



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

***EVALUACION DEL EFECTO DE LOS HERBIVOROS EN
LA SUCESION VEGETAL TEMPRANA DE UN CAMPO
AGRICOLA EN EL VALLE DE MEXICO***

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

MARTIN JOSE DE LA CRUZ QUIJANO POUMIAN

MEXICO, D. F.

1991

Dedico este trabajo a mi madre, por que no sólo me ha dado su incondicional amor y apoyo durante todos los momentos de mi vida, sino que a través de su ejemplo, me ha enseñado ha apreciar el enorme valor que toda persona y ser vivo poseen.

A mi padre, por su cariño, ayuda y paciencia durante todos estos años.

A mis hermanos, por permitirme considerarlos así y regalarme día a día su amistad.

C O N T E N I D O

AGRADECIMIENTOS.....	iii
SUMMARY.....	iv
INTRODUCCION.....	1
ANTECEDENTES.....	3
I. La Sucesión.....	3
II. Sucesión Primaria y Secundaria.....	7
III. Modelos de la Sucesión.....	9
IV. Factores que Afectan a la Sucesión.....	17
V. Los Herbívoros y la Comunidad Vegetal.....	19
VI. El Impacto de los Herbívoros en la Sucesión Vegetal.....	24
VII. El Presente Estudio.....	28
OBJETIVOS.....	30
CARACTERISTICAS DE LAS MALEZAS DEL VALLE DE MEXICO.....	31
LOCALIZACION DEL SITIO DE ESTUDIO.....	33
METODOLOGIA.....	37
I. Diseño Experimental.....	37
II. Observaciones de Campo.....	39
III. Análisis Estadístico.....	44
RESULTADOS.....	48
1. Análisis Florístico.....	48
2. Análisis del Daño por Herbívoros.....	52
3. Aspectos Demográficos.....	56
4. Atributos Comunitarios.....	64
5. Análisis por grupos.....	75
i. Monocotiledóneas.....	76
ii. Dicotiledóneas.....	86
iii. Análisis de la Importancia en la Comunidad del Grupo de Plantas Dicotiledóneas.....	95

DISCUSION.....	100
1. Tendencias Sucesionales del Campo Agrícola Abandonado.....	100
2. El Papel de los Herbívoros.....	102
3. Proporciones Dico/Monocotiledóneas.....	111
CONCLUSIONES.....	113
LITERATURA CITADA.....	114
APENDICE I.....	119

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Juan Núñez-Farfán por la oportunidad que me brindó al poder realizar el presente trabajo y como consecuencia, el mostrarme una parte del campo de las interacciones planta-animal y en especial, al omnipresente proceso de la sucesión vegetal. Además, esta tesis no hubiera podido estructurarse sin su dirección.

De igual forma, agradezco al Dr. Rodolfo Dirzo por haberme aceptado como tesista en el laboratorio de Interacción Planta-Animal del Centro de Ecología, del cual es titular. Así como, por su ayuda y sugerencias siempre valiosas e inapreciables.

A los sinodales: Dr. Juan Núñez-Farfán, Dr. Rodolfo Dirzo, Dr. Exequiel Ezcurra, Dr. Francisco Espinosa y al Biól. Eduardo Morales, por su cuidadosa revisión y sugerencias que enriquecieron y pulieron esta tesis.

Quiero expresar mi agradecimiento al (recom.) Psól. Roberto Cabrales por su ayuda en todos los aspectos de la realización de esta tesis (excepto en el trabajo de campo) y por su amistad.

Con respecto al trabajo de campo de esta tesis, no hubiera podido ser realizado sin la incondicional ayuda de mis padres y hermanos, los mejores ayudantes. Quiero agradecerles infinitamente su dedicación (y asoeladas) para que mi trabajo siempre saliera adelante.

Durante todo este tiempo, siempre he contado con el enorme cariño de Beatriz, y por tanto, una buena parte de este trabajo lo he realizado apoyándome en su amor. Le agradezco su compañía durante todas las horas y todos los días que estuve analizando y escribiendo (incluyendo sábados, domingos y festivos).

Muchas personas han colaborado en mi aprendizaje sobre el uso de paquetes y programas de computación pero en especial hago un reconocimiento a los Biól. Alvaro Miranda, Germán Avila y Roberto Cabrales por su tiempo y paciencia. De igual manera, agradezco a Gabriela Jiménez por la elaboración de la portada.

A mis compañeros de trabajo Juan, Rodolfo, Roberto, Germán, Alvaro, Jorge y Graciela, quiero agradecer su colaboración en la elaboración de esta tesis. También les pido una disculpa por que aprendí "echando a perder" el statgraf4, el wp5 y nada más.

El laboratorio de Interacción Planta-Animal, me facilitó todo el material y ayuda necesaria para la realización del presente trabajo.

Una parte importante de las figuras de esta tesis fue realizada por Miguel Angel Quijano.

En la traducción del "summary" la ayuda de Germán fue indispensable.

S U M M A R Y

During the last few decades, herbivores have been recognized as an important factor influencing the ecological process of succession. In fact, succession arises as a consequence of the wide spectrum of interactions between plant and phytophagous animals, in which the latter affect survival and reproductive potential in plant populations.

The present study evaluates the effect of herbivores in the development of a community of herbaceous plant, established during the first year after the abandonment of an agricultural parcel in the Valley of Mexico. Selective exclusion of insects and mammalia herbivores was performed by means of pesticide and enclosures.

Results show that herbivores favor plant species richness, suggesting that they reduce the pace at which succession turns the community into a grassland, which is the dominant community in the locality. The mechanism that best explains this community effect of herbivores is a reduction in the relative abundance of a few dominant species.

I N T R O D U C C I O N

Desde el inicio de la ecología de comunidades, la secuencia de reemplazamiento (no estacional), de asociaciones vegetales a través del tiempo en una localidad dada, ha sido reconocida como un proceso inherente a todas las comunidades vegetales. Esta secuencia denominada como sucesión, principia siempre que un espacio es creado por una perturbación que afecta o erradica a la comunidad establecida (*i.e.* incendios, huracanes, agricultura, tala, etc.).

Se han propuesto diversas teorías para explicar el desarrollo de la sucesión (Clements 1916; Gleason 1926; Whittaker 1953; Egler 1954; Odum 1968). Generalmente, éstas habían sido enfocadas al desarrollo de las comunidades vegetales y sólo han contemplado a las propiedades individuales de las plantas y sus relaciones de competencia como las causas determinantes de curso sucesional.

