

Patrones de depredación de bellotas en especies del género *Quercus* (Fagaceae) a lo largo de un gradiente altitudinal en el Volcán de Tequila, Jalisco

Aguilar-Peralta Joan Sebastian¹✉, González-Rodríguez Antonio², González-Esquivel José Gerardo¹, Cuevas-Reyes Pablo¹

¹ Laboratorio de Ecología de Interacciones Bióticas. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Ciudad Universitaria, Morelia, 58030 Michoacán, México.

² Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701; Col. Ex-Hacienda de San José de la Huerta, Morelia, 58190 Michoacán, México.

Resumen

Se determinaron los patrones de depredación de bellotas en encinos que ocurren a lo largo de un gradiente altitudinal en el Volcán de Tequila, Jalisco. Se seleccionaron al menos 15 individuos reproductivos para cada una de las ocho especies incluidas en este estudio, siendo georreferenciados cada uno. Para la determinación de la depredación pre-dispersión se colectaron tres ramas del dosel en estado reproductivo para cada uno de los estratos del dosel arbóreo: superior, medio e inferior, eligiendo de cada rama de manera aleatoria un total de 50 bellotas (450 por individuo). Para la determinación de la depredación post-dispersión se colocaron tres cuadrantes de 1 m² y en cada uno se colectaron aleatoriamente 450 bellotas o menos, acorde a la disponibilidad presente. En laboratorio se determinó el porcentaje de bellotas depredadas por invertebrados y por vertebrados. En nuestros resultados encontramos una relación negativa entre la altitud y el porcentaje de depredación de bellotas en las especies de encinos que ocurren a lo largo del gradiente altitudinal. Además se encontró que los niveles de depredación post-dispersión fueron mayores que los de pre-dispersión. También encontramos que las bellotas fueron más depredadas por invertebrados que por vertebrados. Por último, demostramos que las bellotas de encinos blancos son más depredadas que las de los encinos rojos. Nuestros resultados sugieren la hipótesis de que la variación en las condiciones abióticas como la temperatura y humedad presentes a lo largo del gradiente altitudinal podrían afectar los patrones de depredación de bellotas de encinos que ocurren en este gradiente. Mecanismos "bottom up" como la defensa química de bellotas pueden estar asociados a los patrones encontrados.

Palabras clave: Patrones, depredación, gradiente altitudinal, encinos, bellotas

Introducción

La diversidad de diferentes grupos de organismos ha sido estudiada a lo largo de gradientes ambientales con el objeto de entender la distribución y contribuir al manejo de la biodiversidad (Brown y Lomolino 1998; Körner 2000). A nivel global, se han determinado patrones de diversidad de especies (Briggs 1987; Myers y Giller 1998; Craw *et al.* 1999) que muestran una mayor diversidad a menores latitudes (Brown y Lomolino 1998; Willing *et al.* 2003; Hillebrand 2004). Este patrón ha sido demostrado en plantas terrestres (Cowling y Samways 1995; Gentry 1988), manglares (Ellison 2002), protistas marinos (Culver y Buzas 2000), moluscos (Taylor y Taylor 1977; Rex *et al.* 1993), reptiles (Currie 1991; Kiestler 1971; Schall y Pianka 1978), aves (Cardillo 2002; Diniz-

Patterns of acorn predation in species of the genus *Quercus* (Fagaceae) along an altitudinal gradient in the Tequila volcano

Abstract

Patterns of acorn predation were determined in oak species that occur throughout an altitudinal gradient at the Tequila volcano, Jalisco. At least 15 reproductive individuals were selected for each of the eight species included in this study. For each individual, geographical coordinates were recorded. To determine pre-dispersal predation, three reproductive branches were collected from each of three canopy strata for each tree: top, medium and bottom, and 50 acorns from each branch were randomly selected (450 acorns per individual). To determine post-dispersal predation, three 1 m² quadrants were placed beneath each tree and in each quadrant we collected 450 acorns or less, depending on their availability. In the laboratory, the percentage of acorns predated by invertebrates and vertebrates was determined. We found a negative relationship between the percentage of predated seeds and altitude. Also, post-dispersal predation levels were higher than pre-dispersal predation levels. The levels of damage by invertebrates were higher than the levels of damage by vertebrates. Finally, we demonstrated that the acorns of white oaks suffered higher predation levels than the acorns of red oaks. Our results suggest the hypothesis that variation in abiotic conditions like temperature and humidity throughout the altitudinal gradient could affect the patterns of acorn predation in oaks that occur at this site. Also, "bottom up" mechanisms such as chemical defense of the acorns can also partially explain the observed patterns.

Keywords: acorn predation, altitudinal gradient, oaks.

Filho *et al.* 2002), mamíferos (Kaufman 1995; Lyons y Willig 2002) e insectos (Davidowitz y Rosenzweig 1998; Kocher y Williams 2000; Lobo 2000). Sin embargo, también se han reportado algunas excepciones a este patrón latitudinal de diversidad (Hillebrand 2004).

Los gradientes altitudinales han sido también utilizados para probar hipótesis sobre los factores que modulan la diversidad de especies. En general se ha encontrado que la diversidad de especies decrece con el incremento de la altitud en diferentes taxones de plantas (Kessler 2001; Sang 2009; Grytnes 2003), pequeños mamíferos (Heaney 2001; Gaston 2000), lepidópteros y artrópodos (Rahbek 1995; Holloway y Nielsen 1999). Particularmente, la diversidad de invertebrados herbívoros y los niveles de herbivoría por invertebrados folívoros en la mayoría de los casos decrecen a mayores altitudes (Wolda 1987; Holloway y Nielsen 1999; Poveda *et al.* 2012).

La altitud representa una combinación de variables climáticas correlacionadas con otras propiedades del

✉ Joan Sebastian Aguilar Perarita, joan.science9@gmail.com

Laboratorio de Ecología de Interacciones Bióticas. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Ciudad Universitaria, Morelia, 58030 Michoacán, México.

ambiente como el tipo de suelo, la disponibilidad de nutrientes, la topografía, etc. (Sharma 2009). Sin embargo, la temperatura y la humedad se han reportado como los factores determinantes que afectan la diversidad de artrópodos y otros invertebrados, los cuales varían con la altitud (Jacobsen *et al.* 1997; Levesquea *et al.* 2002).

La depredación de semillas es un tipo de herbivoría que limita el proceso de establecimiento de plantas, la colonización, la regeneración y/o la sucesión de hábitats y, por lo tanto, afecta la diversidad y la composición de las comunidades de plantas (Hammond 1995; Crawley 2000; Hulme y Benkman 2001). La depredación de semillas puede ser afectada directamente por factores bióticos como el tamaño de la semilla (contenido energético), el contenido nutricional, la defensa química y la abundancia local de las especies consumidas (Kelrick *et al.* 1986; Hulme y Benkman 2001; Vander *et al.* 2005) e indirectamente por factores abióticos como la temperatura y la humedad, que afectan la abundancia y riqueza de especies de herbívoros y por lo tanto, los patrones de depredación de semillas (Wolda 1987).

