

Los encinos como modelo de estudio de las interacciones multitróficas antagónicas en sistemas templados

Espinoza-Olvera Norma Angélica¹, Pérez-López Griselda¹, Quesada-Béjar Venecia¹, González-Rodríguez Antonio², Maldonado-López Yurixhi², Oyama Ken³, Cuevas-Reyes Pablo¹

¹Laboratorio de Ecología de Interacciones Bióticas, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo

²Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Col. Ex-Hacienda de San José de la Huerta, Morelia, 58190, Michoacán, México

³Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Morelia, Universidad Nacional Autónoma de México

Resumen

Las comunidades naturales han sido estudiadas tradicionalmente cuantificando la abundancia y riqueza de las especies, así como la frecuencia, dominancia, ausencia o presencia de éstas, para tratar de entender la estructura de las comunidades y las interacciones entre las especies que las componen. Sin embargo, actualmente existen herramientas como el uso de modelos de redes tróficas que intentan generar una descripción funcional de la estructura de la comunidad, con base en las relaciones tróficas entre las especies y por tanto, en el flujo de energía para entender las interacciones de los organismos dentro de los sistemas ecológicos. El objetivo de este artículo fue analizar y discutir las redes tróficas de interacciones antagónicas en bosques templados utilizando como modelo a los encinos mediante el uso de herramientas como modelos de redes tróficas, para entender tanto la estructura y funcionamiento de la comunidad de insectos herbívoros y parasitoides asociados a encinos como reconocer a las redes tróficas como una herramienta robusta y completa para el estudio de las comunidades de encinos.

Palabras clave: *Redes Tróficas, Interacciones antagónicas, Encinos, bosques templados.*

Abstract

Natural communities have been studied by quantifying the abundance and species richness, the frequency, dominance, absence or presence of these, to understand the community structure, species composition and biotic interactions. However, actually there are tools such as food web models that generate a functional description of the composition and community structure based on trophic relationships between species, and therefore the energy flow to understand the biotic interactions within ecological systems. The aim of this paper was to analyze and discuss the antagonistic food webs in temperate forests using as a model the oaks to understand both the structure and function of the community of herbivorous insects and parasitoids associated with oaks, and recognize food webs as a robust and comprehensive tool for the study of communities of *Quercus*.

Keywords: *Food webs, Antagonistic interactions, Quercus, Temperate forests*

Introducción

Las redes tróficas se definen como el flujo de energía que existe entre los diferentes niveles tróficos de las comunidades biológicas (Elton, 1927; Lindeman, 1942), donde las especies que interactúan forman una compleja red, donde cada especie se interrelaciona con una o más especies (Waser y Ollerton, 2006 (**Figura 1**)). De tal modo, las redes tróficas proporcionan una clara descripción funcional de la estructura de la comunidad (Memmot *et al.*, 1994). Por ejemplo, Vann veen *et al.*, 2006, construyeron una red trófica en base a las interacciones que mantienen 12 especies de insectos minadores de hojas del género *Phyllonorycter* sobre cuatro especies de árboles (i.e. *Salix cinerea*, *Betula pubescens*, *Quercus robur*, *Alnus glutinosa*) y sus respectivos parasitoides (27 especies) (Rott, 2000) (**Figura 1**). Esta red mostró que la comunidad de insectos minadores de hojas presentaron un número bajo de conexiones con una especie en particular de planta, reflejando una alta especialización, mientras que los insectos parasitoides presentaron un gran número de conexiones con las distintas especies de insectos minadores de hojas reflejando una condición generalista dentro de la comunidad ya que atacan a una gran diversidad de insectos herbívoros.

Los modelos de redes tróficas constituyen un marco adecuado para estudiar la estructura de las comunidades, en donde los ecólogos concentran su atención en las conexiones tróficas entre las especies y el flujo de energía, para así entender las interacciones de los organismos dentro de los sistemas ecológicos (Karttinen y Roslin, 2012; Thompson *et al.*, 2012), debido a que las comunidades biológicas están constituidas por un conjunto de diversas especies que habitan en una localidad en particular, donde ocurren sus complejas interacciones bióticas (Rozzi, 2006). Una descripción más clara de cómo están estructuradas y organizadas las comunidades biológicas se puede visualizar y entender mediante el uso de modelos de redes tróficas (Rozzi, 2006), los cuales describen los hábitos alimenticios y las interacciones bióticas que existen entre las especies que interactúan dentro de una comunidad (McKane 2004; Bascompte y Meliá, 2005). Estos modelos de redes tróficas reflejan una diversidad de información que permiten resolver preguntas ecológicas relacionadas con la presencia o ausencia de interacciones entre las especies en las comunidades (Polis *et al.*, 1996).