Sin embargo, durante las últimas décadas se ha reconocido que los herbívoros tienen el potencial para influir en el desarrollo de la sucesión. Este efecto, es consecuencia de la amplia gama de relaciones entre las plantas y los fitófagos, en la que éstos últimos son capaces de afectar la sobrevivencia y potencial reproductor de las poblaciones vegetales (p.ej.

Lubchenco 1978; Waser & Price 1981; McBrien et al. 1983), y por tanto, en la dinámica de establecimientos, reclutamientos y mortandad.

Tomando en cuenta lo anterior, el presente trabajo fue enfocado a evaluar la importancia del efecto de los herbívoros en el desarrollo de una comunidad de herbáceas que surge en el primer año de abandono de un campo agrícola, bajo el efecto de tratamientos de exclusión selectiva y acceso de fitófagos.

Los resultados obtenidos muestran que los herbívoros fomentan la entrada de especies, por lo que el efecto de éstos podría verse como una reducción de la velocidad sucesional para llegar a un pastizal, la comunidad dominante en esta zona del Valle de México (Rzedowski 1983).

El mecanismo más factible que explica este efecto comunitario de los fitófagos, es la reducción de la dominancia de unas cuantas especies (cf. Núñez-Farfán & Dirzo en prep.)

ANTECEDENTES

I. LA SUCESION.

Dentro del área de estudio de la ecología de comunidades, un aspecto de gran relevancia es el proceso denominado como sucesión.

Este proceso que es representado por una secuencia de reemplazamiento de plantas o tipos de vegetación en diferentes comunidades, ha sido observada y descrita desde la antigüedad. Esta idea de cambio, hoy recibe el nombre de sucesión ecológica. Uno de los ejemplos más conocidos ha sido observado en la sucesión de los bosques. Cuando un terreno boscoso es talado o destruido por fenómenos naturales (fuego, huracanes, etc) o artificialmente por el hombre (para ser usado con fines agrícolas o ganaderos y posteriormente se abandona), primero se cubre de vegetación herbácea y más adelante, se va poblando por arbustos y árboles, hasta convertirse en un bosque similar al preexistente (aunque hay excepciones, en las cuales este proceso se detiene o regresa a un estado anterior (McBrien *et al.* 1983)).

Una de las primeras menciones al proceso de sucesión ecológica se debe a D.H. Thoreau (en Spurr 1952), quien en 1863 después de observar la sustitución de un bosque de pino por especies latifoliadas de madera dura, usó el término de "sucesión forestal" para nombrar estos cambios. Pero no fue sino hasta finales del siglo pasado y principios de éste, con los trabajos de Warming (1896) y Cowles (1901) sobre el desarrollo de

comunidades en dunas costeras, que se empezó a elaborar más ampliamente el concepto, el cual fue formalizado por F.E. Clements (1916). Este autor creó la primera teoría sobre el proceso sucesional de las comunidades vegetales (véase Krebs 1985).

Se puede decir que la teoría de la sucesión surge de la descripción de los cambios en la composición de especies de plantas de un lugar determinado, a través del tiempo. Ya que las poblaciones, que cohabitan en un determinado lugar y momento, están interactuando en todos los niveles tróficos y esto es lo que constituye a la comunidad ecológica (Jáksic 1981). Estas interacciones afectan la distribución y abundancia de las diferentes especies que forman una comunidad (Connell & Slatyer 1977). Quedó claro que este proceso no podía restringirse solamente a la sustitución de unas cuantas especies por otras, sino que la idea de la sucesión tenía que comprender todos los cambios en la composición y propiedades emergentes del conjunto de poblaciones de especies animales y vegetales que se presentan juntas en el tiempo y el espacio y que denominamos como comunidades (McNaughton & Wolf 1979). En otras palabras, podemos decir que la sucesión ecológica es "un esquema continuo y no estacional de colonización de las poblaciones de especies (comunidades) de una localidad" (Begon et al. 1986 p.610).

Por otra parte, el surgimiento y desarrollo de una comunidad puede ser seguido a través de los cambio de sus atributos o propiedades, tales como la biomasa, riqueza de especies,

diversidad, equitabilidad, estabilidad y homeostasis, entre otros. Estos atributos que define a la comunidad en un tiempo y espacio dados, presentan una estructura que cambia temporalmente (Horn 1974). Las comunidades pueden llegar a estados donde los cambios se dan en períodos muy largos (en el tiempo ecológico) y parece existir una cierta estabilidad, pero lo cierto es que las propiedades comunitarias nunca se encuentran en un estado estático. En general, el cambio es la regla más que la excepción en las comunidades biológicas.

Estos cambios pueden ser visualizados en dos escalas de tiempo: a corto plazo, en donde los cambios tienen un carácter estacional y se les denomina como cíclicos, fluctuaciones ó tendencias. Por otra parte, existen cambios a largo plazo, que además son recurrentes en el continuo del tiempo, y son incluidos en el término de sucesión (Sjörs 1980). La diferencia entre estos tipos de cambio se basa no solo en la escala de tiempo a la que ocurren, sino también en el efecto sobre el conjunto de especies. Mientras que en las fluctuaciones las comunidades "retornan" a su composición original después de unas ciertas condiciones de cambio, en la sucesión (también teóricamente) las comunidades se van sustituyendo en un proceso de cambio continuo y direccional.

Es importante señalar que la visión de la sucesión como una secuencia ordenada de reemplazo dirigida por un ambiente autogénico, ha sido rechazada por diversos autores (p.ej. Gleason 1926; Peet & Christensen 1980). En el ambiente autogénico, los primeros estados serales o sucesionales están determinados por

los factores abióticos, pero conforme este proceso avanza, pasa a ser controlado por la propia comunidad y las interacciones bióticas. Esto, reduce el ámbito del proceso sólo a la parte biótica de los sistemas, no obstante que, ahora sabemos que dentro del proceso sucesional cambian no solo las agrupaciones de seres vivos, sino también las condiciones del ambiente que rodean a estas comunidades.

Aunque la sucesión comprende a toda la comunidad, podemos separar los distintos grupos de organismos que la conforman. Cuando se toma en cuenta solamente a los vegetales de una comunidad, se está hablando de la sucesión vegetal. Esta fue definida como "un patrón de cambios en la composición de especies de una comunidad de plantas, después de una perturbación radical o la apertura de un nuevo espacio en el ambiente físico" (Horn 1974).

