	X	X	X	X	X	X	X		1,2,5,6,7,10,11,12,13,14,15,16,18,19,21,22,23,24,26, 27,19,29,30,31,33,34,35,36,37, 41, 43, 48, 50
<i>Gracillariidae</i>		X	X	X			X	X		1,2,5,7,8,9,11,12,13, 14,15,16,21,22,23,24,25,26,27, 29,33,34,34,35,36,37
<i>Heliozelidae</i>							X			13,27,34
<i>Hesperiidae</i>	X		X							1,14,25,35, 38, 39, 43, 50
<i>Heterogeneidae</i>					X					6
<i>Hypsiidae</i>							X			13,27,34
<i>Incurvariidae</i>							X			13,27,34
<i>Lasiocampidae</i>	X	X	X	X	X		X			1, 2, 4, 6, 10, 12, 13, 15, 16, 17, 20, 24, 27, 30, 31, 33, 34,37, 38, 39, 44, 48
<i>Limacodidae</i>		X	X		X		X			1,4,6,13,16,17,20,27,34,35, 39
<i>Lycaenidae</i>	X		X	X	X		X	X		1, 6,13,14,10,25,27,30, 31, 34,35,
<i>Lymantriidae</i>	X	X	X	X	X		X			1, 4,6,10,13,16,17,20, 27, 31, 34,37, 48
<i>Lyonetiidae</i>							X			13,27,34
<i>Megalopygidae</i>		X	X							2,4,12,15,16,17,20, 24, 33, 39, 42, 45
<i>Micropterigidae</i>							X			13,16,17,20,27,34
<i>Mimallonidae</i>			X							14,27,34
<i>Nepticulidae</i>		X	X				X	X		1,5,7,8,9,11,13,21,22,23,26,27,29,34,35,36
<i>Noctuidae</i>	X	X	X	X	X	X	X			1,4,6,10,13,14,16,17,18,19,20,25,27,30, 31, 34,35,37, 39, 48, 50
<i>Nolidae</i>			X	X			X			1,13,27,34,35,37
<i>Notodontidae</i>	X	X	X	X	X	X	X			1,4,6,13,16,17,18,19,20,27,31,34,35,37, 38, 39, 42, 44, 46, 48, 50
<i>Nycteolidae</i>				X						16,28,27
<i>Nymphalidae</i>	X			X			X	X		13,27,31,34
<i>Oecophoridae</i>	X	X	X				X			1,4,13,20,27,28, 31, 34, 35,37, 48, 51

Familias de Lepidópteros	Paleártico								Especies de <i>Quercus</i>
<i>Olethreutidae</i>		X							2,12,15,16,24,33
<i>Phycitidae</i>				X			X		10,13,27,30,34
<i>Pieridae</i>								X	13
<i>Plutellidae</i>				X					13,37
<i>Psychidae</i>		X					X		2,12,13,15,16,24,27, 33,34
<i>Pyralidae</i>	X		X		X	X	X		1,5,6,7,11,13,21,22, 24, 26,27,29, 31, 34,35,36
<i>Pyraustidae</i>							X		13,27,34
<i>Riodinidae</i>		X							16,17,20, 38, 39, 43
<i>Saturniidae</i>	X	X	X		X		X		1, 2,3,4,6,12,13,14,15, 16,17,20,24,25,27,28,31,33,3 4,35,37, 38, 39, 42, 45, 47, 48, 49, 50, 52, 53
<i>Sphingidae</i>	X	X	X	X			X		2,12,13,15,16,24,27, 33,34,37, 48
<i>Thaumetopoeidae</i>				X			X		13,27,34,37
<i>Thyatiridae</i>			X	X	X		X		6,13,18,27,34,37
<i>Tischeriidae</i>		X	X					X	1,4,5,7,11,13,20,21, 22,23,26,27,29,32,34,35,36,37
<i>Tortricidae</i>	X	X	X	X	X		X	X	1,2,4,5,6,7,10,11,12,13,15,16,20,21,22,23, 24,26,27,28,29,30, 31,33,34,35,36,37, 48, 53
<i>Yponomeutidae</i>							X		13,27,34
<i>Zygaenidae</i>							X		13,27,34

1= <i>Q. alba</i>	19= <i>Q. mongolica</i>	37= <i>Quercus</i> sp.
2= <i>Q. canbyi</i>	20= <i>Q. obtusata</i>	38= <i>Q. arizonica</i>
3= <i>Q. candicans</i>	21= <i>Q. pedunculifolia</i>	39= <i>Q. emoryi</i>
4= <i>Q. castanea</i>	22= <i>Q. petrea</i>	40= <i>Q. gambelii</i>
5= <i>Q. cerris</i>	23= <i>Q. polycarpa</i>	41= <i>Q. hypoleucoides</i>
6= <i>Q. crispula</i>	24= <i>Q. polymorpha</i>	42= <i>Q. douglasii</i>
7= <i>Q. dalechampii</i>	25= <i>Q. prinoides</i>	43= <i>Q. dunnii</i>
8= <i>Q. depressipes</i> x <i>Q. rugosa</i>	26= <i>Q. pubescens</i>	44= <i>Q. grisea</i>
9= <i>Q. emoryi</i> x <i>Q. coccolobifolia</i>	27= <i>Q. pyrenaica</i>	45= <i>Q. oblongifolia</i>
10= <i>Q. faginea</i>	28= <i>Q. resinosa</i>	46= <i>Q. pauciloba</i>
11= <i>Q. frainetto</i>	29= <i>Q. robur</i>	47= <i>Q. turbinella</i>
12= <i>Q. fusiformes</i>	30= <i>Q. rotundifolia</i>	48= <i>Q. macrocarpa</i>