Los primeros trabajos teóricos sobre redes tróficas se centran sobre el estudio de dos o más especies sin incorporar modelos

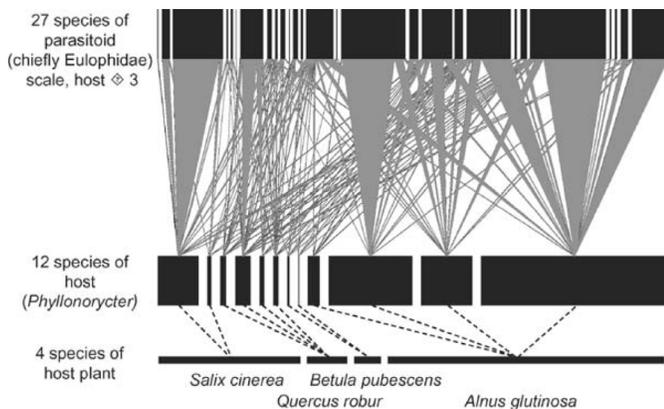


Figura 1. Red trófica que describe una comunidad de insectos minadores de hoja estrechamente relacionados (Lepidoptera: Gracillariidae) y sus parasitoides himenópteros. En general la red muestra la composición de especies presentes en la comunidad, describiendo el número y la identidad de las especies y cómo interactúan entre sí.

de la dinámica poblacional multitrófica (McKane, 2004). Particularmente, el enfoque de redes tróficas al estudio de interacciones biológicas ofrece herramientas para analizar y entender la complejidad de las interacciones y además contribuye a encontrar patrones y mecanismos involucrados para explicar dichas interacciones en las comunidades biológicas (Jordano, 2009). En las últimas dos décadas, los ecólogos han incrementado su interés sobre las interacciones multitróficas. En este contexto, las redes tróficas cuantitativas ofrecen la última resolución de interacciones tróficas para describir tanto la abundancia de cada especie como la frecuencia con la cual cada especie interactúa (Lewis *et al.*, 2002) es decir, nos muestran claramente la estructura de interacciones que ocurren en la comunidad, las relaciones entre las especies, el flujo de energía a través de los niveles tróficos y el grado de especialización de las especies. Por lo tanto, el análisis de redes tróficas ha permitido identificar tanto los patrones de estructura de los hábitats en lagos, ríos y ambientes marinos, como en sistemas terrestres (i.e. pastizales y bosques). Este conocimiento es fundamental para entender las causas y consecuencias en las interacciones ante escenarios de pérdida de especies (Schmitz *et al.*, 2007), especies invasoras (Pearson y Callaway, 2003; Lafferty y Kuris, 2009; Timms *et al.*, 2012), perturbaciones generadas por actividades antropogénicas como la fragmentación del hábitat (McCann, 2000; Kaartinen y Roslin, 2011), ayudando a comprender el funcionamiento en estos sistemas y sus efectos sobre la biodiversidad (Jordano, 2009).

Los primeros estudios ecológicos sobre redes tróficas fueron descriptivos e incluían principalmente aspectos de la historia natural de un determinado hábitat. Fue hasta finales del siglo XIX que se analizaron las matrices de relaciones de alimentación en una comunidad entre depredadores y presas utilizando representaciones de las interacciones en diagramas de redes tróficas (Figura 2) (Schmitz *et al.*, 2007). Jordano (2009) define a la red como al conjunto de dos tipos de elementos: nodos o vértices (especies) y los enlaces entre ellos. Existen diferentes tipos de redes tróficas (i.e. unipartitas, bipartitas, redes dirigidas y no dirigidas, cualitativas y cuantitativas). Las redes unipartitas, establecen que los enlaces pueden ser entre cualquiera de los nodos de la red, y las redes bipartitas ilustran las conexiones entre nodos de dos grupos distintos, de tal modo que no existen conexiones entre

nodos del mismo grupo (Borgatti y Everett, 1997; Newman *et al.*, 2006).

Las redes no dirigidas y dirigidas sólo difieren por el hecho de que estas últimas contienen información del flujo y dirección de la interacción (Jordano, 2009). Cualquiera de estas redes puede ser cuantitativa o ponderada si contiene información acerca de la intensidad de la transferencia. Se llaman redes cuantitativas porque

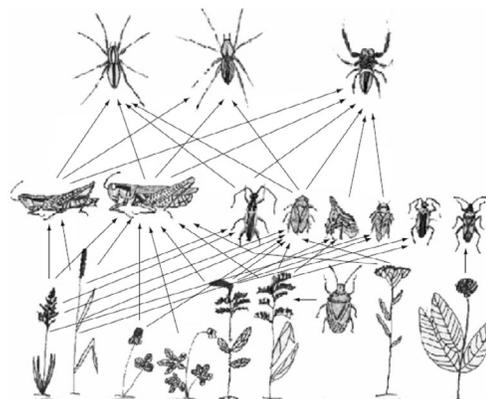


Figura 2. Diagrama de la red trófica de un ecosistema de pradera en el noreste de Connecticut, EUA. Las flechas representan la dependencia de alimentación entre especies de plantas y sus herbívoros y entre especies de herbívoros y sus depredadores carnívoros. Tomada de Schmitz *et al.* 2007.

además de poseer información de presencia o ausencia de enlaces (redes cualitativas), poseen información cuantitativa sobre la intensidad de los enlaces (Newman, 2004).