Finalmente, a pesar de la importancia *per se* que encierra la sucesión ecológica, no existe una definición que sea aceptada de manera común. Sin embargo, pienso que en base a las definiciones ya existentes se puede elaborar un concepto que represente la idea de sucesión manejada intrínsecamente en este trabajo. Este conceptualiza a la sucesión como una secuencia de cambios no estacionales en la composición de una comunidad, las asociaciones biológicas y propiedades ambientales de una localidad (McNaughton & Wolf 1979), y que pueden deberse a la secuencia de asociaciones vegetales y animales (Drury y Nisbet 1973). Se toma en cuenta tanto los aspectos bióticos como ambientales del proceso lo que

da una visión más amplia de los alcances de este proceso.

II. SUCESION PRIMARIA Y SECUNDARIA.

La sucesión comienza cuando en cualquier hábitat de nueva creación ya sea por una perturbación humana, un proceso geológico violento o cualquier otro fenómeno, los individuos de distintas especies comienzan a invadir dicho espacio (McNaughton & Wolf 1979).

Las especies que colonizan estos nuevos hábitats y que dan inicio a la secuencia sucesional, reciben comúnmente el nombre de pioneras (Wynne-Edwards 1962 en Brown 1984). Estas especies, en términos generales, ocupan hábitats con baja estabilidad temporal (Southwood 1977), y una alta incidencia solar. Poseen atributos tales como una gran producción de propágulos (los cuales tienen gran poder de dispersión principalmente por el viento), incrementando así la posibilidad de alcanzar nuevos espacios recién abiertos (Horn 1974). Las semillas de estas especies germinan en sitios abiertos con un rápido crecimiento y maduración. Además de una alta supervivencia y latencia por largo tiempo después de su arribo a estos sitios. Sin embargo es muy difícil que sobrevivan en sitios ocupados por ellas mismas u otras especies ó donde el régimen de sombra sea alto (Southwood 1977).

La forma en que el nuevo hábitat se crea y el proceso sucesional da inicio, se ha categorizado tradicionalmente de dos formas: si el área creada no ha sido ocupada previamente por una

comunidad (i.e. una roca de nueva exposición resultado de una erupción volcánica o derrumbe) se le denomina sucesión primaria. Pero si el hábitat nuevo es creado en un área en la que se eliminó una comunidad establecida anteriormente (i.e. un campo agrícola abandonado, un bosque talado o un terreno después de un fuego) se designa al proceso como sucesión secundaria (Brown 1984).

Las principales diferencias en esta clasificación radican, además del origen del sustrato en el cual se va a desarrollar la nueva comunidad, en la existencia de condiciones más favorables (en el caso de la sucesión secundaria) para el establecimiento de las plantas pioneras debido a la presencia de propágulos (*in situ*). Esto se debe a que algunos de los organismos de la comunidad erradicada y/o sus estructuras reproductivas (como semillas) ó propágulos (estolones) están presentes.

En el caso de la sucesión primaria, no hay la presencia de estos propágulos y el proceso de colonización comienza en condiciones mucho menos receptivas para el establecimiento de las especies pioneras. Además, es común en la sucesión secundaria, que la comunidad que fue eliminada haya modificado las condiciones físicas del ambiente haciendo el espacio más "receptivo" para la colonización.

En consecuencia, la velocidad de desarrollo de los atributos comunitarios, es diferente en los dos tipos de sucesión. Además, esta velocidad de cambio de las propiedades funcionales del sistema es mayor durante los primeros estados del proceso

(sucesión temprana) y particularmente en la sucesión secundaria (McNaughton & Wolf 1979). Esta última generalmente, suele ser más rápida a través del tiempo, que la sucesión primaria.

Un ejemplo de lo anterior, lo encontramos en el estudio donde se evaluó el papel funcional de un cerezo (*Prunus pennsylvanica*) en la sucesión secundaria en áreas forestales taladas en New Hampshire, E.U.A. (Marks 1972). Dicho árbol forma parte de las especies que dominan entre los primeros 5-20 años al inicio de la sucesión secundaria. Este estudio encontró que algunas de las propiedades del bosque maduro fueron restituidas casi de inmediato por esta planta; el área foliar, el nitrógeno acumulado y la producción primaria anual neta, alcanzaron en los primeros 5 a 6 años valores comparables al del bosque maduro. En la actualidad, el concepto de sucesión secundaria como un proceso de "reparación" de los sistemas es un pilar en la teoría ecológica moderna (Bazzaz 1975).

III. MODELOS DE LA SUCESION.

Aún cuando la sucesión es un concepto básico dentro del campo de la ecología de comunidades, aún no existe una teoría general aceptada plenamente que explique de manera satisfactoria el desarrollo de este proceso de reemplazo de especies, atributos comunitarios y su efecto sobre las condiciones ambientales.

Uno de los primeros modelos sobre el desarrollo sucesional, fue planteado por F.E. Clements (1916). En éste, el proceso de sucesión es altamente ordenado y las comunidades son

conceptualizadas como una clase de "super-organismo" altamente integrado, que sigue en la sucesión un desarrollo gradual y progresivo similar a la ontogenia de un organismo individual, desde su nacimiento hasta alcanzar el estado de madurez denominado "clímax".

Según esta teoría, retomada por Odum (1969), se planteó que el desarrollo de las comunidades a través de la "sucesión ecológica", es autogénico, unidireccional y predecible, al menos en características tales como la diversidad de especies, o la relación entre producción primaria neta (ganancia de energía) y respiración (pérdida de energía). El proceso principia, cuando se crea un espacio como consecuencia de una perturbación a comunidad establecida en un determinada localidad y diversos grupos de especies ocupan progresivamente dicho sitio, modificándolo de manera que las condiciones ambientales van siendo menos aptas para sí mismos y posibilitando el establecimiento de nuevas especies. Finalmente se desarrolla una comunidad la cual es capaz de permanecer indefinidamente, controla los cambios y está en equilibrio con el clima imperante en la región (clímax climático) y con las condiciones locales del suelo (clímax edáficos). La regresión de esta sucesión sólo es posible si ocurre alguna perturbación que reinicie el proceso.

A pesar de que el modelo de Clements sobre el desarrollo sucesional ha sido quizá el más usado en la literatura (y de hecho aún se usa para explicar por lo menos parte de este proceso) quizá por su sencillez, ha sido criticado por numerosos

investigadores desde su planteamiento (p.ej. Gleason 1926; Drury & Nisbet 1973). Simultáneamente con el reconocimiento de que la sucesión es más compleja de lo que la teoría del monoclímax de Clements sugiere, se han propuesto explicaciones alternativas que han tomado en cuenta otros factores (como el poblacional o la importancia de las perturbaciones naturales).