La depredación de semillas puede ser pre-dispersión, la cual sucede cuando las semillas aún se encuentran en la planta madre y en la mayoría de los casos es realizada por invertebrados (Crawley *et al.* 2000), y post-dispersión, la cual se produce cuando las semillas ya fueron dispersadas (Espelta *et al.* 2009) y es realizada por una variedad de animales, siendo principalmente mamíferos e invertebrados (Louda 1989; Hulme 1993). Otros factores como el tamaño del árbol, la presencia o cantidad de mantillo y atributos de las semillas son factores que explican la variación encontrada entre la depredación pre-dispersión y post-dispersión (Baker 1972; Myster y Pickett 1993; Reed *et al.* 2004).

En México, el género *Quercus* cuenta con aproximadamente 161 especies, de las cuales más de 100 son endémicas; lo cual indica que México es un centro de diversificación importante para este género (Manos *et al.* 1999; Valencia 2004). A pesar de su importancia ecológica como género representativo de bosques templados, poco se conoce sobre los patrones de depredación de bellotas y menos aún a lo largo de gradientes ambientales. De tal modo, en este estudio se determinaron los patrones de depredación de bellotas en diferentes especies de encinos presentes a lo largo de un gradiente altitudinal en el Volcán de Tequila, Jalisco, México. Para lo cual nos planteamos las siguientes preguntas:

- (i) ¿Existe variación en los niveles de depredación de bellotas a lo largo de un gradiente altitudinal en el Volcán de Tequila, Jalisco?
- (ii) ¿Existen diferencias en los patrones de depredación pre-dispersión y post-dispersión de bellotas entre las distintas especies de encinos a lo largo del gradiente altitudinal?
- (iii) ¿Los patrones de depredación de bellotas son diferenciales entre encinos blancos y encinos rojos?
- (iv) ¿Existe relación entre los niveles de depredación de bellotas y el tamaño de los árboles, la cantidad y la profundidad del mantillo?

Materiales y métodos

Área de estudio

El volcán de Tequila se encuentra en el municipio de Tequila, localizado en la porción central del estado de Jalisco, bajo las coordenadas 20°45' y 20°49' N y los 103°48' y 103°54' O, y presenta un gradiente altitudinal que va desde los 1140 hasta los 2920 msnm (Reynoso-Dueñas 2010). En estudios previos realizados en este sitio se ha determinado que la temperatura media a lo largo del gradiente altitudinal decrece de aproximadamente 21.7 °C a los 1450 m de elevación a 17.8 °C a los 2110 m (aproximadamente 0.6 °C por cada 100 m), mientras que el potencial hídrico del suelo se incrementa de -10.4 a -2.9 MPa (megapascales) en el mismo intervalo (Hernández-Calderón *et al.* 2013). En este volcán están presentes 13 especies del género *Quercus* L. (Fagaceae) distribuidas a lo largo de un gradiente altitudinal, de las cuales siete pertenecen a los encinos rojos (sección *Lobatae*) y seis pertenecen a los encinos blancos (sección *Quercus*) (González-Villarreal 1986; Hernández-Calderón *et al.* 2014) (ver **Figura 1**).

Sistema de estudio

Se estudiaron ocho de las trece especies de encinos presentes a lo largo de todo el gradiente altitudinal del volcán de Tequila. Estas especies se seleccionaron debido a que son las más abundantes y con mayor distribución altitudinal a lo largo del gradiente. A continuación, se describen brevemente las especies estudiadas y la altitud a la que se encuentran.

Encinos rojos (sección *Lobatae*)

Q. gentryi C.H. Müll

Se distribuye entre los 1700 y los 1800 msnm. Árbol de 4 a 13 m de altura, hojas elípticas a lanceoladas de 3 a 4 cm de largo por 0.8 a 3.4 cm de ancho con margen entero, el haz es verde oscuro, lustroso y casi glabro, envés verde amarillento y glabro, las bellotas son ovoides de 15 a 20 mm de largo por 10 a 15 mm de diámetro (Arizaga *et al.* 2009; Hernández-Calderón *et al.* 2014).

Q. castanea Née

Se distribuye entre los 1800 y los 2400 msnm. Árbol que va de los 5 a los 20 m de altura, con hojas oblanceoladas, oblongas, lanceoladas y obovadas de 2.5 a 15 cm de largo por 1.3 a 5 cm de ancho, tienen el haz verde grisáceo, algo lustroso y rugoso, con el envés gris a amarillento con escaso tomento, y las bellotas de esta especie son ovoides de 18 a 25 mm de largo por 12 mm de diámetro (Arizaga *et al.* 2009; Hernández-Calderón *et al.* 2014).

Q. candicans Née

Está presente entre los 2200 y los 2600 msnm. Es un árbol con altura de 8 a 25 m, hojas elípticas-lanceoladas, elípticas-oblanceoladas, obovadas u ovadas de 9 a 26 cm de largo por 3.5 a 14 cm de ancho, con haz verde oscuro liso y lustroso,