13= <i>Q. ilex</i>	31= <i>Q. rubra</i>	49= <i>Q. coccinea</i>
14= <i>Q. ilicifolia</i>	32= <i>Q. rugosa</i>	50= <i>Q. garryana</i>
15= <i>Q. laceyi</i>	33= <i>Q. rysophylla</i>	51= <i>Q. muehlenbergii</i>
16= <i>Q. laeta</i>	34= <i>Q. suber</i>	52= <i>Q. bicolor</i>
17= <i>Q. laurina</i>	35= <i>Q. velutina</i>	53= <i>Q. palustris</i>
18= <i>Q. lusitanica</i>	36= <i>Q. virgiliana</i>	

Resultados

Patrones temporales de diversidad de Lepidópteros

Por la amplitud de la búsqueda, para tratar de entender los patrones globales de diversidad de Lepidópteros asociados a encinos, categorizamos la literatura revisada en dos niveles jerárquicos de agrupación. En un primer nivel se consideró un patrón a escala espacial considerando las regiones Biogeográficas en que se encuentra la mayor diversidad del género *Quercus* (i.e. Neártica y Paleártica) y a las que corresponden más del 95% de los trabajos. El segundo nivel de análisis consideró los patrones temporales así como aquellos atribuidos por los autores a otros factores (e.g. bióticos, abióticos), incluyendo en esta categoría los trabajos en los cuales los autores no sugieren ninguna de estos factores para explicar sus resultados.

Región Neártica.

Patrones temporales

Forkner *et al.* (2008) realizaron un estudio de 1993 a 2003 sobre la alimentación de larvas encontradas en *Quercus alba* y *Quercus velutina*, en Missouri y compararon la variación en la densidad de población de orugas que se alimentan durante la primavera o en todas las temporadas. Reportan 26 familias de lepidópteros encontradas, alguna de ellas fueron: Arctiidae, Bucculatricidae, Gelechiidae, *Geometridae*, Gracillariidae, Hesperidae, Limacodidae, Nepticulidae, Noctuidae, Nolidae, Notodontidae, Oecophoridae, Pyralidae, Tischeriidae y Tortricidae. Encontraron que las especies que se alimentan durante la primavera tuvieron valores de abundancia significativamente mayores que las especies que se alimentan en el verano. También encontraron que las especies móviles presentaron un coeficiente de variación 34% más alto que las especies enrolladoras o minadoras de las hojas.

Forkner y colaboradores (2004), en Missouri en el 2001 cuantificaron la condensación de taninos foliares en el sotobosque y dosel de *Quercus alba* y *Quercus velutina*, simultáneamente con los censos de herbívoros, durante el crecimiento de las hojas. Encontraron que la abundancia total de insectos en el dosel disminuyó a mediados de verano en ambas especies de *Q. alba* y *Q. velutina* cuando la concentración de taninos era baja, sin embargo la densidad de insectos del dosel fue mayor en *Q. velutina* en mayo, pero aún más alto en *Q. alba* en agosto. La abundancia de

insectos en el sotobosque en *Q. velutina* alcanzó su punto máximo en mayo y se mantuvo baja durante el resto de la temporada dado que los niveles de taninos condensados en mayo se mantuvieron en la misma concentración a lo largo de la temporada, mientras que en *Q. alba* aumentaron linealmente durante la temporada. En general encontraron una correlación negativa entre la abundancia y riqueza de lepidópteros con la concentración de taninos en las hojas, tanto en el sotobosque como en el dosel. En general se reportaron 134 especies pertenecientes a las familias Noctuidae, Gelechiidae, Bucculatricidae, Hesperidae, Gracillariidae, Pyralidae, Nepticulidae, Tortricidae, *Geometridae*, Limacodidae, Notodontidae y Tischeriidae.

Timms y Smith (2011) estudiaron los impactos ecológicos de *Lymantria dispar* L. (*Lepidoptera*: Erebidae) en la diversidad y estructura de los ensamblajes con las larvas nativas en bosques dominados por *Quercus rubra*, en Ontario, Canadá durante los veranos de 2006 y 2007. Encontraron una gran diversidad de lepidópteros (111 especies) pertenecientes a las familias Lycaenidae, Nymphalidae, *Geometridae*, Lasiocampidae, Saturniidae, Notodontidae, Erebidae y algunas especies más sin identificar. A pesar que se tomaron en verano, la riqueza y abundancia de las especies de lepidópteros fue mayor (69 especies) en el verano temprano (mayo-junio), con respecto a las 42 especies encontradas en el verano tardío (julio-agosto).

Otros factores

Moulding y Madenjian (1979) realizaron un estudio en Nueva Jersey, el cual consistió en capturar macrolepidópteros con trampas de luz durante 5 años (1973 a 1977) en un bosque conservado de *Quercus* sp. con una edad de 250 años. Encontraron 410 especies pertenecientes a 14 familias (Noctuidae, *Geometridae*, Notodontidae, Arctiidae, Sphingidae, Lymantriidae, Lasiocampidae, Drepanidae, Thyatiridae, Saturniidae, Nolidae, Apatelodidae, Epiplemidae y Ctenuchidae). La temperatura fue el factor más importante del medio ambiente que no se pudo controlar y que afectó el tamaño de las capturas nocturnas, cayendo por debajo de los 5°C del umbral de actividad.