Una de las teorías alternativas y que mayor aceptación han tenido, fue nombrada como el "policlímax" y surgió como una evidente respuesta al monoclímax de Clements. Tansley (1939 en Krebs 1985) fue uno de los primeros en proponer el concepto de policlímax, es decir, es posible identificar diferentes comunidades de clímax en un área, como aquellas reguladas por la humedad o los nutrientes del suelo, de la actividad de los animales y otros factores. Whittaker (1953) tomó esta idea y propuso una variante a la idea del policlímax, en "la teoría del patrón clímax", según la cual cada especie está adaptada a cierto tipo de condiciones ambientales (clima, suelo, incendios, factores bióticos, viento, etc.), en las cuales dicha especie es competitivamente superior, de manera que distintas especies serán dominantes en distintos puntos del clímax. Este variará poco a poco, conforme a los gradientes ambientales y no son separables en tipos de clímax definidos.

Por otra parte, Egler (1954 en Krebs 1985) señaló que la sucesión es un proceso heterogéneo, ya que el desarrollo de una comunidad en particular depende de las especies que colonizen primero el espacio libre. Este modelo de sucesión es más

individualista, ya que cada especie intenta excluir o suprimir a nuevos colonos y el proceso sucesional por tanto se vuelve menos predecible, porque las comunidades no siempre convergen al clímax climático. Este modelo llamado "composición florística inicial", es una de las bases para considerar a la sucesión como un proceso poblacional, explicable en función de las historias de vida que toman parte en la sucesión (Peet y Christensen 1980).

Una de las diferencias más importantes entre los distintos modelos de sucesión, radica en los mecanismos de establecimiento y reemplazo de especies durante el proceso.

Connell y Slatyer (1977) han propuesto tres mecanismos de reemplazamiento de especies, denominados como de facilitación, inhibición y tolerancia (Fig. 1):

- a. Modelo de facilitación. Este fue propuesto por Clements, solo las especies sucesionales tempranas pueden establecerse. Posteriormente dominan y modifican el medio, de manera que lo hacen inadecuado para el reclutamiento y supervivencia de ellas mismas, pero favorable para especies de estados más avanzados en sucesión. Este modelo puede ser aplicado en algunas sucesiones primarias, tales como la colonización de suelo después de una regresión glacial (Lawrence 1967 en Brown 1984) ó en la colonización de dunas costeras en lagos (Olson 1958 en Brown 1984). También ciertas sucesiones heterotróficas como las de consumidores de carroña, estiércol o madera son factibles de ser explicadas por este

modelo, donde algunas especies dependen del "fracaso" de los primeros colonizadores para que ellas puedan invadir el espacio (Connell & Slatyer 1977; Brown 1984).

- b. Modelo de tolerancia. Inicialmente pueden establecerse tanto especies tempranas como tardías, pero sólo estas últimas presentan reclutamiento y supervivencia en presencia de otras especies, debido a sus habilidades competitivas superiores. Se plantea que la secuencia es determinada solamente por las características de historias de vida de cada especie. La evidencia que apoya este modelo es muy pobre (Connell & Slatyer 1977; Brown 1984, Peet & Christensen 1980).
- c. Modelo de inhibición. Pueden establecerse especies tempranas y tardías, pero sólo aquellas que aseguran un espacio y otros recursos pueden tener reclutamiento e inhibir el desarrollo y supervivencia de otras especies presentes o invasoras subsecuentes. Su reemplazamiento ocurre sólo cuando están debilitadas o mueren por algún factor ambiental. Connell y Slatyer se inclinan por este modelo y citan bastante evidencia basada sobre todo en sucesiones secundarias. Por ejemplo, los primeros colonizadores reducen la tasa de germinación y crecimiento de especies de sucesión tardía (Keever 1950).

Estos mecanismos principian cuando por una perturbación se crea un espacio en el ambiente, además, las características de historia de vida de los primeros colonizadores es similar en los

tres modelos, pues corresponden a las de especies pioneras (Fig.1).

Las diferencia de los modelos radica, aparentemente, en la forma de reemplazamiento de especies que aparecen posteriormente en la secuencia sucesional. Después que las especies pioneras han empetado el proceso de la sucesión, las especies posteriores reemplazan a las colonizadoras y éstas a su vez también serán reemplazadas. Los mecanismos planteados, intentan explicar no sólo el cambio de especies sino también las modificaciones en las condiciones ambientales que rodean a cada comunidad de plantas y animales durante los distintos estados de este proceso. Esto amplía la idea de cambio desde las especies mismas hasta los factores abióticos, extendiendo el concepto de sucesión a un proceso comunitario y no sólo al nivel individualista de Gleason (1926) y Drury & Nisbet (1973).

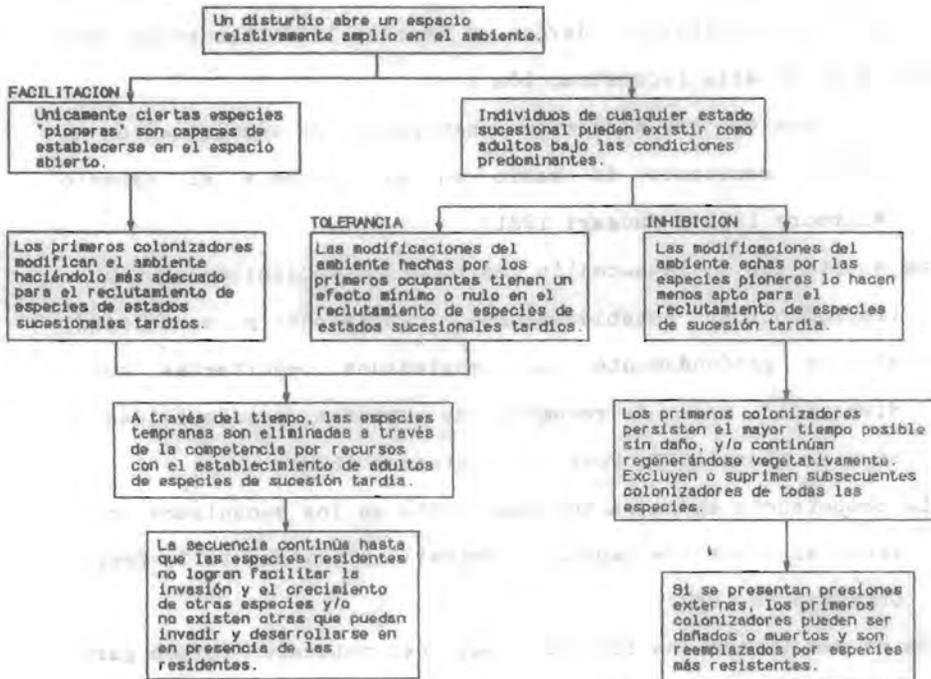


Fig. 1. Diagrama de los tres mecanismos de reemplazamiento de especies propuestos por Connell & Slayter (1977). Tomado de Begon et al. (1988).