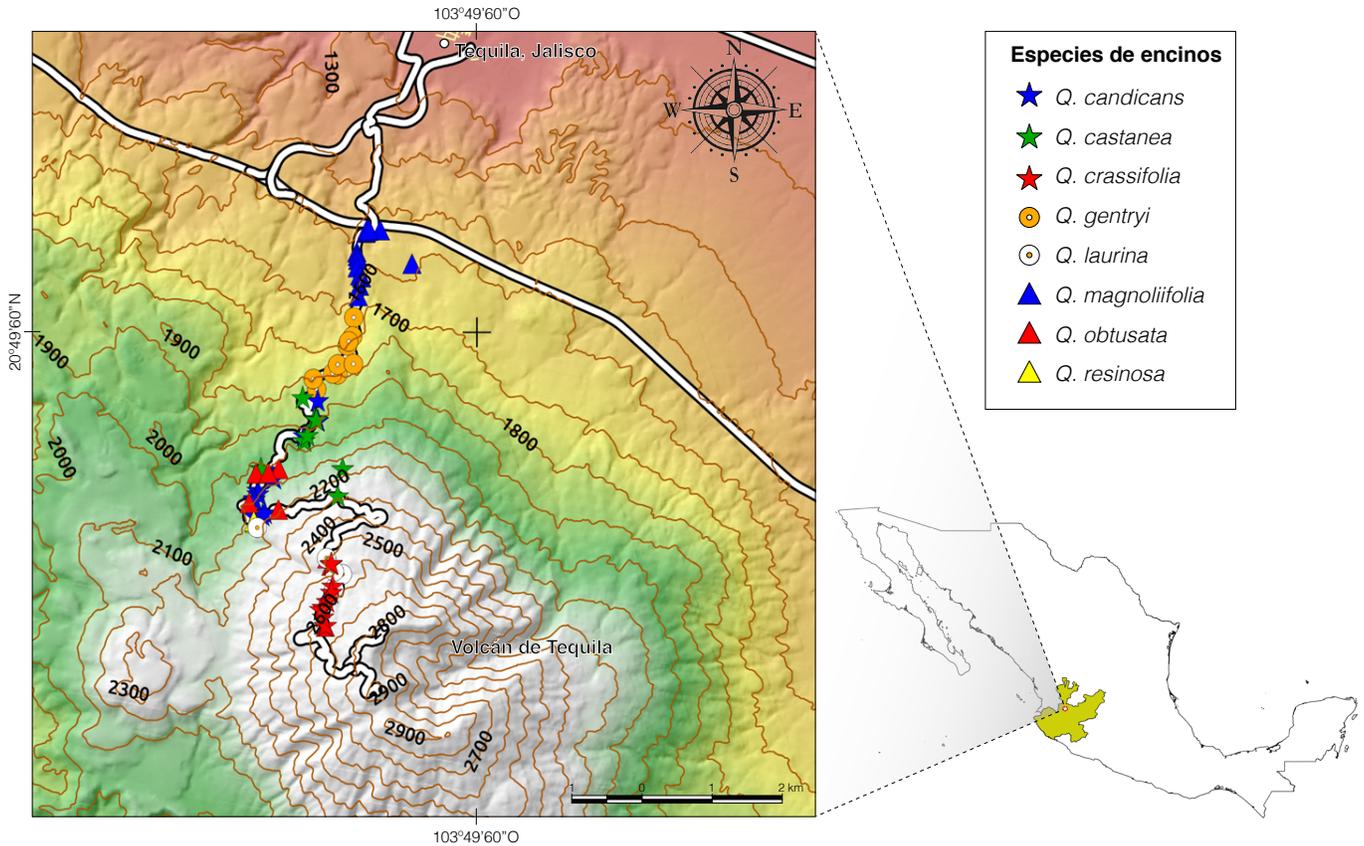


Figura 1. Distribución de las especies de encinos estudiadas en el gradiente altitudinal en el Volcán de Tequila, Jalisco

envés densamente tomentoso de blanco a amarillento, y sus bellotas son ovoides de 20 a 24 mm de largo por 19 mm de ancho (Arizaga *et al.* 2009; Hernández-Calderón *et al.* 2014).

***Q. crassifolia* Humb. & Bonpl**

Presente entre los 2500 y los 2600 msnm, son árboles de 8 a 20 m de altura, con hojas ovaladas u obovadas de 4 a 16 cm de largo por 3 a 10 cm de ancho, pecíolo tomentoso de 10 a 30 mm, con envés amarillo a castaño muy tomentoso, y sus bellotas son ovoides de 10 a 20 mm de largo por 7 a 13 mm de diámetro (Arizaga *et al.* 2009; Hernández-Calderón *et al.* 2014).

***Q. laurina* Bonpl**

Se distribuye entre los 2100 y los 2800 msnm, son árboles de 10 a 40 m de altura, hojas elípticas-oblanceoladas a lanceoladas de 3.3 a 14.5 cm de largo por 1 a 5 cm de ancho, haz verde lustroso y envés verde a verde-amarillento, brillante casi glabro y sus bellotas son ovoides de 15 a 20 mm de largo por 15 a 17 mm de diámetro (Arizaga *et al.* 2009; Hernández-Calderón *et al.* 2014).

Encinos blancos (sección *Quercus*)

***Q. magnoliifolia* Néé**

Está presente en el volcán de Tequila entre los 1400 y los 1800 msnm. Es un árbol que va de los 5 a los 25 m de altura,

con hojas obovadas de 7.5 a 23 cm de largo por 3.5 a 13 cm de ancho, haz verde lustroso y casi glabro, envés verde pálido tomentoso, y sus bellotas son ovoides de 17 a 21 mm de largo por 11 a 12 mm de diámetro (Arizaga *et al.* 2009; Hernández-Calderón *et al.* 2014).

***Q. resinosa* Liebm**

Presente entre los 1800 y los 2100 msnm. Árboles que van de los 7 a 10 m de altura, con hojas obovadas de 15 a 36 cm de largo por 5 a 26 cm de ancho, haz verde lustroso y rugoso, envés verde-pálido o amarillento tomentoso, y con bellotas ovoides de 15 a 35 mm de largo por 15 a 30 mm de diámetro (Arizaga *et al.* 2009; Hernández-Calderón *et al.* 2014).

***Q. obtusata* Bonpl**

Se distribuye entre los 2200 y los 2500 msnm, son árboles que van de los 3 a los 20 m de altura, poseen hojas obovadas o elípticas de 5 a 21 cm de largo por 2 a 13.5 cm de ancho, con haz verde, lustroso y tomentoso en la base, tienen el envés verde amarillento con pubescencia, y sus bellotas son ovoides de 16 a 18 mm de largo por 13 a 15 mm de diámetro (Arizaga *et al.* 2009; Hernández-Calderón *et al.* 2014).

Diseño de muestreo

Considerando que existe variación temporal en la producción de bellotas de las diferentes especies de encinos estudiadas, la colecta de bellotas se realizó

durante seis meses consecutivos (junio a diciembre), periodo durante el cual se ha reportado la producción de bellotas de estas especies (Hernández-Calderón *et al.* 2013), durante los años 2014 y 2015. En cada una de las especies de estudio presentes a lo largo del gradiente altitudinal, se seleccionaron al menos 15 individuos reproductivos, tratando siempre de seleccionar individuos que abarcaran el rango de distribución altitudinal por especie a lo largo del volcán y dependiendo de su disponibilidad. Cada individuo fue georreferenciado, obteniendo así la información sobre la altitud correspondiente a cada uno y además se les midió el diámetro a la altura del pecho (DAP) como estimador del tamaño (Cuevas-Reyes *et al.* 2011). Se midió la profundidad del mantillo presente debajo del dosel de cada individuo con ayuda de un Vernier, y se tomaron muestras de mantillo con el apoyo de un envase con volumen de 1 litro, las cuales fueron secadas en una estufa eléctrica por un periodo de 6 días y a 65 °C para obtener el peso seco.