La mayoría de las redes tróficas usadas en interacciones bióticas se han encaminado en la construcción de redes tróficas particularmente cuantitativas o ponderadas (van Veen *et al.*, 2006; Novotny *et al.*, 2010; Hirao, 2008), en comparación con las redes cualitativas. Las redes tróficas cuantitativas ofrecen una descripción de la estructura de la comunidad, incluyendo datos de todos los vínculos entre los niveles tróficos y asociaciones, expresadas en términos de densidad, abundancia y riqueza de especies (Memmott *et al.*, 1994; Lewis *et al.*, 2002) (Figura 3). Mientras que las redes tróficas binarias o cualitativas incluyen información únicamente sobre la presencia o ausencia de asociaciones entre dos especies (Godfray *et al.* 1999) (Figura 4).

Van Venn *et al.* (2006) argumentaron que las redes tróficas cuantitativas pueden tanto revelar los patrones de interacciones entre especies, la intensidad de las mismas y el flujo de energía a través de los niveles tróficos de una comunidad en particular, resultando en la generación de hipótesis que pueden ser probadas utilizando diseños experimentales y de campo. Por lo tanto, se pueden considerar a las redes tróficas como mapas de rutas que ayudan a navegar a través de una multitud de líneas de dependencia entre las especies de una comunidad (Schmitz *et al.*, 2007).

Las redes tróficas cuantitativas ofrecen una excelente oportunidad para responder preguntas ecológicas que no han sido claramente resueltas usando otros métodos.

Entre estas preguntas están la evaluación de las causas que determinan la incidencia de un gran número de parasitoides sobre un hospedero, la dinámica de parasitoides, y entender factores de temporalidad y abundancia de hospederos en la interacción de parasitoides (Memmott *et al.*, 1994). Existen

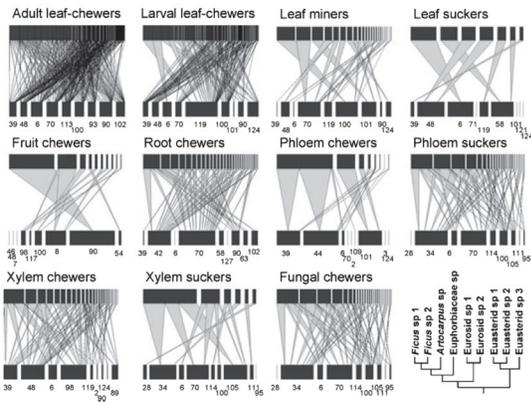


Figura 3. Red trófica cuantitativa de interacciones planta-herbívoro que incluye diferentes gremios de un grupo de nueve especies de plantas filogenéticamente relacionadas. Para cada red trófica, las barras inferiores representan la frecuencia con la que cada planta es consumida por herbívoros, las barras superiores indican la abundancia de herbívoros. La anchura de los vínculos entre los niveles tróficos es proporcional a la frecuencia de cada interacción. Los herbívoros de cada gremio fueron muestreados con el mismo esfuerzo de muestreo para todas las especies de plantas. Tomado de Novotny et al. 2010.

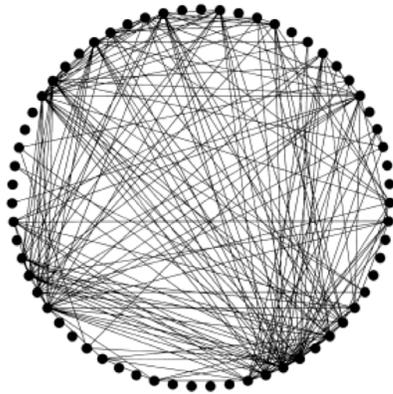


Figura 4. Red trófica cualitativa que muestra las interacciones de dos especies de parasitoides asociados a insectos minadores. Los 63 vértices dispuestos al borde del círculo representan las especies de insectos minadores, las líneas representan las interacciones de las dos especies de parasitoides que comparten hospederos. (Tomada de Godfray et al. 1999).

una variedad de índices, parámetros o medidas cuantitativas dentro de las redes tróficas que son utilizados para examinar la estructura de la red o su topología. Por ejemplo, la distribución del grado (K) en una red trófica cuantitativa es un índice que indica la forma en que se distribuyen los enlaces entre las especies o el número de interacciones por especie (Bascompte y Jordano, 2006). La conectancia es otro índice que mide la proporción de posibles enlaces dentro de la red, esto es la suma de los enlaces encontrados en la red dividido por el número total de celdas de la matriz (Dunne et al., 2002). H2 es un índice que muestra el grado de especialización de la red, donde los valores cercanos a cero indican que no existe especialización y valores cercanos a 1 indican una especialización de las interacciones encontradas en la red (Blüthgen et al., 2006). La densidad de enlaces hace referencia al número de interacciones por especie, la generalidad de una red examina por ejemplo, el número promedio de presas por especie de depredador, la vulnerabilidad evalúa el número promedio de depredadores por especie de presa (Tylianakis et al., 2007). Finalmente, el anidamiento de una red (“nestedness”)

es un índice que muestra la forma en que las interacciones se distribuyen en la red (e.g., si existen partes de la matriz de interacciones con mayor densidad de elementos) y se define como un patrón de interacciones dentro de la red que ocurre cuando las especies especialistas interactúan sólo con las generalistas, pero estas también interactúan entre ellas (Bascompte et al., 2003).