Por otra parte, en los últimos diez años, se ha tratado de reformular la teoría sucesional, ya que con el mayor conocimiento sobre el funcionamiento y estructura de los ecosistemas, existe la clara tendencia a la negación del monoclímax, al menos en sus concepciones vulgarizadas de la comunidad como un "organismo" y el "equilibrio ecológico" (Jardel y Sánchez 1989). Los puntos más importantes de esta reconstrucción son:

1. Se reconoce que los ecosistemas naturales, se encuentran en un proceso constante de cambio en el tiempo y el espacio (Whitmore 1982 y Shugart 1981).
2. Se acepta que en la sucesión los procesos poblacionales (reproducción, establecimiento, crecimiento y mortalidad) afectan profundamente las propiedades comunitarias como: diversidad, tasa de recambio de especies, productividad y biomasa (Horn 1971; Peet & Christensen 1980).
3. La competencia es un factor importante en los mecanismos de reemplazamiento de especies (Connell y Slatyer 1977; Peet & Christensen 1980).
4. Se ha demostrado que las perturbaciones naturales forman parte natural de la dinámica de los ecosistemas (Sousa 1984; Bazzaz 1983).
5. Se sabe que en una escala de tiempo ecológica y geológica, los cambios climáticos alteran la distribución de las especies, y por lo tanto son factores de cambio en la composición de las comunidades (Shugart 1981).

IV. FACTORES QUE AFECTAN LA SUCESION

Las propiedades de las comunitarias son consecuencia de los efectos de los individuos sobre la misma comunidad y el ambiente. Como un proceso comunitario, la sucesión puede ser el resultado de la subsecuente dinámica de poblaciones, y ésta a su vez puede resultar de la dinámica de los individuos (McNaughton y Wolf 1979) y de sus historias de vida es éstos.

La importancia de las propiedades individuales sobre el proceso sucesional habfan sido reconocidas desde hace tiempo pero solo en años más recientes varios investigadores han formalizado estas ideas. Por ejemplo, Gleason (1926) y Drury & Nisbet (1973) propusieron que la sucesión puede ser entendida como una consecuencia de una habilidad diferencial de colonización, crecimiento y supervivencia de especies adaptadas, que crecen en los diferntes ambientes a lo largo de un gradiente.

Además, se han realizado diversos estudios que aunque están basados en las propiedades comunitarias, enfatizan la importancia de las características de las historias de vida de cada especie como un factor determinante en los patrones sucesionales (p.ej. Connell & Slatyer 1977 y Botkin *et al.* 1972).

En otras palabras, cuando se abre un espacio y empieza la colonización, las especies que dan principio a esta secuencia sucesional son las que están relativamente disponibles y cerca del sitio perturbado y, por lo tanto, no es sorprendente que se observen secuencias de reemplazamiento con tendencia a repetirse. Estos patrones no son necesariamente el reflejo de la

determinación biológica del tipo propuesto por Clements, sino, más bien, de una sucesión que se desarrolla en términos de las interacciones de las estrategias evolutivas (historias de vida) de cada especie, sin la determinación de un proceso encausado hacia el clímax (Pickett 1977 en Peet y Christensen 1980).

Con base en lo anterior, se han propuesto algunas generalizaciones (Noble y Slatyer 1980):

1. La composición de especies después de un disturbio depende sobre todo de los propágulos (estructuras dispersoras sexuales ó asexuales), las cuales pueden llegar de otro sitio o haber persistido a la perturbación, ó estructuras reproductibles de órganos sobrevivientes.
2. Inmediatamente después de una perturbación hay un impulso al reclutamiento o regeneración en condiciones de baja competencia por espacio u otros recursos.
3. Posteriormente a este impulso, el reclutamiento desciende cuando las plantas se establecen y se vuelve difícil desplazarlas.
4. El subsecuente reclutamiento de especies adicionales es algunas veces facilitado por el primer inquilino, pero es frecuentemente restringido y puede ser inhibido.
5. En ausencia de disturbios posteriores, se establecen especies de mayor longevidad de vida las cuales se pueden regenerar en presencia de sus propios adultos y finalmente empezar a ser dominantes.

En conclusión, las historias de vida junto con las características fisiológicas determinan, las respuestas del potencial poblacional a un proceso sucesional que se desarrolla en un medio ambiente competitivo y cambiante.

Finalmente, podemos decir que normalmente sólo ha contemplado a las propiedades individuales y relaciones de competencia, como causas determinantes de la dirección de la sucesión, y aunque acepta implícitamente al estrés físico por cambios en las condiciones ambientales, como otra causa de esta direccionalidad, excluye otros posibles factores que también tienen el potencial para influir en la sucesión y que únicamente han empezado a ser considerados de manera más consistente hasta años recientes, como es el caso de los herbívoros.

V. LOS HERBÍVOROS Y LA COMUNIDAD VEGETAL.

Los herbívoros son un grupo grande y heterogéneo de especies animales, que son considerados como un gremio de la comunidad, ya que hacen uso de un recurso, en este caso, las plantas, en una forma similar (como alimento).

Los herbívoros pueden afectar la dinámica poblacional de sus plantas huésped (ver Crawley 1983), y se hipotetiza que son y han sido la presión selectiva que ha fomentado la evolución de las defensas químicas y físicas de las plantas contra ellos (véase Dirzo 1980). Al mismo tiempo, el efecto poblacional de los herbívoros puede en ocasiones conducir a cambios en la comunidad de plantas, ya que la afectar el número de su(s) planta(s)

huésped(es) pueden también alterar las relaciones de ésta(s) con otras especies (Núñez-Farfán 1987).

Varios estudios han intentado resumir el papel de los herbívoros en la estructuración de una comunidad vegetal (p.ej. Tansley y Adamson 1925; Jones 1933; Milton 1940; citados en Harper 1969); esta fase de las interacciones planta-herbívoro no había recibido mucha atención (Crawley 1983).

Una de las primeras revisiones del papel de los herbívoros en las comunidades vegetales fúe realizada por Harper (1969). En ésta revisión, se señalan los trabajos de M. Jones (1933), sobre el efecto de la intensidad de pastoreo en la composición florística en los sistemas de pastizal en Gales. Jones encontró que la diversidad de los pastizales era aumentada por la introducción de herbívoros que seleccionaban a la(s) especie(s) dominantes y que permitían la entrada de especies menos "palatables" y competitivamente inferiores.