Dyer y colaboradores (2007) en un meta-análisis evaluaron la especificidad de larvas de lepidópteros hospedadas en ocho sitios forestales a nivel mundial: zona templada (sur de Canadá y Connecticut, EE.UU.), subtropical (sur de Arizona y el sur de Louisiana, EE.UU.) y bosques tropicales (Costa Rica, Panamá, Ecuador y Brasil) con diferentes latitudes que varían desde 15°S

a 55°N. Encontraron que las larvas de lepidópteros en zonas tropicales son más especialistas que sus homólogos en las zonas templadas. Las especies tropicales se alimentan en promedio de un número menor de especies, géneros y familias de plantas que las larvas de zonas templadas. También encontraron que la amplitud de la dieta revela que las especificidades de los hospederos de determinados linajes de herbívoros (familias o superfamilias taxonómicas) siempre fueron significativamente mayores en las zonas tropicales que en los sitios templados, pero variaron por taxón. Las larvas Papilionoidea (todas las mariposas), por ejemplo, tuvieron relativamente alta especificidad de huéspedes en

sitios templados y tropicales mientras que las larvas de *Geometridae*, *Noctuidae* y *Arctiidae* (las familias más diversas en el conjunto de datos combinados) tenían mucha mayor especificidad de huéspedes en los sitios tropicales que en los sitios templados.

Wagner y colaboradores (2003) estudiaron distintos tipos de hábitats importantes para los lepidópteros en el sur de Nueva Inglaterra y el sureste de Nueva York (comunidades naturales incluyendo *Pinus rigida* y *Quercus ilicifolia*). Encontraron en total 56 especies poco comunes de lepidópteros, de las cuales 16 especies pertenecían a 9 familias (*Noctuidae*, *Saturniidae*, *Gracillariidae*, *Mimallonidae*, *Hesperiidae*, *Geometridae*, *Lycaenidae*, *Notodontidae*, *Gelechiidae*) y se asociaban a *Q. ilicifolia*, *Q. prinoides*, *Q. velutina* entre otras especies de *Quercus*.

Hernández (2010) realizó muestreos de octubre de 2009 a octubre de 2010 en sitios que presentaban bosque de encino y colindaban con bosque de eucalipto, para la recolección, cría y posterior identificación de larvas en Puebla, México. Recolectó 27 especies distintas asociadas a *Q. castanea*, *Q. obtusata*, *Q. laeta* y en *Q. laurina*. Se identificaron 9 familias de lepidópteros: *Notodontidae*, *Lymantriidae*, *Lasiocampidae*, *Riodinidae*, *Limacodidae*, *Saturniidae*, *Megalopygidae* y *Noctuidae*, todas asociadas a encinares. Encontró que la herbivoría externa (orugas), preferentemente se distribuyen en el interior del bosque y no en el borde (colindancia con bosque de *Eucalyptus*) y sugiere que pueden presentar una especialización por el género *Quercus*.

Lill (2008) estudio la diversidad de larvas de lepidópteros en la isla Plummers en Maryland. Encontró 31 especies correspondientes a 8 familias (*Gelechiidae*, *Limacodidae*, *Lymantriidae*, *Noctuidae*, *Nolidae*, *Notodontidae*, *Oecophoridae* y *Pyrilidae*) de lepidópteros asociados a *Quercus rubra*, *Q. alba* y *Q. prinus*.

Sigmon y Lill (2013) colectaron artrópodos en EU durante 10 semanas en un estudio experimental con hojas atadas de *Fagus grandifolia* y *Quercus alba*. Encontraron 122 artrópodos para *F. grandifolia*, mientras que para *Q. alba* fueron 604 larvas, de las cuales se encontraron comúnmente más larvas de lepidópteros pertenecientes a las familias *Gelechiidae* y *Oecophoridae*.

Boecklen y Spellenberg (1990) examinaron los patrones de densidad y diversidad de especies de lepidópteros minadores de hojas e himenópteros inductores de agallas en dos robles (*Quercus* spp.) en zonas híbridas: *Quercus depressipes* x *Q. rugosa* y *Q. emoryi* x *Q. coccolobifolia*, en México. En ambos complejos de especie, los hospederos híbridos generalmente tienen densidades y diversidades de especies significativamente más bajas que los tipos parentales. Los lepidópteros encontrados fueron de dos familias: *Nepticulidae* y *Gracillariidae*.

Del Río y Mayo (1985) realizaron colectas de insectos durante 1982 sobre distintas especies de *Quercus* en la región denominada "Meseta Tarasca", Michoacán, México. Encontraron 5 órdenes diferentes asociados al género *Quercus*, siendo los lepidópteros los más representativos, pertenecientes a las familias y las especies de *Quercus* siguientes: *Oecophoridae* (*Q. obtusata*, *Q. resinosa* y *Q. castanea*), *Tischeriidae* (*Q. rugosa*, *Q. obtusata* y *Q. castanea*), *Tortricidae* (*Q. obtusata*, *Q. resinosa*, *Q. laurina*, *Q. crassipes* y *Q. castanea*) y *Saturniidae* (*Quercus* sp., *Q. resinosa* y *Q. candicans*).

Caldera (1997) realizó un estudio para ampliar el conocimiento de diferentes grupos de insectos asociados al encinar, en Nuevo León, a lo largo de la Sierra Madre Oriental, México, trabajando con las especies más abundantes de *Quercus*: *Q. polymorpha*, *Q. rysophylla*, *Q. laceyi*, *Q. canbyi*, *Q. virginiana*, *Q. virginiana* var. *fusiformes*. Recolectó 78 especies de insectos asociados a encinos, agrupados en 46 familias y 9 órdenes. Los lepidópteros fueron los más representativos, con 15 familias (*Citheroniidae*, *Dioptridae*, *Lasiocampidae*, *Saturniidae*, *Arctiidae*, *Gracillariidae*, *Tortricidae*, *Geometridae*, *Megalopygidae*, *Psychidae*, *Sphingidae*, *Cossidae*, *Olethreutidae* y 2 más sin identificar), divididas de acuerdo a la estructura o daño que presentaba el árbol.