Diversos estudios han calculado distintas mediciones cuantitativas en las redes tróficas para poder comprender aún mejor la topología de la red y sus respectivos ensamblajes. Por ejemplo, Kaartinen y Roslin (2012) utilizaron diversos índices para examinar aspectos dinámicos de la red (i.e. densidad de los enlaces, generalidad, vulnerabilidad y conectancia), utilizó la densidad de los enlaces para describir el número promedio de interacciones encontradas por especie, la generalidad para describir el número promedio de especies huéspedes atacada por cada especie de parasitoide, la vulnerabilidad para examinar el número promedio de especies de parasitoides que atacan cada hospedero y utilizó la conectancia para describir la relación de los vínculos tróficos realizadas a todos los enlaces posibles dentro la red. Estos índices además de ayudar a comprender la topología de la red, es decir, la distribución de los enlaces entre los diversos niveles tróficos, ayudan a encontrar patrones generales de las interacciones entre especies de diferentes niveles tróficos.

Redes tróficas en interacciones antagonicas

Una red antagonista representa el conjunto de las interacciones tróficas entre un grupo de especies de plantas y de animales donde como resultado de la interacción le confiere efectos negativos a un grupo de especies (e.g. plantas al ser consumidas por herbívoros, herbívoros al ser consumidos por parasitoides) y efectos positivos a otro grupo (e.g. herbívoros al consumir a las plantas, parasitoides al consumir herbívoros). Esta complejidad de interacciones se puede visualizar mediante un modelo grafico de redes “bipartitas”, en donde dichas interacciones antagonicas suceden entre miembros de los dos grupos (plantas y animales), mostrando las conexiones entre nodos de grupos distintos (Borgatti y Everett, 1997; Newman et al., 2006). Por lo tanto, las redes tróficas pueden incluir diferentes gremios de insectos herbívoros que interactúan con plantas y parasitoides para explicar el tamaño, la estructura y la composición de ensamblajes de la comunidad de una especie particular de planta (Lewison, 2005). Particularmente, estas redes antagonicas, constituyen una rica fuente de información para generar y poner a prueba hipótesis sobre los procesos dinámicos de la organización de las comunidades naturales de insectos herbívoros (Morris et al., 2004). Sin embargo, la gran mayoría de estudios de redes tróficas se han enfocado en interacciones mutualistas (Jordano et al., 2003), principalmente para entender los ensamblajes de plantas y sus polinizadores (Jordano, 1987; Vázquez y Somberlo, 2002; Ollerton et al., 2003; Memmott et al., 2004; Vázquez et al., 2007), en menor grado interacciones de mutualismos defensivos como hormiga-planta (Guimaraes et al., 2006; Olesen et al., 2006; Blüthgen et al., 2007). En contraste, muy pocos estudios de redes tróficas se han enfocado en entender las interacciones antagonicas (Memmott et al., 1994; Rott y Godfray, 2000; Valladares et al., 2001; Lewis et al., 2002). Algunos estudios de interacciones antagonicas han propuesto que la competencia aparente entre especies se pueden

evaluar con redes tróficas cuantitativas (Cohen 1990; Mueller *et al.*, 1999; Rott, 2000; Hirao y Murakami 2008), así como las interacciones parasito-huésped (Lewis, 2002; Barbosa, 2007; van Veen, 2008) y también los cambios estacionales de las interacciones entre especies de una comunidad en particular (Le corff *et al.*, 2000).

Los bosques de encinos como un modelo de estudio de redes tróficas

Existen pocos estudios de redes tróficas en bosques templados, particularmente utilizando especies de encinos, a pesar de ser un género que presenta una gran distribución en casi todos los bosques templados del Hemisferio Norte, así como en algunas regiones tropicales y subtropicales del mismo, además de ser de gran interés debido a su importancia ecológica y económica (Valencia, 2004). En México, los bosques de encinos son muy importantes porque ocupan el 17% de la superficie de los sistemas forestales (Rzedowsky, 1991). Particularmente, el género *Quercus* (Fagaceae) es uno de los grupos de plantas forestales más importantes del país. Muchas de las especies del género *Quercus* presentan interacciones antagónicas muy especializadas con insectos inductores de agallas, particularmente avispas de la familia Cynipidae (Floate y Whithan, 1995). Estos insectos inductores de agallas son herbívoros reconocidos por su alto grado de especialización, ya que presentan una nutrición altamente específica, estableciendo una relación estrecha con sus plantas hospederas (Hartley y Lawton, 1992). Los estados larvarios de los insectos inductores de agallas son sésiles. La inducción de agallas en especies de encinos representa una interacción antagonista que implica costos fisiológicos para las plantas al asignar recursos para la defensa química y la formación de la agalla, además de reducir la producción de flores, inflorescencias y semillas afectando negativamente el éxito reproductivo de la planta (Ananthakishan, 1984; Parra-Tabla y Bullock, 1998). Cerca del 80% de todas las especies de insectos de la familia Cinipidae (Hymenoptera) inducen agallas sobre especies de los géneros *Quercus* y *Rose* (Harper *et al.*, 2004; Allison y Shultz, 2005). Los insectos inductores de agallas generalmente tienen comunidades cerradas que mantienen interacciones multitróficas que incluyen el insecto inductor, especies de inquilinos que generalmente viven como herbívoros en el parénquima de la agalla y especies de insectos parasitoides que se alimentan de especies de insectos inductores de agallas e inquilinos (Askew, 1961).