Para señalar el contrastante papel de los herbívoros, Harper cita los experimentos de M.E.J. Milton (1947), con diferentes intensidades de pastoreo por ovejas. Este autor observó que la diversidad florística de los sistemas de pastizal disminuía en presencia de herbívoros. Aunque nuevas especies vegetales invadían los sitios de experimentación, la mayor parte de estos nuevos individuos eran más aceptables para los herbívoros que la vegetación existente, generalmente pastos, y por lo tanto eran seleccionados preferentemente por las ovejas sobre la flora original.

La principal diferencia entre los resultados de Jones y Milton, está relacionada claramente con el grado de palatabilidad de las especies dominantes y al preferencia de los herbívoros. En los experimentos de Jones, donde las especies dominantes eran preferidas por los herbívoros, el continuo sobrepastoreo aumenta la riqueza florística. En los experimentos de Milton, las especies dominantes eran menos aceptadas y el sobrepastoreo consolida la dominancia de unas pocas especies. Por los tanto, en estos trabajos se demuestra que en pastizales naturales o artificiales, el balance de especies vegetales es sensible al control por la acción del forrajeo selectivo.

Experimentos en los cuales se han eliminado a los fitófagos de una comunidad vegetal, han corroborado la validez de las propuestas hechas por Harper. Se ha encontrado que bajo ciertas condiciones, los herbívoros generan y mantienen la diversidad vegetal, mientras que bajo otras circunstancias, la reducen. Parece ser que el resultado de esta situación depende de las preferencias de los herbívoros y la capacidad competitiva de las plantas (Dirzo 1984). Los experimentos realizados han encontrado evidencia que apoya estas dos suposiciones y reafirman las aseveraciones en cuanto al efecto de los fitófagos sobre la diversidad vegetal (Lubchenco 1978; Waser & Price 1981).

Lubchenco (1978) realizó un experimento con el caracol marino *Littorina littorea*, el cual es un depredador de las comunidades de algas en la zona de rocas de intermareas. Ella encontró que en ausencia de *L. littorea*, la diversidad de esta

comunidad disminuía, ya que el alga *Enteromorpha intestinalis* se convierte en la especie dominante. Cuando el depredador estaba presente en densidades intermedias, no existió exclusión competitiva de *E. intestinalis* y por lo tanto la diversidad de la comunidad aumentaba; en densidades muy altas, se formaba un dosel del alga *Chondrus crispus*, la cual es impalatable para *L. littorea*, disminuyendo la diversidad y reafirmando la dominancia de una sola especie.

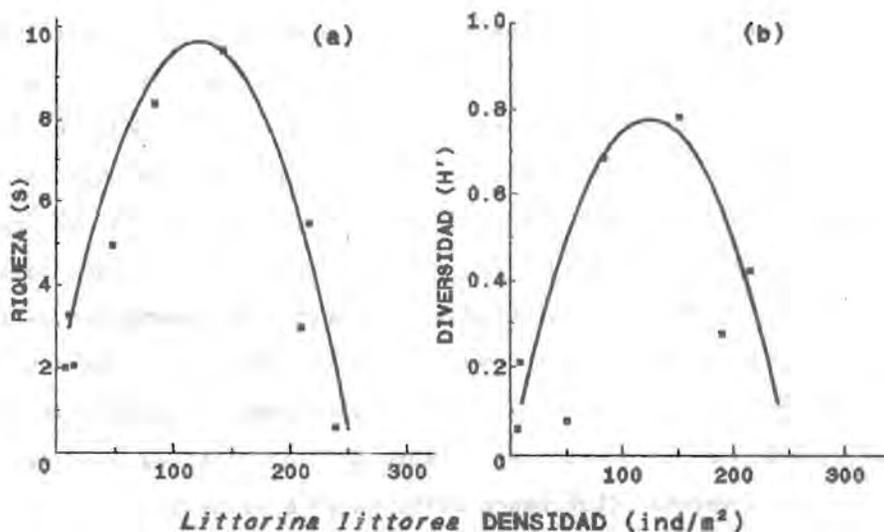


Fig. 2. Efecto de la densidad de *Littorina littorea* sobre la riqueza (a) y la diversidad (b) de especies de algas en pozas dejadas por la marea alta. H' es un índice de diversidad basado en el porcentaje de cobertura de cada especie de algas. Cada punto representa diferentes pozas en Nahant, Massachusetts en 1974. Tomado de Lubchenco 1978.

De lo anterior, se plantea que a bajas densidades de forrajeo (menos de 50 ind/m²), la diversidad de esta comunidad es baja y ocurre una dominancia por una sola especie, mientras que a densidades intermedias, se asegura que no existe exclusión competitiva y la diversidad es alta; finalmente, en densidades muy altas de forrajeo (más de 200 ind/m²) la diversidad se torna muy baja, debido a que una especie que no es preferida por *L. littorea* se vuelve dominante. Lubchenco encontró que entre la presión de forrajeo y la diversidad vegetal (para esta comunidad) existe una relación de tipo unimodal (Fig. 2).

Ella concluye que el aumento de la riqueza (S) y la diversidad (H') vegetal de esta comunidad está relacionada íntimamente con la presión que ejercen los herbívoros por el forrajeo.

Por otra parte, un experimento en el cual se encontró que los herbívoros disminuyen la diversidad de una comunidad vegetal fue reportado por Waser y Price (1981). Ellos trabajaron en el Desierto Sonorense al sur de Arizona, durante dos años, censando una comunidad de plantas anuales con germinación invernal y reportan que la diversidad decrece consistentemente en función del incremento del forrajeo reciente por ganado vacuno.

Estos experimentos parecen afirmar que tanto para sistemas marinos como terrestres, los herbívoros afectan la diversidad vegetal en tres casos diferentes:

- a) Cuando el principal competidor, es también el alimento preferido, el forrajeo evita el monopolio competitivo y

la diversidad vegetal es alta.

- b) Si el competidor no dominante (o subordinado) es preferido por los herbívoros, la exclusión competitiva aumenta y la diversidad se reduce.
- c) La diversidad puede incrementarse o decrecer dependiendo de la intensidad de forrajeo, esto debido a la densidad de los herbívoros y su presencia constante o intermitente.

En concordancia con esto, Harper (1969) propone; i) bajas densidades de pastoreo permiten la exclusión competitiva, reduciendo la diversidad, ii) una intensidad moderada, permite a los competidores inferiores, persistir y aumentar la diversidad, iii) con el forrajeo intenso (sobrepastoreo) se eliminan muchos individuos y especies, dejando solamente las plantas menos comestibles en un ambiente de baja diversidad (Dirzo 1985).