Para determinar la depredación pre-dispersión por invertebrados, se colectaron tres ramas reproductivas con bellotas maduras de cada uno de los estratos del dosel arbóreo: superior, medio e inferior (Cuevas-Reyes *et al.* 2004). De cada rama se eligieron aleatoriamente 50 bellotas (450 por individuo). Para determinar la depredación post-dispersión en las bellotas dispersadas por gravedad, debajo del árbol madre se colocaron tres cuadrantes de 1 m². En cada cuadrante, se colectaron aleatoriamente 450 bellotas o un mínimo de 150, según la disponibilidad presente y se cuantificó el número tanto de bellotas depredadas y no depredadas, obteniendo así la relación de ambos porcentajes. A todas las bellotas colectadas, se les agregó una cantidad de Benomil, fungicida que ayuda a proteger a las semillas del ataque de los hongos, siendo guardadas en envases con volumen de 1 litro, tapados con tela tul y en un lugar fresco y seco. En el laboratorio, se determinó el porcentaje de bellotas depredadas por invertebrados verificando en el microscopio la presencia de huecos generados por la oviposición de las hembras. También se determinó el porcentaje de depredación de semillas por vertebrados identificando mordeduras en las mismas tanto para bellotas depredadas pre-dispersión como post-dispersión. Cabe mencionar que cada uno de los porcentajes de depredación obtenidos, ya sea para la depredación por tipo de dispersión o de depredador, se tomó en cuenta el total de las bellotas colectadas durante los dos años de muestreo. Y que la estimación de la depredación en general se obtuvo en base a los porcentajes de bellotas depredadas y no depredadas, sin diferenciar si se trataba de la depredación dada por el tipo de dispersión o depredador.

Análisis estadísticos

Se utilizó un análisis de regresión lineal para determinar la relación entre los porcentajes de depredación con la altitud obtenida de cada individuo muestreado, con la finalidad de establecer la forma en que son depredadas las bellotas en general a lo largo de todo el gradiente altitudinal

Para determinar las diferencias en el porcentaje

de depredación entre especies de encinos y el tipo de depredación (pre-dispersión vs. post-dispersión) se utilizó un modelo lineal generalizado de dos vías. El modelo considera a las especies de encino y el tipo de depredación (pre-dispersión vs. post-dispersión) como variables independientes. El porcentaje de depredación de bellotas fue considerado como la variable de respuesta (SAS 2000). En todos los casos, una prueba de mínimos cuadrados medios (LSMeans) fue aplicada para comparaciones posteriores ($P < 0.05$)

Para evaluar las diferencias en los niveles de depredación de bellotas entre especies de encinos y los tipos de depredadores (vertebrados vs. invertebrados), se utilizó un modelo lineal generalizado de dos vías, considerando las especies de encino y el tipo de depredador como variables independientes. El porcentaje de bellotas depredadas fue considerado como la variable de respuesta (SAS 2000). Un análisis similar se utilizó para evaluar las diferencias en el porcentaje de bellotas depredadas entre encinos blancos y rojos. El tipo de encino fue considerado como variable independiente y el porcentaje de bellotas depredadas fue considerado como la variable independiente (SAS 2000).

Finalmente, se realizó un análisis de coeficiente de correlación de Spearman para determinar la relación entre la altitud de las bellotas, depredación de bellotas por vertebrados y depredación de bellotas por invertebrados respectivamente, este último se estimó sin diferenciar entre la depredación pre o post-dispersión.

Resultados

Se encontró una relación negativa general entre la altitud y el porcentaje de depredación de bellotas de cada individuo de encino muestreado a lo largo del gradiente altitudinal en el volcán de Tequila, Jalisco ($F=9.9$; $R^2=0.68$; $P < 0.01$) (**Figura 2**).

De acuerdo con el modelo lineal generalizado, los niveles de depredación de bellotas fueron estadísticamente diferentes entre las especies de encinos ($\chi^2=262.3$; $g.l.=7$; $P < 0.001$) (**Figura 3a**). Los niveles de depredación total de bellotas fueron para *Q. obtusata* ($20.0 \pm 5.8\%$), *Q. candicans* ($21.7 \pm 4.3\%$), *Q. gentryi* ($22.7 \pm 5.2\%$), *Q. laurina* ($28.7 \pm 6.9\%$), *Q. castanea* ($35.5 \pm 6.7\%$), *Q. crassifolia* ($39.9 \pm 2.9\%$), *Q. resinosa* ($50.5 \pm 4.2\%$) y *Q. magnoliifolia* ($73.1 \pm 4.5\%$). Además, los niveles de depredación post-dispersión fueron mayores que los niveles de depredación pre-dispersión para todas las especies de encinos estudiadas ($\chi^2=80.03$; $g.l.=1$; $P < 0.0001$), teniendo los siguientes niveles de depredación post-dispersión para las diferentes especies del gradiente: *Q. laurina* ($33.5 \pm 1.1\%$), *Q. candicans* ($34.0 \pm 1.1\%$), *Q. gentryi* ($37.9 \pm 3.9\%$), *Q. obtusata* ($45.5 \pm 2.1\%$), *Q. castanea* ($49.7 \pm 5.1\%$), *crassifolia* ($50.3 \pm 3.0\%$), *Q. resinosa* ($50.3 \pm 3.3\%$) y *Q. magnoliifolia* ($73.02 \pm 4.3\%$). Los niveles de depredación pre-dispersión fueron los siguientes: *Q. resinosa* ($1.0 \pm 0.26\%$), *Q. obtusata* ($1.78 \pm 0.46\%$), *Q. castanea* ($6.6 \pm 2.0\%$), *Q. gentryi* ($7.4 \pm 1.3\%$), *Q. candicans* ($9.4 \pm 2.6\%$), *Q. laurina* ($21.9 \pm 2.2\%$); y para las especies restantes *Q. magnoliifolia* y *Q. crassifolia* no se logró obtener bellotas pre-dispersión.