Región Paleártica.

Patrones temporales

Monreal *et al.* (1992) colectaron larvas de especies de insectos defoliadores de *Quercus ilex*, en Albacete, España durante las primaveras de 1988 y 1990, tomando en cuenta datos de 1986 y 1987. Identificaron 37 especies de 2 órdenes distintos, siendo *Lepidoptera* el más importante, representada por 11 familias (*Noctuidae*, *Geometridae*, *Lymantriidae*, *Notodontidae*, *Lasiocampidae*, *Drepanidae*, *Tortricidae*, *Gelechiidae*, *Phycitidae*, *Plutellidae* y *Lycaenidae*). También encontraron un efecto positivo del aumento de la temperatura en la abundancia de las especies de lepidópteros.

Skuhravý y colaboradores (1998) recolectaron 78 especies de insectos asociados a 9 especies de *Quercus* (*Q. cerris*, *Q. robur*, *Q. pedunculifolia*, *Q. petraea*, *Q. dalechampii*, *Q. polycarpa*, *Q. virgiliana*, *Q. frainetto*, *Q. pubescens*) en Eslovaquia. Reportaron la presencia de 5 órdenes de insectos y un ácaro: *Hymenoptera* (41 spp.), *Lepidoptera* (16 spp.), *Diptera* (13 spp.), *Coleoptera* (2 spp.) y *Homoptera* (5 spp.), durante el periodo de 1987-1992. Se encontraron 29 especies de insectos asociadas con sólo una especie de hospedero y sólo 7 especies asociadas a las 9 especies de *Quercus*. Para *Lepidoptera* se reportan 6 familias (*Nepticulidae*, *Tischeriidae*, *Gracillariidae*, *Tortricidae*, *Pyrilidae* y *Geometridae*), todas defoliadoras de *Quercus*. Esto puede ser atribuido a la sincronía entre la emergencia de los insectos adultos y el comienzo de la producción de las hojas.

Extremera y colaboradores (2004) colectaron lepidópteros defoliadores de *Quercus rotundifolia*, *Q. faginea* y *Q. suber*, en Córdoba, España durante los meses de marzo a junio. Encontraron que la especie más atacada es *Q. rotundifolia*, con 922 larvas de 20 especies diferentes, esto puede atribuirse a que es la

especie predominante en la zona y la primera en producir hojas. Le sigue *Q. faginea*, con 68 larvas de 15 especies distintas, siendo Noctuidae la familia más representativa para ambas especies. Finalmente *Q. suber*, con 90 larvas de 13 especies diferentes, siendo la familia *Geometridae* la más representativa. Reportan 7 familias asociadas a las 3 especies de *Quercus*: Noctuidae, *Geometridae*, Phycitidae, Lasiocampidae, Tortricidae, Lycaenidae y Drepanidae.

Por otra parte, Murakami *et al.* (2005) realizaron un trabajo en Japón en un bosque decido, en el cual predominan *Quercus crispula*, *Acer mono* y *Tilia japonica*. Estudiaron la variación espacio-temporal en la diversidad y estructura del conjunto de especies de larvas de lepidópteros, junto con una investigación de las características físicas y químicas de las hojas de *Q. crispula*. Encontraron que las hojas de los árboles brotaron a principios de mayo y las perdieron a finales de octubre. La calidad de las hojas cambió significativamente desde la primavera hasta el verano. La dureza foliar y el contenido de taninos incrementaron mientras que el agua y el nitrógeno disminuyeron. Dentro de la misma temporada, la calidad de las hojas varía dependiendo de los estratos del bosque. Registraron 113 especies de larvas de lepidópteros, sin solapamiento entre la primavera (73 especies) y verano (40 especies). Las especies pertenecen a las familias: Pyralidae, Gelechiidae, Tortricidae, Drepanidae, Heterogeneidae, Limacodidae, *Geometridae*, Lasiocampidae, Notodontidae, Saturniidae, Lymantriidae, Noctuidae, Lycaenidae y Thyatiridae.

Otros factores

Kulfan y colaboradores (2006) estudiaron la comunidad de larvas de lepidópteros asociados a *Quercus cerris* durante abril-octubre de 2000-2002 en Eslovaquia, reportando una diversidad de 58 especies pertenecientes a 12 familias (Bucculatricidae, Ypsolophidae, Oecophoridae, Gellechiidae, Pyralidae, Drepanidae, Notodontidae, Lymantriidae) de las cuales *Geometridae*, Noctuidae y Tortricidae son las que presentaron mayor número de especies. La mayoría de las especies recolectadas son generalistas, aunque también se reportan 15 especies olifagas estrictas que sólo se alimentan de encinos.

Romera y colaboradores (2002) realizaron un estudio en Madrid, España sobre la diversidad de Geométridos en 4 sitios con diferente estructura vegetal describiéndolos como: encinar (dominado por *Quercus. ilex*), fresnada (dominado por *Fraxinus angustifolia*), melojar (*Q. pyrenaica*) y quejigar (*Q. faginea*). Siendo las especies del género *Quercus* el que presenta mayor asociación de Geométridos con una riqueza específica de 151 especies. Los sitios peor conservados y que han presentado un uso más intensivo son los que presentan menor abundancia, riqueza específica, densidad y diversidad, en contraste con los bosques bien conservados, que presentan valores más altos.