La variación espacial y temporal de las poblaciones de un nivel trófico puede tener efectos sobre las poblaciones de niveles tróficos superiores e inferiores (Strong 1992; Stiling y Rossi, 1997). Se ha reportado que cambios en las poblaciones de parasitoides pueden afectar tanto las poblaciones de sus insectos herbívoros, como el nivel de daño que ocasionan los herbívoros a sus plantas hospederas (Gómez y Zamora 1994). Por lo tanto, los patrones estacionales de mortalidad causados por insectos parasitoides juegan un papel importante en la incidencia temporal de herbívoros (MacGregor, 1996), que a su vez, afectan indirectamente atributos fisiológicos (i.e. defensa química, calidad nutricional) de sus plantas hospederas (Price *et al.*, 1980), es decir, fuerzas reguladoras descendentes “top-down”. Por el contrario, algunos

estudios han mostrado fuerzas ascendentes “bottom-up” donde las características de las plantas hospederas (i.e. defensa química y calidad nutricional) afectan la estructura de la comunidad de insectos inductores de agallas y sus parasitoides (Weis y Abrahamson 1988; Fritz 1995). Particularmente, Schöenrogge *et al.* (2000) reportaron cambios temporales en las redes tróficas de insectos inductores de agallas, parasitoides e inquilinos asociados a *Quercus cerris*, indicando que las redes tróficas son dinámicas temporalmente y afectadas por procesos “top down” que se refiere a los efectos de los niveles tróficos superiores (i.e. parasitoides) sobre los niveles tróficos inferiores (i.e. plantas) y procesos “bottom up” que se refieren a efectos de los niveles tróficos inferiores (i.e. plantas) sobre los niveles tróficos superiores (i.e. herbívoros y parasitoides) donde la susceptibilidad de los herbívoros al ataque de insectos parasitoides es influenciado por las características de la planta que directa e indirectamente afectan la vulnerabilidad de los herbívoros. Similarmente, Kaartinen y Roslin (2012) estudiaron una red trófica compuesta por las plantas hospederas (*Quercus robur*), los herbívoros especialistas (i.e. insectos inductores de agallas e insectos minadores de hojas) y sus enemigos naturales (i.e. avispas parasitoides e inquilinos). Estos autores encontraron que las redes tróficas locales muestran una alta consistencia entre años en términos de riqueza y abundancia de especies. Sin embargo, la composición de especies y la estructura de enlaces cualitativos de la red cambian dramáticamente entre años, una media del 44% de todas las especies presentes en una comunidad en el año 2006 ya no se detectaron en 2007, mientras que el 31% de las especies encontradas en 2007 eran nuevas en el sitio, donde el recambio de especies se distribuyen de manera desigual entre los gremios, estos autores concluyen que las características cuantitativas de la estructura de la red trófica presentan una menor variación temporal que los patrones a nivel individual de la red trófica. Hirao y Murakami (2008), construyeron cinco redes tróficas para determinar la prevalencia estacional de polillas minadoras de hojas durante un período de cinco meses (junio-octubre) para conocer la dinámica temporal sobre la estructura de la comunidad de insectos minadores de hojas sobre siete especies de árboles (*Acer mono*, *A. palmatum*, *Carpinus cordata*, *Magnolia obovata*, *M. kobus*, *Quercus crispula*, *Tilia japonica*). La red trófica mostró que los minadores de hojas fueron herbívoros especialistas mientras que la mayoría de los parasitoides fueron generalistas. Encontraron que en tres de las cinco redes, los insectos minadores de hojas dominaron sobre *Q. crispula*, y que las especies de minadores de hojas en *Q. crispula* fueron probablemente la principal fuente de ataque por parasitoides que otras especies hospederas. Concluyendo que la competencia aparente puede ocurrir más directamente sobre los árboles de encinos.

Otros estudio han mostrado la importancia de la dispersión como un factor que influye en la complejidad de la estructura de la red trófica evaluando redes tróficas en plantaciones de encinos de alta y baja conectividad (Murakami, 2008). Similarmente, Kaartinen y Roslin (2011) examinaron cómo el aislamiento de una red trófica afecta su estructura y composición, construyendo redes tróficas de herbívoros especialistas y sus enemigos naturales sobre 82 individuos de *Quercus robur*, que ocurren en diferentes

paisajes. Encontraron que las comunidades aisladas en parches de hábitats no sólo contenían pocas especies bien conectadas, sino que también difieren en su composición de especies.

Discusión y Conclusiones

Los estudios existentes en la literatura ecológica sobre las redes tróficas en encinos son escasos a pesar de que este género representa un excelente modelo de estudio para entender las interacciones multitróficas de las comunidades de insectos herbívoros, parasitoides e inquilinos debido a que presentan un micro hábitat discreto con comunidades de insectos relativamente cerradas y especializadas (Stone y Schonrogge, 2003) en comparación con otros grupos que presentan requerimientos tróficos más heterogéneos, en los cuales las interacciones con elementos externos a la micro-comunidad son más frecuentes. De tal modo, es importante estudiar este tipo de interacciones mediante el uso de redes tróficas debido que la mayoría de los estudios en interacciones antagonistas se han basado en determinar patrones generales, es decir en determinar ¿Cómo? y/o ¿Por qué? ocurren las interacciones de manera lineal entre las especies, explicando las interacciones ya sea por factores bióticos, como la arquitectura de la planta (Lawton, 1983), la edad del hospedero (Langenheim y Stubblebine, 1983), la calidad nutricional (Hartley, 1998) y compuestos secundarios (Abrahamson *et al.*, 1998) o por factores abióticos como la fertilidad del suelo (Cuevas-Reyes *et al.*, 2004b, 2011) y disponibilidad de recursos (Coley *et al.*, 1985).