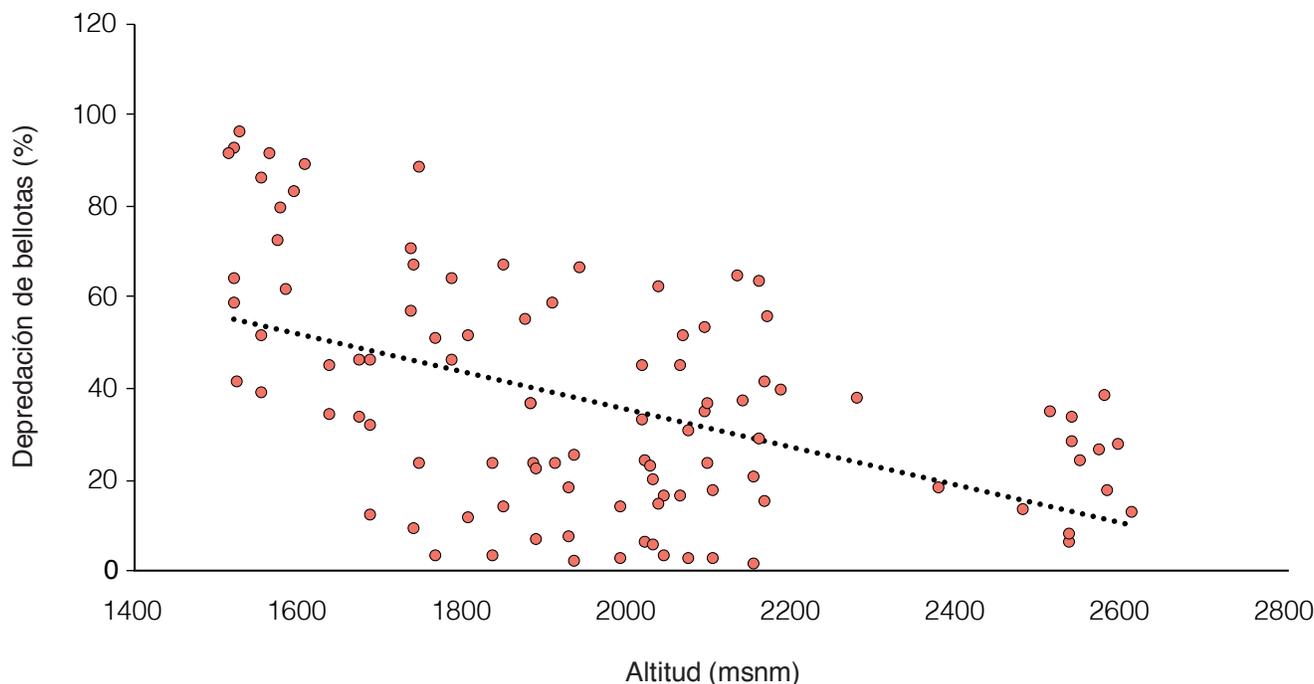


Figura 2. Relación entre la altitud y la depredación total de bellotas en especies de encinos que ocurren en el gradiente altitudinal.

Se encontraron diferencias en los porcentajes de depredación de bellotas entre los tipos de depredadores (i.e. vertebrados vs. invertebrados), siendo mayor la depredación de bellotas por invertebrados ($\chi^2=342.9$; g.l.=1; $P<0.0001$). Así mismo, se encontraron diferencias en los niveles de depredación por vertebrados e invertebrados entre las diferentes especies de encinos, siendo en todas las especies considerablemente menor la depredación por vertebrados ($\chi^2=735.1$; g.l.=7; $P<0.001$) (**Figura 3b**).

Al analizar si existe variación en los porcentajes de bellotas depredadas entre secciones del género *Quercus*, se encontró que las tres especies de encinos blancos incluidos en el estudio presentaron en promedio mayores porcentajes de depredación en comparación con las cinco especies de encinos rojos ($\chi^2=337.3$; g.l.=1; $P<0.0001$) (**Figura 4**).

Finalmente, de acuerdo con los coeficientes de correlación de Spearman (**Tabla 1**), se encontró una correlación positiva entre la altitud y el DAP (estimador del tamaño) y entre la altitud y el peso de la hojarasca. Además, se encontró una correlación negativa entre la altitud y la depredación total de bellotas y de la altitud con la depredación de bellotas por invertebrados (**Tabla 1**).

Discusión

La depredación de semillas puede afectar la dinámica poblacional, la estructura de las comunidades y la diversidad de especies de plantas (Hubell 1980; Crawley 2000; Mauchline *et al.* 2005). Factores bióticos y abióticos pueden influenciar los patrones de depredación de semillas (Nathan y Muller-Landau 2000). En el presente estudio, se encontró una relación negativa entre la depredación de bellotas y el gradiente altitudinal en el que se encuentran las especies

de encinos en el Volcán de Tequila, Jalisco. Este resultado concuerda con el estudio de Hillyer y Silman (2010), quienes analizaron 24 especies de plantas tropicales encontrando una menor depredación de semillas a mayores altitudes, lo cual es explicado porque la diversidad de depredadores de semillas disminuye con el incremento de la altitud. Nuestros resultados pueden estar asociados a la variación presente en factores abióticos a lo largo del gradiente altitudinal que potencialmente pueden afectar las interacciones planta-insecto herbívoro. Particularmente, la temperatura decrece con el incremento de la altitud, y ésta es uno de los factores determinantes que afectan el crecimiento, desarrollo, movimiento, actividad y distribución de herbívoros (Jacobsen *et al.* 1997; Whittaker y Tribe 1998; Nathan y Muller-Landau 2000). En el caso particular del volcán de Tequila se ha registrado una disminución de la temperatura promedio de 0.6 °C por cada 100 m de elevación, similar a lo encontrado en otros gradientes altitudinales del mundo (Hernández-Calderón *et al.* 2013). Muchos invertebrados depredadores de semillas son generalistas, y por lo tanto, las semillas de muchas especies de plantas pueden ser atacadas por un complejo de diversas especies de invertebrados o una mezcla de invertebrados y mamíferos (Zhang *et al.* 1997). De tal modo, diferencias en temperatura a lo largo del gradiente altitudinal pueden afectar diferencialmente la incidencia de las especies de depredadores de semillas. Sin embargo, también existe la posibilidad de que los efectos observados sobre el porcentaje de depredación de bellotas sean mediados por efectos de la altitud sobre las plantas. Por ejemplo, podrían diferir las cantidades de bellotas producidas a distintas altitudes creando un efecto densidad-dependiente o podría haber correlaciones entre la defensa