Fernández *et al.* (2005) efectuaron un trabajo en Madrid, España donde presentan datos de distribución sobre 85 especies de la familia Noctuidae pertenecientes a 13 subfamilias (Panttheinae, Eariinae, Cloephorinae, Sarrothripinae, Nolinae, Herminiinae, Hypeninae, Gonopterinae, Calpinae, Catocalinae, Eustrotiinae, Acontiinae y Plusiinae). Muestrearon cuatro tipos de bosques (encinar, fresnada, quejigar y melojar). Encontraron

que la mayor parte de las especies capturadas son escasas en las zonas muestreadas a pesar de ser especies asociadas a los bosques de *Quercus* por lo que sugieren que en su mayoría son especies polífagas.

Grill *et al.* (2005) investigaron la ecología del hábitat de las mariposas de Sardinia, Italia, con el objetivo de ampliar el conocimiento sobre la asociación del hábitat de especies endémicas. Los hábitats fueron 5 y son referidos a su uso de suelo; 3 de matorrales pastoreados extensivamente: arbustos bajos, pastizales con arbustos bajos y arbustos altos con hierbas y árboles; bosque protegido de *Quercus ilex*, y la tierra agrícola con *Eucalyptus*. Se registraron en total 30 especies de lepidópteros pertenecientes a 4 familias. Para el bosque de *Quercus* reportaron 14 especies pertenecientes a 3 familias (Nymphalidae, Lycaenidae y Pieridae). Se encontraron 10 especies endémicas, sugiriendo que las diferencias de temperatura entre las tierras bajas y las áreas montañosas en Sardinia son responsables de las diferencias en la riqueza de endemismo que encontraron. Éstos lepidópteros se produjeron principalmente en los tipos de uso de suelo heterogéneos.

Sei-Woong (2008) realizó estudios de diversidad y riqueza de lepidópteros, comparando tres diferentes tipos de bosque: 1) Sitios perturbados caracterizados por pinos y bosque secundario mixto (70 a 300 msnm), 2) Sitios con bosques mixtos regenerados con edad de 20 a 30 años de edad (70 a 700 msnm) y 3) Sitio nativo caracterizado por bosque dominado por *Quercus mongolica* y *Abies koreana* (1 330 a 1 350 msnm). Reporta 3 familias asociadas al bosque de *Q. mongolica*, encontrando que los sitios perturbados y regenerados no presentaron diferencias significativas en la riqueza de especies, sin embargo, el sitio nativo (*Q. mongolica* y *A. koreana*) presentó baja riqueza de especies, esto se atribuye a la elevada ubicación del sitio. Observó que los sitios perturbados favorecen a lepidópteros que se alimentan de herbáceas y malezas y los sitios no perturbados favorecen a aquellas que se alimentan de plantas leñosas, árboles o enredaderas.

Toimil y Soria (1983) realizaron un trabajo en Madrid, España para combatir plagas forestales en encinares. Se enfocaron al estudio de la fase larvaria dado que es cuando causan los daños, esto para determinar su ciclo biológico con el fin de intervenir en caso necesario si hubiera un aumento alarmante en su población. Colectaron larvas presentes en *Quercus ilex*, *Q. pyrenaica*, *Q. lusitanica* y *Acer campestre*, encontrando 5 familias: Noctuidae, Nycteolidae, Notodontidae, Thyatiridae y *Geometridae*. También hacen observaciones en el ciclo de vida de algunas especies las cuales se ven afectadas por la temperatura: cuando la temperatura es alta o baja el ciclo se adelanta o atrasa como por ejemplo en *Dycycla oo*.

Sánchez-Herrera y Soria (1987) realizaron un listado de las especies de lepidópteros más frecuentes en el territorio de Madrid, España, haciendo referencia a la riqueza de especies y a su identificación como fauna asociada, nociva o potencialmente nociva para el encinar, dado que representa la mitad de la superficie arbolada de Madrid. Reportan 90 especies diferentes pertenecientes a 15 familias: Noctuidae, Notodontidae, *Geometridae*, Lycaenidae, Phycitidae, Sphingidae, Gracillariidae, Nolidae, Nymphalidae, Plutellidae, Thaumetopoeidae, Thyatiridae, Lasiocampidae, Lymantriidae y Tortricidae (las 3 últimas considera-

das como las más dañinas para el encinar). Describen también enfermedades de origen bacteriano y una serie de métodos para combatir las plagas forestales.

Soria (1988) realizó un catálogo en base a una revisión bibliográfica de 25 años, aunque sin precisar el país de origen de los datos, reportó más de 450 especies de lepidópteros paleárticos, pertenecientes a 37 familias, asociadas al género *Quercus*, con especial interés en las encontradas sobre *Q. ilex*, *Q. suber* y *Q. pyrenaica*.

Discusión

La literatura revisada, muestra que a pesar de la gran diversidad (c.a. 500 spp) y amplia distribución de los encinos en el planeta, el número de especies de *Quercus* en las que se han estudiado la diversidad de lepidópteros es muy reducido ($n = 54$). De éstas, el mayor número de especies se han estudiado en el Neártico, siendo México el país donde se han trabajado más especies de *Quercus* (16 spp.), seguido de Estados Unidos (13 spp.), Canadá (10 spp.) mientras en la región Paleártica los países con más especies estudiadas en este aspecto son Eslovaquia (9 spp.) y España (7 spp.).

Respecto a la diversidad global de Lepidópteros asociados a encinares, los resultados reconocen aproximadamente 1000 especies descritas de lepidópteros agrupados en 53 familias, las cuales varían ampliamente en cuanto a su distribución geográfica. El 35% de las familias de lepidópteros se distribuyen exclusivamente en una región biogeográfica, y el número de familias reportadas en cada región es muy similar (Paleártica = 15; Neártica = 14). El restante 65% de las familias tiene representantes en ambas regiones geográficas e incluso en el caso de Lymantriidae está se ha reportado en todos los continentes en donde se encuentran especies de encinos. En el caso de algunos países mencionados en éste trabajo se reportan familias exclusivas para ellos, como son: Estados Unidos (4), México (4), mientras Canadá, Japón y España con una sola familia exclusiva.