Evaluar las interacciones biológicas incorporando los diferentes ensamblajes dentro de cada uno de los niveles tróficos resulta una herramienta aun más robusta para comprender la composición taxonómica y/o funcional de las plantas, los gremios de herbívoros y parasitoides en sistemas de bosques templados. Por ello estudiar las redes en sistemas templados es fundamenta y esencial ya que las redes tróficas encapsulan la composición funcional de las comunidades naturales que describen tanto el numero y la identidad de las especies presentes, como las interacciones potenciales entre los niveles tróficos (Kaartinen y Roslin, 2012), proporcionando un marco cuantitativo para combinar la ecología de comunidades que se enfoca en estudiar los patrones de riqueza y composición de la comunidad de especies, con la ecología de ecosistemas que se enfoca en estudiar el flujo de energía, permitiendo unificar el estudio de la biodiversidad y el funcionamiento del ecosistema (Thompson *et al.*, 2012).

Estudiar las interacciones bióticas en bosques de encinos particularmente la herbivoría en un marco conceptual de redes tróficas es fundamental para comprender el papel funcional de los herbívoros y los potenciales efectos en cascada dentro de las comunidades (Zangerl *et al.*, 2002) considerando que más del 15% de la productividad primaria terrestre se mueve mediante los herbívoros (Coley *et al.*, 1985) y la herbivoría representa el segundo eslabón de la cadena trófica, afectando la cantidad de energía que llegara a los niveles tróficos superiores (Cebrian, 2004). Es importante que dentro de los estudios de redes tróficas se tomen en cuenta las interacciones antagonicas de bosques de encinos debido a las consecuencias que esto podría generar entre los niveles tróficos a nivel de comunidades naturales.

Por otro lado, estudiar los bosques de encinos es de suma rel-

evancia debido a que estos bosques están bajo una fuerte presión de deforestación donde particularmente, se estima que para encinares se ha perdido hasta el 20% de su superficie a nivel nacional (Challenger, 1998). Comprender la estructura de sus redes tróficas puede ser fundamental para evaluar la biodiversidad en bosques de encinos y otras consecuencias de recientes cambios antropogénicos, tales como el cambio climático, degradación del hábitat y fragmentación (Tylianakis *et al.*, 2007; van Veen *et al.*, 2008; Memmott, 2009). Evaluar los cambios temporales y espaciales de la composición y estructura de las comunidades mediante el uso de redes tróficas es una prioridad para los estudios de la actual ecología de comunidades (Amarasekare, 2008).

Agradecimientos

Pablo Cuevas-Reyes agradece tanto al proyecto “El papel de las especies de *Quercus* en la captura de Carbono y su respuesta al Cambio Climático Global: una aproximación regional en la cuenca de Cuitzeo Clave: 0107430 Fondo Sectorial SEMAR-NAT-CONACyT cómo al proyecto “Diversidad y estructura de ensamblajes tróficos de insectos minadores, inductores de agallas y parasitoides asociados a *Quercus castanea* a lo largo de un gradiente hídrico en la Cuenca de Cuitzeo” Consejo de la Investigación Científica, UMSNH por su financiamiento.

Referencias

- Abrahamson WG, Melika G, Scrafford R, Csóka G. 1998. Gall-inducing insects insight into plant systematic relationships. *American Journal of Botany* 85: 1159-1165
- Allison SA, Schultz JC. 2005. Biochemical responses of chestnut oak to a galling cynipid. *Journal of Chemical Ecology* 31:151-166
- Amarasekare P. 2008. Spatial dynamics of food webs. *J. Anim. Ecol.* 39:479-500
- Ananthakrishnan TN. 1984. Biology of Gall Insects. New Delhi: Oxford y IBH Publishing Company.
- Ashworth L, Aguilar R, Galetto L, Aizen MA. 2004. Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation? *Journal of Ecology* 92:717-719
- Askew P. 1961. On the biology of the inhabitants of oak galls of Cynipidae (Hymenoptera) in Britain. *Transaction Society of the British Entomology* 14:237-268
- Bascompte J, Melian CJ. 2005. Simple trophic modules for complex food webs. *Ecol. Soc.* 86:2868-2873
- Bascompte JP, Jordano JM, Olesen. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science.* 312:431-433
- Blüthgen N, Menzel F, Hovestadt T, Fiala B, Blüthgen N. 2007. Specialization constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology* 17:341-346
- Borgatti, SP, Everett MG. 1997. Network analysis of 2-mode data. *Society Networks* 19: 243-269