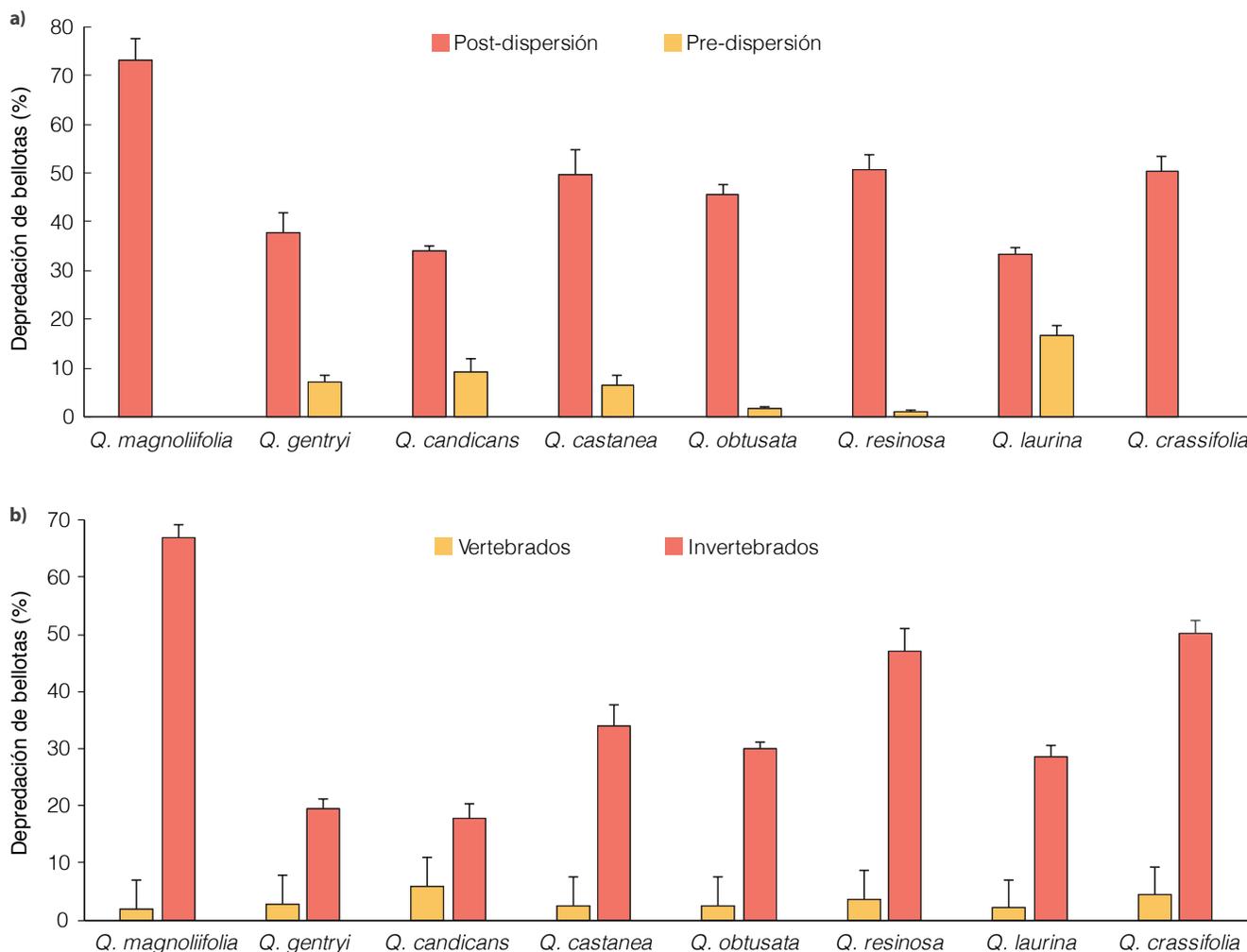


Figura 3. Patrones de depredación de bellotas en encinos a lo largo del gradiente altitudinal. a) Diferencias en la depredación de bellotas pre-dispersión y post-dispersión en especies de encinos. **b)** Comparación de los niveles de depredación de bellotas entre vertebrados e invertebrados en las especies de encinos.

química de las plantas y la altitud.

Por su parte, las otras variables consideradas potencialmente explicativas de la depredación de semillas, como la profundidad y el peso del mantillo, así como el DAP de los árboles, no mostraron un efecto significativo (Tabla 1).

En nuestro estudio, los niveles de depredación post-dispersión fueron mayores a la depredación de bellotas pre-dispersión, coincidiendo con Ueda (2000), quien en su trabajo con *Q. serrata* y *Q. mongolica*, encontró mayor depredación en las bellotas durante la post-dispersión. Pérez-López (2009), encontró una mayor depredación post-dispersión de bellotas en *Q. castanea* en ambientes fragmentados de bosque. Mayores niveles de depredación de bellotas post-dispersión pueden ser explicadas por que una vez que la semilla ha sido desprendida de la planta madre, está disponible como alimento para una amplia variedad de animales, incluyendo mamíferos, aves pequeñas e invertebrados. De tal modo, las semillas que han sido desprendidas de la planta madre representan una “ventana de vulnerabilidad” a la depredación mucho mayor

que las semillas antes de la dispersión (Janzen 1971). Sin embargo, también debe de considerarse que en el caso de las bellotas colectadas directamente del suelo, puede ser difícil determinar el momento en el que ocurrió la depredación, antes o después de la dispersión.

Los invertebrados son conocidos por ser los depredadores de semillas más importantes tanto en la mayoría de los bosques terrestres, como en los bosques de las mareas marinas (i.e. manglares) (Robertson et al. 1990). Nosotros encontramos que las bellotas fueron más depredadas por invertebrados en comparación con vertebrados. Ueda (2000) encontró menores niveles de depredación de bellotas en encinos por parte de vertebrados, debido a la presencia de altos contenidos de taninos (Matsuyama 1982) que proporcionan una protección química contra la depredación por parte de los vertebrados al reducir su digestibilidad y crecimiento (Zucker 1983; Kumar y Singh 1984; Thomas et al. 1988). En el caso de los invertebrados, al ovipositar dentro de la semilla, las larvas se alimentan sólo de tejido nutricional, de tal modo que evitan el consumo de compuestos secundarios asociados a defensa vegetal

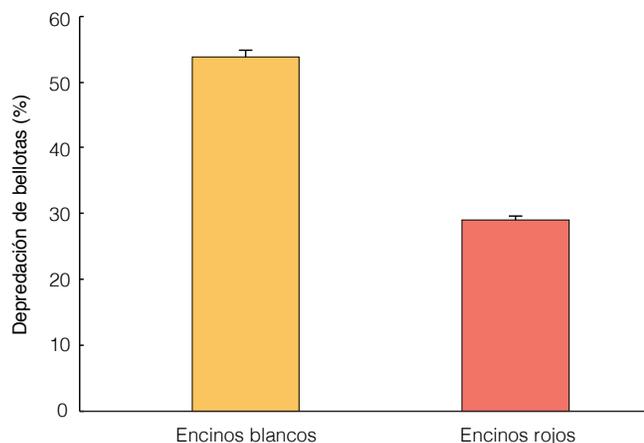


Figura 4. Diferencias en los niveles de depredación de bellotas entre encinos blancos y encinos rojos.

(Crawley 2000). Particularmente, Pérez-López (2009), reportó una mayor depredación de bellotas en *Q. castanea* por curculiónidos que por vertebrados, resultado de altas concentraciones de taninos. Sin embargo, debe tenerse en cuenta que en algunos casos los vertebrados remueven completamente las bellotas y las transportan cierta distancia, haciendo imposible detectar estos eventos de depredación. Por lo tanto, es posible que la depredación por vertebrados haya sido subestimada.