Respecto a las familias de Lepidópteros (Figura 1) que tienen



Figura 1. Larvas de las familias Geometridae: a (©Jeroen Voogd), c (©Steven Daniel) y f (©Kevin Hall); y Saturniidae: b (©Greg Dwyer), d (©Shawn Hanrahan), e (©Melville Osborne), g (©Daniel Mosquin) y h (©National Park Service).

como hospederos un mayor número de especies del género *Quercus* se encuentran *Geometridae* (33 spp.), *Tortricidae* (30 spp.), *Gracillariidae* (26 spp) y *Saturniidae* (21 spp). Mientras que las especies del género *Quercus* que son hospederas del mayor número de especies de Lepidópteros son para las especies Neárticas *Quercus alba* (113 especies) y *Q. rubra* (102 especies), mientras para las especies Paleárticas *Q. cerris* (64 especies) y *Q. crispula* (45 especies) (Tabla 2).

Tabla 2. Riqueza de lepidópteros reportada para cada especie del género *Quercus* a nivel mundial. Se indica en cuantos y cuales países se ha descrito.

Especie de <i>Quercus</i>	Riqueza de Lepidópteros			País	
	Familia	Género	Especie		
<i>Q. macrocarpa</i>	10	42	48	1	Can
<i>Q. garryana</i>	7	21	22	1	Can
<i>Q. palustris</i>	2	5	6	1	Can
<i>Q. coccinea</i>	2	2	2	1	Can
<i>Q. bicolor</i>	1	1	1	1	Can
<i>Q. muehlenbergii</i>	1	1	1	1	Can
<i>Q. alba</i>	19	81	113	2	Can/EU
<i>Q. rubra</i>	16	73	102	2	Can/EU
<i>Q. velutina</i>	17	46	59	2	Can/EU
<i>Q. mongolica</i>	3-?	4	4	1	Corea
<i>Q. cerris</i>	14	51	64	1	Eslv
<i>Q. frainetto</i>	4	5	7	1	Eslv
<i>Q. polycarpa</i>	6	8	11	1	Eslv
<i>Q. petarea</i>	5	6	10	1	Eslv
<i>Q. virgiliana</i>	6	7	10	1	Eslv
<i>Q. robur</i>	3	5	9	1	Eslv
<i>Q. pedunculiflora</i>	3	3	6	1	Eslv
<i>Q. pubescens</i>	3	4	6	1	Eslv
<i>Q. faginea</i>	6	21	24	1	Esp
<i>Q. rotundifolia</i>	6	16	20	1	Esp
<i>Q. pyrenaica</i>	4	18	19	1	Esp
<i>Q. suber</i>	5	13	13	1	Esp
<i>Q. lusitanica</i>	4	8	9	1	Esp
<i>Q. ilex</i>	18	30	32	2	Esp/Ital
<i>Q. ilicifolia</i>	8	19	22	1	EU
<i>Q. emoryi</i>	10	19	20	1	EU
<i>Q. arizonica</i>	7	8	8	1	EU
<i>Q. douglasii</i>	4	7	7	1	EU
<i>Q. prinus</i>	4	6	7	1	EU
<i>Q. hypoleucoides</i>	2	4	4	1	EU
<i>Q. dunnii</i>	3	3	3	1	EU
<i>Q. oblongifolia</i>	2	3	3	1	EU
<i>Q. grisea</i>	2	2	2	1	EU
<i>Q. prinoides</i>	1	2	2	1	EU
<i>Q. turbinella</i>	1	2	2	1	EU

Especie de <i>Quercus</i>	Riqueza de Lepidópteros			País	
	Familia	Género	Especie		
<i>Q. gambelii</i>	1	1	1	1	EU
<i>Q. pauciloba</i>	1	1	1	1	EU
<i>Q. crispula</i>	13	45	45	1	Jap
<i>Q. laceyi</i>	6	4-?	4-?	1	Mex
<i>Q. polymorpha</i>	6	2-?	2-?	1	Mex
<i>Q. rysophylla</i>	4	2-?	2-?	1	Mex
<i>Q. laeta</i>	3	1-?	1?	1	Mex
<i>Q. virginiana</i> var. <i>fusififormes</i>	1	1	1?	1	Mex
<i>Q. castanea</i>	8	6	7	1	Mex
<i>Q. obtusata</i>	6	6	6	1	Mex
<i>Q. canbyi</i>	9	3	3	1	Mex
<i>Q. candicans</i>	2	3	3	1	Mex
<i>Q. resinosa</i>	3	3	3	1	Mex
<i>Q. rugosa</i>	2	3	3	1	Mex
<i>Q. crassipes</i>	1	2	2	1	Mex
<i>Q. laurina</i>	1	2	2	1	Mex
<i>Q. virginiana</i>	1	1	1	1	Mex
<i>Q. depressipes</i> x <i>Q. rugosa</i>	2			1	Mex
<i>Q. emoryi</i> x <i>Q. coccolobifolia</i>	2			1	Mex

Nuestros resultados muestran que existe una gran similitud en los patrones de Lepidópteros asociados a especies del género *Quercus* entre sus dos principales regiones geográficas de distribución a escala mundial. Las especies de ambas regiones no solo comparten la mayor parte de las familias de Lepidópteros descritas como herbívoros del género, sino que tienen números similares de familias exclusivas y riquezas de familias por especie de *Quercus*. Esto es un patrón muy interesante que parece concordar con las hipótesis filogenéticas y biogeográficas del género que proponen un origen y dispersión asiático, con una división geográfica posterior entre el Nuevo y el Viejo Mundo, pero en la que esencialmente la evolución de las especies del género ha ocurrido en las áreas que ocupan actualmente (Axelrod, 1983; Manos y Stanford, 2001).