- Cebrian J, Lartigue J. 2004.** Patterns of herbivory and decomposition in aquatic and terrestrial ecosystems. *Ecological Monographs* 74: 237–259.
- Cohen JE, Brian F, Newman CM. 1990.** Community Food Webs: Data and Theory. Springer, Berlin.
- Coley PD, Bryant JP, Chapin FS. 1985.** Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*. 230:895–899
- Cuevas-Reyes P, Quesada M, Siebe C, Oyama K. 2004.** Spatial patterns of herbivory by gall-forming insects: a test of the soil fertility hypothesis in a Mexican tropical dry forest. *Oikos*. 107:181–189
- Challenger A. 1998.** Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. *UNAM-CONABIO, México, D.F.*, 847 páginas.
- Diaz-Castelazo C, Guimaraes PR, Jordano JRP, Thompson JN, Marquis RJ, Rico-Gray V. 2010.** Changes of a mutualistic network over time: reanalysis over a 10-year period. *Ecology*. 91:793–801
- Dunne JA, Williams RJ, Martínez ND. 2002.** Food web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 99:12917–12922
- Dunne JA. 2006.** The network structure of food webs. In *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*, eds. *M Pascual, JA Dunne*. pp. 27–86, Oxford University Press
- Elton C. 1927.** Animal ecology. Macmillan, New York, New York, USA.
- Floate KD, Whitham TG. 1995.** Insect as traits in plant systematics: their use in discriminating between hybrid cottonwoods. *Canadian Journal of Botany* 73:1–13
- Frauendorf TC, Colón-Gaud C, Whiles MR, Barnum TR, Lips KR, Pringle CM, Kilham SS. 2013.** Energy flow and the trophic basis of macroinvertebrate and amphibian production in a neotropical stream food web. *Freshwater Biology* 58: 1340-1352.
- Fritz RS. 1995.** Direct and indirect effects of plant genetic variation on enemy impact. *Ecological Entomology* 20:18–26
- Gaston KJ, Blackburn TM. 2000.** Pattern and Process in Macroecology (Blackwell Science, Oxford).
- Gomez JM, Zamora R. 1994.** Top-down effects in a tri-trophic system: parasitoids enhance plant fitness. *Ecology*. 75:1023–1030.
- Guimaraes PR Jr, Rico-Gray V, Reis SF, Thompson JN. 2006.** Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 273:2041–2047
- Hartley SE. 1998.** The chemical composition of plant galls: are levels of nutrients and secondary compounds controlled by the gall-former. *Oecologia*. 113:492–501
- Hartley SE, Lawton JH. 1992.** Host-plant manipulation by gall-insects: a test of the nutrition hypothesis. *Journal of Animal Ecology* 61:113–119
- Hirao T, Murakami M. 2008.** Quantitative food webs of lepidopteran leafminers and their parasitoids in a Japanese deciduous forest. *Ecological Research* 23:159–168
- Harper LJ, Shornrogge K, Lim KY, Francis P, Lichtenstein CP. 2004.** Cynipid galls: Insect-induced modifications of plant development create novel plant organs. *Plant, Cell and Environment* 27:327–335
- Jordano P. 1987.** Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal-connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129:657–677
- Jordano P, Bascompte J, Olesen JM. 2003.** Invariant properties in co-evolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology Letters* 6:69–81
- Jordano P, Vázquez D, Bascompte J. 2009.** Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. In *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*, eds. *R Medel, MA Aizen, R Zamora. Universitaria, S.A. Santiago de Chile*. pp. 17–41
- Kaartinen R, Roslin T. 2011.** Shrinking by numbers: Habitat fragmentation alters the species composition but not the quantitative structure of local food webs. *Journal of Animal Ecology* 80:622–631
- Kaartinen R, Roslin T. 2012.** High temporal consistency in quantitative food web structure in the face of extreme species turnover. *Oikos*. 121:1771–1782
- Lafferty KD, Kuris AM. 2009.** Parasites reduce food web robustness because they are sensitive to secondary extinction as illustrated by an invasive estuarine snail. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. 364:1659–1663
- Langenheim JH, Stubblebine WH. 1983.** Variation in resin composition between parent tree and progeny in Hymenaea: Implications for herbivory in the humid tropics. *Biochemical Systematics and Ecology* 11: 97–106.
- Lawton JH. 1983.** Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 28:23–39
- Le Corff J, Marquis RJ, Whitfield JB. 2000.** Temporal and spatial variation in a parasitoid community associated with the herbivores that feed on Missouri Quercus. *Environmental Entomology* 29:181–194
- Lewis OT, Memmott J, Lasalle J, Lyal CHC, Whitefoord C, Godfray HCJ. 2002.** Structure of diverse tropical forest insect-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology* 71:855–873
- Lindeman RL. 1942.** The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*. 23:399–418
- Lowman, Wittman PK. 1996.** Forest canopy: methods, hypotheses, and future directions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:55–81
- McCann KS. 2000.** The diversity–stability debate. *Nature*. 405:228–233
- McGregor, R. 1996.** Phenotypic selection by parasitoids on the timing of life history in a leaf mining moth. *Evolution*. 50: 1579–1584.
- McKane AJ. 2004.** Evolving complex food webs. *European Physical Journal B*. 38:287–295
- Memmott J, Godfray, HCJ, Gauld ID. 1994.** The structure of a tropical host parasitoid community. *Journal of Animal Ecology* 63:521–540
- Memmott J, Waser NM, Price MV. 2004.** Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271: 2605–2611
- Memmott J. 2009.** Food webs: a ladder for picking strawberries or a practical tool for practical problem?. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. 364:1693–1699
- Morris RJ, Lewis OT, Godfray HC. 2004.** Experimental evidence for apparent competition in a tropical forest food web. *Nature*. 428:310–313
- Müller CB, Adriaanse ICT, Belshaw R, Godfray HCJ. 1999.** The structure of an aphid-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*