Por último, nuestros resultados muestran que los encinos blancos (sección *Quercus*) presentan mayores niveles de depredación de bellotas en comparación con los encinos rojos (sección *Lobatae*). Diferencias en la defensa química de bellotas entre ambas secciones de encinos pueden explicar estas diferencias. Los encinos rojos poseen a menudo mayores contenidos de taninos y otros compuestos secundarios asociados a defensa contra depredadores de

Tabla 1. Coeficientes de correlación de Spearman de la altitud, características del mantillo, tamaño de encinos y depredación de bellotas ($P < 0.05$).**

	Altitud	DAP	Profundidad mantillo	Peso mantillo	Depredación total	Depredación por vertebrados	Depredación por invertebrados
Altitud	1						
DAP	0.339**	1					
Profundidad mantillo	0.149	0.169	1				
Peso mantillo	0.307**	0.178	-0.124	1			
Depredación total	-0.206*	-0.160	-0.094	0.060	1		
Depredación por vertebrados	-0.039	0.054	-0.092	-0.019	0.150	1	
Depredación por invertebrados	-0.217*	-0.184	-0.081	0.063	0.986**	-0.008	1

bellotas (Ofcarcik y Burns 1971; Steele 2008). Pérez-López (2009), argumenta que las especies de encinos rojos como *Q. castanea*, poseen altos niveles de concentración de taninos, haciéndolas muy tóxicas y poco palatables para los depredadores.

En conclusión, nuestro estudio muestra que los patrones de depredación de bellotas en diferentes especies de encinos difieren a lo largo del gradiente altitudinal presente en el volcán de Tequila, Jalisco, siendo mayor la depredación post-dispersión por invertebrados.

Agradecimientos

Este proyecto fue financiado por el CONACyT CB105755; y por DGAPA PAPIIT UNAM RV201015. Cuevas-Reyes Pablo agradece a la Coordinación de la Investigación Científica de la UMSNH por su generoso apoyo financiero.

Referencias

Arizaga S, Martínez-Cruz J, Salcedo-Cabrales M, Bello-González MÁ (2009) *Manual de la biodiversidad de encinos michoacanos*. Instituto Nacional de Ecología (INE-Semarnat), D. F., México. 147 p.

Baker HG (1972) Seed Weight in Relation to Environmental Conditions in California. *Ecology* 53: 997–1010.

Briggs JC (1987) Introduction: The Development of The Science. In JC Briggs (ed), *Developments in Palaeontology and Stratigraphy, Vol 10*. Elsevier, pp 1-13.

Brown JH, Lomolino MV (1998) *Biogeography, Ed 2nd*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. 691 p.

Cardillo M (2002) The life-history basis of latitudinal diversity gradients: how do species traits vary from the poles to the equator? *Journal of Animal Ecology* 71: 79–87.

Craw RC, Grehan JR, Heads MJ (1999) *Panbiogeography: tracking the history of life*. Oxford University Press, New York. 240 p.

Cowling RM, Samways MJ (1995) Predicting global patterns of endemic plant species richness. *Biodiversity letters* 2: 127–131.

Crawley MJ (2000) Seed predators and plant population dynamics. In M Fenner (ed), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CABI Publishing, Oxford, pp 167-181.

Cuevas-Reyes P, Oyama K, González-Rodríguez A, Fernandes GW, Mendoza-Cuenca L (2011) Contrasting herbivory patterns and leaf fluctuating asymmetry in *Heliocarpus pallidus* between different habitat types within a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 27: 383–391.

Cuevas-Reyes P, Quesada M, Hanson P, Dirzo R, Oyama K (2004) Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life-forms, host plant age and plant density. *Journal of Ecology* 92: 707–716.

Culver SJ, Buzas MA (2000) Global latitudinal species diversity gradient in deep-sea benthic foraminifera. *Deep-Sea Research* 47: 259–275.

Currie DJ (1991) Energy and Large-Scale Patterns of Animal- and Plant-Species Richness. *The American Naturalist* 137: 27–49.

Davidowitz G, Rosenzweig ML (1998) The latitudinal gradient in species diversity among North American grass-hoppers (Acrididae) within a single habitat: a test of the spatial heterogeneity hypothesis. *Journal of Biogeography* 26: 533–560.