Sin embargo, el hecho de que la mayoría de las familias de lepidópteros estén en ambas regiones biogeográficas sugiere que la similitud global en los patrones de diversidad, podrían ser también un efecto de la acción convergentes de presiones selectivas (i.e. factores bióticos y/o abióticos). Aunque la evidencia de que las especies de *Quercus* en las que se han descrito la mayor diversidad de especies de Lepidópteros coinciden con aquellas que han sido estudiadas a lo largo de todas las estaciones y en todo el rango de distribución, resalta la importancia de considerar la contribución de la fenología de los hospederos y la competencia interespecífica en la estructuración de las comunidades de Lepidópteros.

Agradecimientos

Agradecemos a la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, a la Universidad Nacional Autónoma de México y a SEMARNAT-CONACyT por la beca de licenciatura 107430, otorgada a Janeth García Ríos

Referencias

- Arizaga S, Martínez-Cruz J, Salcedo-Cabrales M, Bello-González MA. 2009.** Manual de la biodiversidad de encinos michoacanos. 144p. México.
- Axelrod DI. 1983.** Biogeography of oaks in the Arcto-Tertiary province. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 70(4):629-57
- Barber NA, Marquis RJ. 2011.** Leaf quality, predators, and stochastic processes in the assembly of a diverse herbivore community. *Ecology* 92(3):699-708
- Barber NA, Marquis RJ. 2011.** Light environment and the impacts of foliage quality on herbivorous insect attack and bird predation. *Oecologia* 166(2):401-09
- Boecklen WJ, Spellenberg R. 1990.** Structure of herbivore communities in two oak (*Quercus* spp.) hybrid zones. *Oecologia* 85:92-100
- Caldera HF. 1997.** Diagnóstico y evaluación del impacto de insectos asociados al género *Quercus* L. en la Sierra Madre Oriental, en Nuevo León, México. *Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Nuevo León.* 123p. México.
- Cornelissen T. 2011.** Climate change and its effects on terrestrial insects and herbivory patterns. *Neotrop Entomol* 40(2):155-163.
- Coscollá R. 1980.** Incidencia de los factores climatológicos en la evolución de las plagas y enfermedades de las plantas. *Bol. Serv. Plagas* 6:123-49
- Del Río AA, Mayo PA. 1985.** Entomofauna asociada a *Quercus* spp. en la meseta tarasca. *Bol. Tecn. Inst. Nac. Invest. Forest.* 124:5-16
- Dyer LA, Singer MS, Lill JT, Stireman JO, Gentry GL, Marquis RJ, Ricklefs RE, Greeney HF, Wagner DL, Morais HC, Diniz IR, Kursar TA, Coley PD. 2007.** Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* 448:696-700
- Extremera FM, Cobo A, Pérez MC, Pérez S, Vargas OE. 2004.** El complejo de lepidópteros defoliadores de *Quercus* en la provincia de Córdoba. *Bol. San. Veg, Plagas* 30:203-09
- Fernández J, Cifuentes J, Romera L, Alcobendas M, Viejo JL. 2005.** Los noctuidae en Madrid (España) I: subfamilias Pantheinae, Earriinae, Cloephorinae, Sarothripinae, Nolinae, Herminiinae, Hypheninae, Gonopterinae, Calpinae, Catocalinae, Eustrotiinae, Acontiinae y Plusiinae (*Lepidoptera*: Noctuidae). *SHILAP Revta. lepid.* 33(132):467-85
- Forkner RE, Marquis R, Lill J. 2004.** Feeny revisited: condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. *Ecological Entomology* 24:174-87
- Forkner RE, Marquis R, Lill J. 2008.** Timing is everything? Phenological synchrony and population variability in leaf-chewing herbivores of *Quercus*. *Ecological Entomology* 33:276-85
- Grill A, Knoflach B, Cleary DFR, Kati V. 2005.** Butterfly, spider, and plant communities in different land-use types in Sardinia, Italy. *Biodiversity and Conservation* 14:1281-300
- Hernández SC. 2010.** Efecto del borde en la interacción *Quercus*-her-