ogy 68:346–370

- Newman M, Barabási AL, Watts DJ. 2006.** The structure and dynamics of networks. *Princeton University Press, Princeton.*
- Novotny V. 2010.** Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant – herbivore food webs from a tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 79:1193–1203
- Ollerton J, Johnson SD, Cranmer L, Kellie S. 2003.** The pollination ecology of an assemblage of grassland asclepiads in South Africa. *Annals of Botany* 92:807–834
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P. 2006.** The smallest of all worlds: pollination networks. *Journal of Theoretical Biology* 240:270–276
- Parra-Tabla VV, Bullock SH. 1998.** Factors limiting fecundity of the tropical tree *Ipomoea wolcottiana* (Convolvulaceae) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology*
- Pearson DE, Callaway RM. 2003.** Indirect effects of host-specific biological control agents. *Trends in Ecology and Evolution* 18:456–461
- Polis GA, Strong DR. 1996.** Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist* 147:813–846
- Price, PW, Bouton CE, Gross P, McPherson BA, Thompson JN, Weis AE. 1980.** Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review Ecology and Systematics* 11:41–65
- Rott AS, Godfray HCJ. 2000.** The structure of a leafminer–parasitoid community. *Journal of Animal Ecology* 69:274–289
- Rozzi R. 2006.** ¿Qué es la diversidad biológica?. In *Fundamentos de conservación biológica*, eds. R Primack, R Rozzi, P Feisinger, R Dirzo, F Massardo. Perspectivas latinoamericanas. *Fondo de la cultura económica. México D.F.* pp. 59–97
- Rzedowsky J. 1991.** Diversity and origin of the Phanerogamic flora of Mexico. In *Biological Diversity of Mexico: origins and distribution*, eds. TP Ramamoorthy, A Lot, J Ita. *Oxford University Press, New York.* pp: 129–144
- Schmitz OJ, Haven N, Beckerman AP. 2007.** Food Webs. *Ecology*. 1–5
- Schönenrogge K, Walker P, Crawley MJ. 2000.** Parasitoid- and inquilin attack in the galls of four alien, cynipid gall wasps: host switches and the effect on parasitoid sex ratios. *Ecological Entomology* 25:1–11
- Stiling P, Rossi AM. 1997.** Complex effects of genotype and environments on insect herbivores and their enemies. *Ecology*. 77:2212–2218
- Strong DR. 1992.** Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology*. 73:747–754
- Timms LL, Walker SC, Smith SM. 2012.** Establishment and dominance of an introduced herbivore has limited impact on native host-parasitoid food webs. *Biological Invasions*. 14:229–244
- Thompson RM, Brose U, Dunne JA, Hall Jr RO, Hladyz S, Kitching RL, Martinez ND, Rantala H, Romanuk TN, Stouffer DB, Tylianakis J M. 2012.** Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Ecology and Evolution* 27: 689–697
- Tylianakis JM. 2007.** Habitat modification alters the structure of tropical host – parasitoid food webs. *Nature* 445:202–205
- Valencia AS. Diversidad del género Quercus (Fagaceae) en México. 2004.** *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75:33–53
- Valladares GR, Salvo A, Godfray HCJ. 2001.** Quantitative food webs of dipteran leafminers and their parasitoids in Argentina. *Ecological Research* 16:925–939
- Vázquez DP, Simberloff D. 2002.** Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and refutations. *American Naturalist* 159: 606–623
- Vázquez DP, Melián CJ, Williams NM, Blüthgen N, Krasnov BR, Poulin R. 2007.** Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos*. 116:1120–1127
- van Veen FJE, Morris RJ, Godfray HCJ. 2006.** Apparent competition, quantitative food webs and the structure of phytophagous insect communities. *Annual Review in Ecology and Systematics* 51:187–208
- van Veen FJE. 2008.** Food web structure of three guilds of natural enemies: predators, parasitoids and pathogens of aphids. *Journal of Animal Ecology* 77:191–200
- Washburn JO, Cornell HV. 1981.** Parasitoids, patches, and phenology: their possible role in the local extinction of a cynipid gall wasp population. *Ecology* 62: 1597–1607
- Waser NM, Ollerton J. 2006** Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization. *Chicago, IL: The University of Chicago Press.*
- Weis AE, Abrahamson WG. 1988.** Potential selective pressures by parasitoids on a plant-herbivore interaction. *Ecology* 66: 1261–1269
- Williams RJ, Martinez ND. 2000.** Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404:180–183
- Zangerl AR, Huang T, McGovern JL, Berenbaum MR. 2002.** Paradoxical host shift by *Depressaria pastinacella* in North America: is enemy-free space involved. *Oikos* 98:431–436