Harper (*op.cit.*), concluye que no se pueden realizar generalizaciones a cerca del papel de los herbívoros sobre la diversidad vegetal. Estos pueden incrementar o disminuir la riqueza florística dependiendo de cada comunidad, del tipo de herbívoro y las relaciones planta-herbívoro que se den.

VI. EL IMPACTO DE LOS HERBIVOROS SOBRE LA SUCESION VEGETAL.

Desde los trabajos de Warning (1896) y Cowles (1901), sobre la sucesión en las comunidades de dunas costeras, diversos autores han tratado de explicar el desarrollo de este proceso (p. ej. Clements 1916; Egler 1954; Whittaker 1953; Odum 1969; Connell & Slatyer 1977). Generalmente, todos han

considerado al estrés físico experimentado por las plantas debido a los cambios en el ambiente de la comunidad y a la competencia por recursos entre las plantas, como las principales causas que determinan el curso sucesional (Drury y Nisbet 1973; Horn 1974).

Más recientemente, Noble y Slatyer (1980) al proponer algunas generalizaciones sobre los factores que afectan la sucesión basándose en consideraciones como la disponibilidad de especies en un sitio después de un disturbio, las historias de vida, confirman que la competencia intra e interespecífica entre plantas y los recursos del sitio, segúan siendo los principales determinantes del curso que seguirá el proceso sucesional.

Además de estas causas, trabajos recientes han empezado ha considerar y evaluar, que los herbívoros también influyen en la diversidad, estructura y sucesión de las comunidades e indirectamente en la composición del hábitat y el suelo, y el ciclaje de los nutrientes (Crawley 1983; Núñez-Farfán & Dirzo 1985).

Sin embargo, a pesar del creciente conocimiento de la participación de los fitófagos, como otro de los factores importantes en la estructuración de las comunidades vegetales y en especial en el desarrollo sucesional, existen pocos trabajos que consideren este factor, ya sea en condiciones naturales o influidas por el hombre. La influencia de los herbívoros depende mucho del tipo de comunidad y fitófago.

Diversos estudios han demostrado que la presencia de los herbívoros afecta el desarrollo sucesional, ya que como

anteriormente se explicó, al actuar sobre la riqueza de especies (S) y diversidad (H') a través de los cambios que producen en la supervivencia, crecimiento ó reproducción de las poblaciones de plantas (Dirzo 1985), provocan cambios significativos en la tasa de renovación de especies (β -diversidad), y el número de plantas reclutadas, además de los cambios en el porcentaje de cobertura (Grime 1968; Núñez-Farfán 1987). El resultado de esta influencia sobre los atributos comunitarios, se refleja directamente en la tasa sucesional, es decir, la velocidad con que una comunidad pasa de un estado a otro de la sucesión. Obviamente, la velocidad varía en cada comunidad pero, independientemente a ésto, existe evidencia que apoya las aseveraciones de que los herbívoros son capaces de acelerar este proceso, o por el contrario, retardarlo (p.ej. Brown 1982, 1984; McBrien, et al. 1982; Lubchenco 1983).

Uno de los experimentos que ha demostrado que los herbívoros aceleran la sucesión, fúe realizado por J. Lubchenco (1983). Ella trabajó con una comunidad de algas, en la zona rocosa de intermareas en Nueva Inglaterra. Esta comunidad se caracteriza por la presencia de sólo unas pocas especies de fitófagos pequeños, principalmente gasterópodos. Uno de los herbívoros más importantes, es el caracol *Littorina littorea*, cuyo efecto sobre la sucesión secundaria, fue evaluado por medio de la manipulación de la presencia ó ausencia de este herbívoro. *L. littorea* se alimenta preferentemente de las algas efímeras propias de los primeros estados sucesionales. Si estas algas no son consumidas por el caracol, las condiciones de los estados

tempranos de la sucesión persisten, ya que inhiben la aparición de otras especies como *Fucus vesiculosus*, la cual es característica de estados más avanzados. Por lo tanto, el efecto del herbívoro es acelerar la secuencia de la sucesión temprana de esta comunidad, debido al escape de *F. vesiculosus* a la inhibición por las algas efímeras.

En un caso contrario, McBrien *et al.* (1983), encontraron que la presencia de los herbívoros crisomélidos del género *Trirhabda*, retardan el proceso sucesional de un campo agrícola abandonado, en Ontario. Estos coleópteros se alimentan principalmente de los individuos de *Solidago canadensis*, una herbácea perenne, que puede dominar períodos de la sucesión intermedia de esta comunidad. Al preferir a esta herbácea, los coleópteros provocan una reducción en su porcentaje de cobertura (entre 40-70% cuando están presentes los depredadores). Esto produce un incremento en el porcentaje de cobertura de especies de estados sucesionales tempranos. La sucesión vegetal de esta comunidad, experimenta una reversión temporal con la pérdida de dominancia de especies sucesionales tardías (como *S. canadensis*), e incrementa la dominancia de especies de sucesión temprana, y aumenta la riqueza florística.

Varios experimentos de exclusión/adición de mamíferos en áreas de continuo pastoreo, han demostrado que la exclusión de éstos produce un aumento en la talla de las herbáceas y arbustos. Si se dejaba seguir el proceso con los herbívoros excluidos, eventualmente estas áreas se convertían en bosques (Duffey *et al.* 1974; Ellison 1980; Watt 1981; cit. en Brown 1984).

En los ejemplos anteriores, se puede afirmar que los herbívoros frenan el proceso sucesional. Con respecto a este hecho V. Brown (1982) concluye: "un incremento en la tasa de acumulación y recambio de especies vegetales en ausencia del daño por herbívoros ha sido demostrado y está se asocia con una tendencia del aumento del índice pastos/hierbas, sobrevivencia de mayor número de plántulas e incremento de la cobertura vegetal". También, los individuos tienden a tener mayor cantidad de estructuras reproductivas y su época reproductiva se adelanta. Por lo tanto, la remoción experimental de los herbívoros (tanto insectos como mamíferos; Brown 1985) incrementa estas tasas de recambio y acumulación. Así, el impacto de los fitófagos sobre comunidades vegetales de hábitats sucesionales tempranos parece ser la reducción de la tasa sucesional.

VII. EL PRESENTE ESTUDIO

Las conclusiones anteriores se pueden aplicar a sistemas de pastizal en campos agrícolas, pero no es válido generalizar debido a que si tomamos en cuenta el trabajo de Lubchenco (1983), se obtienen conclusiones contrastantes, donde la presencia de los herbívoros parece acelerar este proceso, al aumentar la tasa de recambio de especies.