- bívoro en el parque estatal "Flor del bosque": una medida del estado de "salud" del bosque de encinos. Tesis de Licenciatura. *Universidad de las Américas, Puebla*. 113p. México.
- Hirao T, Murakami M, Kubota Y. 2013.** Species abundance distributions of moth and beetle assemblages in a cool-temperate deciduous forest. *Insect Conservation and Diversity* 6:494-501.
- Jeffries JM, Marquis RJ, Forkner RE. 2006.** Forest age influences oak insects herbivore community structure, richness, and density. *Ecological Applications* 16(3):901-12
- Kulfán M, Holecová M, Fagcík J. 2006.** Caterpillar (*Lepidoptera*) communities on European Turkey oak (*Quercus cerris*) in Malé Karpaty Mts (SW Slovakia). *Biología* 61(5):573-78
- Le Corff J, Marquis RJ. 1999.** Differences between understory and canopy in herbivore community composition and leaf quality for two species in Missouri. *Ecological Entomology* 24:46-58.
- Lill JT. 2008.** Caterpillar-Host plant relationships recorded from Plummers Island, Maryland (Insecta:*Lepidoptera*). *Bulletin of the Biological Society of Washington*, 15:75-79
- Manos PS, Stanford AM. 2001.** The historical biogeography of Fagaceae: tracking the tertiary history of temperate and subtropical forests of the northern hemisphere. *International Journal of Plant Sciences* 162:S77-S93
- Marquis RJ, Whelan CJ. 1994.** Insectivorous birds increase growth of White oak consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* 75(7):2007-14
- Marquis RJ, Lill JT. 2010.** Impact of plan architecture versus leaf quality on attack by leaf-tying caterpillars on five oak species. *Oecologia* 163:203-13
- Monreal JA, Salvador D, Mansilla J. 1992.** Contribución al conocimiento de los insectos defoliadores de la encina (*Q. ilex* L.), en la provincia de Albacete. *Bol.San.Veg.Plagas* 18:395-405
- Moulding JD, Madenjian JJ. 1979.** Macrolepidopteran moths light-trapped in a New Jersey oak forest (*Lepidoptera*). *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 81:135-44
- Murakami M, Yoshida K, Hara H, Toda MJ. 2005.** Spatio-temporal variation in Lepidopteran larval assemblages associated with oak, *Quercus crispula*: the importance of leaf quality. *Ecological Entomology* 30:521-31
- Nixon KC. 1993.** The genus *Quercus* in Mexico. In Biological diversity of Mexico: origins and distribution, eds. *TP Ramamoorthy, R Bye, A Lot, J Fa. pp. 447-58. New York, USA: Oxford University Press.*
- Pearse IS, Hipp AL. 2012.** Global patterns of leaf defenses in oak species. *Evolution* 66(7):2272-86.
- Pelini SL, Keppel JA, Kelley AE, Hellmann JJ. 2010.** Adaptation to host plants may prevent rapid insect responses to climate change. *Global Change Biology* 16:2923-29.
- Prior KM, Hellmann JJ. 2010.** Impact of an invasive oak gall wasp on a native butterfly: a test of plant-mediated competition. *Ecology* 91(11): 3284-93.
- Romera L, Cifuentes J, Viejo JL, Fernández J. 2002.** Los geometridos del piso supramediterráneo de la Sierra de Guadarama: estacionalidad y relación con las formaciones vegetales (Insecta: *Lepidoptera*, *Geometridae*). *Boln. Asoc. esp. Ent.* 26(1-2):145-62
- Rzedowski J. 2006.** **Vegetación de México.** 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 504p. México.
- Sánchez-Herrera F, Soria S. 1987.** La problemática del seguimiento y control de lepidópteros nocivos del encinar, especial referencia al encinar adhesionado madrileño. *Bol.San.Veg.Plagas* 13:213-24
- Sánchez-Ramos G, Dirzo R, Balcázar MA. 1999.** Especificidad y herbivoría de *Lepidoptera* sobre especies pioneras y tolerantes del bosque mesófilo de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 78:103-18.
- Sei-Woong C. 2008.** Diversity and composition of larger moths in three different forest types of Southern Korea. *Ecol Res.* 35:503-09
- Sigmon E, Lill JT. 2013.** Phenological variation in the composition of a temperate forest leaf tie community. *Environmental Entomology* 42:29-37
- Skuhrový V, Hrubík P, Skuhrová M, Pozgaj J. 1998.** Occurrence of insects associated with nine *Quercus* species (Fagaceae) in cultured plantation in southern Slovakia during 1987-1992. *J. Appl. Ent.* 122:149-55
- Soria S. 1988.** Relación de lepidópteros paleárticos defoliadores del género *Quercus* L. *Bol. San. Veg. Plagas* 14:11-26
- Southwood TRE, Wint GRW, Kennedy CEJ, Greenwood SR. 2004.** Seasonality, abundance, species richness and specificity of the phytophagous guild of insects on oak (*Quercus*) canopies. *Eur. J. Entomol.* 101:43-50.
- Southwood TRE, Wint GRW, Kennedy CEJ, Greenwood SR. 2005.** The composition of the arthropod fauna of the canopies of some species of oak (*Quercus*). *Eur. J. Entomol.* 102:65-72.
- Tack AJM, Ovaskainen O, Pulkkinen P, Roslin T. 2010.** Spatial location dominates over host plant genotype in structuring an herbivore community. *Ecology* 91(9):2660-72.
- Tack AJM, Roslin T. 2011.** The relative importance of host-plant genetic diversity in structuring the associated herbivore community. *Ecology* 92(8):1594-604.
- Timms LL, Smith SM. 2011.** Effects of gypsy moth establishment and dominance in native caterpillar communities of northern oak forest. *Can. Entomol.* 143(5):479-503.
- Toimil FJ, Soria S. 1983.** Contribución de lepidópteros del encinar. *Bol. Serv. Plagas* 9:77-107.
- Tovar-Sánchez E, Valencia-Cuevas L, Castillo-Mendoza E, Mussali-Galante P, Pérez-ruiz RV, Mendoza A. 2013.** Association between individual genetic diversity of two oak host species and canopy arthropod community structure. *Eur. J. Forest Res.* 132:165-179.
- Valencia-A S. 2004.** **Diversidad del género *Quercus*** (Fagaceae) en México. *Bol.Soc.Bot.Méx.* 75:33-53
- Wagner DL, Nelson MW, Schweitzer DF. 2003.** Shrubland *Lepidoptera* of southern New England and southeastern New York: ecology, conservation, and management. *Forest Ecology and Management* 185:95-112
- Wang HG, Marquis RJ, Baer CS. 2012.** Both host plant and ecosystem engineer identity influence leaf-tie impacts on the arthropod community of *Quercus*. *Ecology* 93(10):2186-97
- Yguel B, Bailey R, Tosh ND, Vialatte A, Vasseur C, Vitrac X, Jean F, Prinzing A. 2011.** Phytophagy on phylogenetically isolated trees: why hosts should escape their relatives. *Ecology Letters* 14:1117-24.