- Diniz-Filho JAF, De Sant'Ana CER, De Souza MC, Rangel TFLVB** (2002) Null models and spatial patterns of species richness in South American birds of prey. *Ecology Letters* 5: 47-55
- Elison AM** (2002) Macroecology of mangroves: large-scale patterns and processes in tropical coastal forests. *Trees* 16: 181-194.
- Espelta JM, Cortés P, Molowny-Horas R, Retana J** (2009) Acorn crop size and pre-dispersal predation determine inter-specific differences in the recruitment of co-occurring oaks. *Oecologia* 161: 559-568.
- Gaston KJ** (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.
- Gentry AH** (1988) Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 25: 1-34.
- González-Villarreal LM** (1986) *Contribucion al conocimiento del genero Quercus (Fagaceae) en el Estado de Jalisco*. Instituto de Botanica, Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco. 240 p.
- Grytnes JA** (2003) Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography* 26: 291-300.
- Hammond DS** (1995) Post-dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 11: 295-313.
- Heaney LR** (2001) Small mammal diversity along elevational gradients in the Philippines: an assessment of patterns and hypotheses. *Global Ecology and Biogeography* 10: 15-39.
- Hernández-Calderón E, González-Rodríguez A, Méndez-Alonso R, Vega-Peña E, Oyama K** (2013) Contrasting leaf phenology in two white oaks, *Quercus magnoliifolia* and *Quercus resinosa*, along an altitudinal gradient in Mexico. *Can. J For. Res.* 43: 208-213.
- Hernández-Calderón E, Méndez-Alonso R, Martínez-Cruz J, González-Rodríguez A, Oyama K** (2014) Altitudinal changes in tree leaf and stem functional diversity in a semi-tropical mountain. *Journal of Vegetation Science* 25: 955-966.
- Hillebrand H** (2004) On the generality of the latitudinal diversity gradient. *Am. Nat.* 163: 192-211.
- Hillyer R, Silman MR** (2010) Changes in species interactions across a 2.5 km elevation gradient: effects on plant migration in response to climate change. *Global Change Biology* 16: 3205-3214.
- Holloway JD, Nielsen ES** (1999) Biogeography of the Lepidoptera. In N Kristensen (ed), *Lepidoptera, moths and butterflies, Vol 1: Evolution, Systematics and Biogeography*. De Gruyter, Berlin, pp 423-462.
- Hubbell SP** (1980) Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35: 214-229.
- Hulme PE** (1993) Post-dispersal seed predation by small mammals. *Symposium of the Zoological Society of London* 65: 269-287.
- Hulme PE, Benkman CW** (2001) Granivory. In CM Herrera, O Pellmyr (eds), *Plant Animal Interactions*. Blackwell Science, Oxford, UK, pp 132-154.
- Jacobsen D, Schultz R, Encalada A** (1997) Structure and diversity of stream macroinvertebrates assemblages: the effect of temperature with altitude and latitude. *Freshwat. Biol.* 38: 247-261.
- Janzen DH** (1971) Seed predation by Animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.
- Kaufman DM** (1995) Diversity of New World Mammals: Universality of the Latitudinal Gradients of Species and Bauplans. *Journal of Mammalogy* 76: 322-334.
- Kelrick MI, Macmahon JA, Parmenter RR, Sisson DV** (1986) Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationship of seed attributes and seed use. *Oecologia* 68: 327-337.
- Kessler M** (2001) Patterns of diversity and range size of selected plant groups along an elevational transect in the Bolivian Andes. *Biodiversity and Conservation* 10: 1897-1921.
- Kiester AR** (1971) Species density of North American amphibians and reptiles. *Syst. Zool.* 20: 127-137.
- Kocher SD, Williams EH** (2000) The diversity and abundance of North American butterflies vary with habitat disturbance and geography. *Journal of Biogeography* 27: 785-794.
- Körner C** (2000) Why are there global gradients in species richness? *Mountains may hold the answer. Trends in Ecology and Evolution* 15: 513-514.
- Kumar R, Singh M** (1984) Tannins: their adverse role in ruminant nutrition. *J. Agricult. Food Chem.* 32: 447-453.
- Levesquea KR, Fortina M, Mauffette Y** (2002) Temperature and food quality effects on growth, consumption and post-ingestive utilization efficiencies of the forest tent caterpillar *Malacosoma disstria* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Bulletin of Entomological Research* 92: 122-137.
- Lobo JM** (2000) Species diversity and composition of dungbeetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) assemblages in North America. *Canadian Entomologist* 132: 307-321.
- Louda SM** (1989) Predation in the dynamics of seed regeneration. In MA Leck, VT Parker, RL Simpson (eds), *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego, pp 25-51.
- Lyons SK, Willig MR** (2002) Species richness, latitude, and scale sensitivity. *Ecology* 83: 47-58.
- Manos PS, Doyle JJ, Nixon KC** (1999) Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12: 333-349.
- Matsuyama T** (1982) *Tree seeds*. Hosei Univ. Press, Tokyo. 371 p.
- Mauchline L, Watson SJ, Brown VK, Froud-Williams J** (2005) Post-dispersal seed predation of non-target weeds in arable crops. *Weed Research* 45: 157-164.
- Myers AA, Giller PS** (1998) Process, pattern and scale in biogeography. In AA Myers, PS Giller (eds), *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, London, UK, pp 3-12.
- Myster RW, Pickett STA** (1993) Effects of litter, distance, density and vegetation patch type on postdispersal tree seed predation in old fields. *Oikos* 66: 381-388.
- Nathan R, Muller-Landau HC** (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and evolution* 15: 278-285.
- Ofcarcik RP, Burns EE** (1971) Chemical and physical properties of selected acorns. *J. Food Sci.* 36: 576-578.
- Pérez-López SP** (2009) Patronos de depredación de semillas de *Quercus castanea* Neé (Fagaceae) en bosque fragmentado de la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán, México. Tesis. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, 102 p.

- Poveda K, Martínez E, Kersch-Becker MF, Bonilla MA** (2012) Landscape simplification and altitude affect biodiversity, herbivory and Andean potato yield. *Journal of Applied Ecology* 513–522.
- Rahbek C** (1995) The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18: 200–205.
- Reed AW, Kaufman GA, Kaufman DW** (2004) Influence of fire, topography, and consumer abundance on seed predation in tallgrass prairie. *Can. J. Zool.* 82: 1459–1467.
- Rex M, Stuart CT, Hessler RR, Allen JA, Sanders HL, Wilson GDF** (1993) Global scale latitudinal patterns of species diversity in the deep-sea benthos. *Nature* 365: 636–639.
- Reynoso-Dueñas JJ** (2010) Guía de excursión botánica al pueblo y Volcán de Tequila. In Ramírez-Delgadillo, R, JJ Reynoso-Dueñas, A Rodríguez-Contreras (eds.), *Guías de las excursiones botánicas en Jalisco*. XVIII Congreso Mexicano de Botánica. Universidad de Guadalajara. Sociedad Botánica de México. Universidad Autónoma Metropolitana, Guadalajara, Jal., México. pp. 17–36.
- Robertson AL, Giddins R, Smith J** (1990) Seed predation by insects in tropical mangrove forests: extent and effects on seed viability and the growth of seedlings. *Oecologia* 83: 213–219.
- Sang W** (2009) Plant diversity patterns and their relationships with soil and climatic factors along an altitudinal gradient in the middle Tianshan Mountain area, Xinjiang, China. *Ecological Research* 24: 303–314.
- SAS** (2000) *Categorical data analysis using the SAS system*. Cary, North Carolina, USA: SAS Institute.
- Schall JJ, Pianka ER** (1978) Geographical Trends in Number of Species. *Science* 201: 679–686.
- Sharma CM, Suyal S, Gairola S, Ghildiyal SK** (2009) Species richness and diversity along an altitudinal gradient in moist temperate forest of Garhwal Himalaya. *Journal of American Science* 5: 119–128.
- Steele MA** (2008) Evolutionary interactions between tree squirrels and trees: A review and synthesis. *Current Science* 95: 871–876.
- Taylor JD, Taylor CN** (1977) Latitudinal distribution of predatory gastropods on the eastern Atlantic shelf. *Journal of Biogeography* 4: 73–81.
- Thomas DW, Samson S, Bergeron JM** (1988) Metabolic costs associated with the ingestion of plant phenolics by *Microtus pennsylvanicus*. *J. Mammal.* 69: 512–515.
- Ueda A** (2000) Pre- and Post-dispersal damage to the acorns of two oak species (*Quercus serrata* Thunb. and *Q. mongolica* Fischer) in a species-rich deciduous forest. *J. For. Res.* 5: 169–174.
- Valencia AS** (2004) Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 75: 33–53.
- Vander WSB, Kuhn KM, Beck MJ** (2005) Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. *Ecology* 86: 801–806.
- Whittaker JB, Tribe NP** (1998) Predicting numbers of an insect (*Neophilaenus lineatus*: Homoptera) in a changing climate. *Journal of Animal Ecology* 67: 987–991.
- Willing MR, Kaufman DM, Stevens RD** (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale and synthesis. *Annu. Rev. Ecol. Evol Syst.* 34: 273–309.
- Wolda H** (1987) Altitude, habitat and tropical insect diversity. *Biol. J. Linn. Soc.* 30: 313–323.
- Zhang J, Drummond FA, Liebman M, Hartke A** (1997) TB163: Insect Predation of Seeds and Plant Population Dynamics. *Maine Agricultural and forest experiment station* 2: 5–25.
- Zucker WV** (1983) Tannins: does structure determine function? An ecological perspective. *Am. Nat.* 121: 335–365.