Podemos decir, que ésto sólo refleja la amplia gama de posibles efectos de los herbívoros sobre la sucesión, y aunque todos los trabajos antes mencionados han evaluado de alguna manera la importancia de los herbívoros sobre el proceso sucesional, definitivamente existe un amplio campo de

investigación y la necesidad de trabajos diseñados con este fin.

Uno de los primeros investigadores que propuso experimentos diseñados especialmente para este tipo de interacciones planta-herbívoro, fue J.L. Harper (1989). El señaló hace más de 20 años: "antes de poder realizar generalizaciones sobre el papel de los herbívoros en la estructuración de la composición vegetal, son necesarios estudios experimentales de sistemas manipulados".

Harper reconoce tres tipos principales de experimentos para evaluar la importancia directa de los depredadores vegetales: a) exclusión de herbívoros, b) adición de los mismos y c) control de la intensidad de forrajeo.

Para la realización de la presente investigación se eligió la exclusión de los herbívoros como metodología experimental para poder medir la influencia de los fitófagos sobre el desarrollo de una comunidad de herbáceas ó malezas.

OBJETIVOS

1. Describir el curso sucesional inicial de una comunidad de herbáceas que se desarrolla a partir del abandono de un campo agrícola.
2. Evaluar el impacto de los herbívoros insectos y mamíferos pequeños (en conjunto y separadamente), sobre el proceso sucesional de esta comunidad.
3. Describir los cambios florísticos y estructurales de los atributos de dicha comunidad herbácea, bajo el efecto de los tratamientos de exclusión y acceso de herbívoros.

CARACTERISTICAS DE LA COMUNIDAD ESTUDIADA

Las especies de la comunidad estudiada, se consideran como "malezas"; su definición tiene varias acepciones. Desde el punto de vista ecológico, "una planta es una maleza, si en algún área geográfica sus poblaciones se desarrollan exclusiva o principalmente en ambientes en el que el hombre ha intervenido y perturbado la vegetación original, y por supuesto, no son plantas cultivadas" (Baker 1974 en Molina 1984; Rzedoswky y Rzedoswki 1979). Estas herbáceas, a veces llamadas vegetación secundaria, son consideradas como las comunidades del primer estado de la sucesión (pioneras), en los sitios donde la vegetación primaria u original fue destruida parcial o totalmente, con fines agrícolas o ganaderos. Tomando en cuenta el tipo de hábitats que estas plantas ocupan, se distinguen dos grandes grupos: las arvenses, que están ligadas a cultivos o parcelas agrícolas abandonadas, y las ruderales, que son propias de sitios poblados y vías de comunicación (Rzedoswky 1983). Sin embargo, hay ocasiones en que una misma planta puede ser encontrada en ambientes ruderales y arvenses, por lo que esta clasificación aunque útil no es mutuamente excluyente. Para la comunidad de este estudio, se consideró que la mayoría de las especies estaban dentro del grupo de las arvenses.

Aunque ya se han nombrado las características de las especies que dan principio a los procesos sucesionales (pioneras), específicamente, las arvenses poseen atributos que las hacen especies de gran tolerancia ecológica que les permite colonizar exitosamente un amplio espectro de cultivos o hábitats.

Algunas de tales características incluyen: a) un mecanismo de latencia que les permite persistir como semilla en el suelo por varios años, b) un patrón de germinación asincrónico, c) altas tasas de crecimiento relativo durante la fase pre-reproductiva, d) una alta plasticidad fenotípica, e) alta capacidad reproductiva en cuanto las condiciones son propicias, f) autocompatibilidad y en el caso de los sistemas de entrecruzamiento abierto, g) polinización por agentes no especializados o anemofilia (Young & Evans 1976; Holzner 1982 citados en Molina 1984).

En el Valle de México, su flora arvense está constituida por más de 250 especies. Las familias mejor representadas son Gramineae y Compositae, las cuales forman en conjunto el 37.3% del total de las especies arvenses del Valle. En cuanto a la estacionalidad de estas especies, el grupo dominante son las anuales de verano, las cuales constituyen el 50%. Las especies perennes representan cerca del 36% y dado que para nuestro país el invierno representa una época de seca del año, las anuales de invierno están pobremente representadas (Villegas 1969 en Molina 1984).

Las características de la comunidad de este estudio, concuerdan con lo anteriormente citado: rápido desarrollo (menos de un año), asociado al régimen de lluvias, un número relativamente bajo de especies, además de una cierta sencillez para su identificación. Todo esto daba cierta facilidad para el seguimiento de su desarrollo. Se consideró que la relativa simplicidad de este sistema se prestaría para la exploración de un proceso tan complejo como lo es, la sucesión ecológica.

LOCALIZACION DEL SITIO DE ESTUDIO

El área donde se realizó la parte experimental del presente trabajo corresponde a una parcela agrícola localizada en los terrenos del Campo Experimental "Valle de México" (CEVAMEX), que pertenece al Centro de Investigaciones Forestales y Agropecuarias del Estado de México (CIFAP-MEX), el cual es uno de los centros de investigación establecidos por el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias (INIFAP) dependiente del la Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos (SARH).

El CEVAMEX tiene su sede en Chapingo, en el municipio de Texcoco, Méx. y se localiza en el kilómetro 33 de la carretera México-Texcoco (Fig. 3), a los 19°17' de latitud norte y 98°53' de longitud oeste (SARH 1991).

El Campo Experimental tiene una altitud promedio de 2249 m.s.n.m. con una topografía casi plana, ya que la pendiente media es de 0.1% (SRH 1971). El sustrato está constituido por depósitos lacustres del cuaternario y los suelos son del tipo "hidrocuenca salino-sulfídrica" (Del Valle 1983), con una profundidad de 50 cm y con un pH de la capa superficial que varía entre 8.4 y 10.7 (SHR 1971). La concentración de sales en el suelo y subsuelo varía como función del contenido de humedad (mayor lixiviación).

La superficie del campo está destinada principalmente para el cultivo de maíz, fríjol y trigo (SARH 1991).

El clima de la zona es del tipo C (Wo) (W) b (1'), el cual corresponde al más seco de los subhúmedos con lluvia en verano,

en la clasificación climática de Köeppen modificada por García (1988). Durante el año de 1989, la Estación Meteorológica de la Universidad Autónoma de Chapingo registró una precipitación anual de 426.2 mm y una temperatura media anual de 17.4 °C. En los meses de junio a septiembre se presentaron los valores máximos de precipitación (Fig. 4), y aunque la fórmula climática indica la temporada de lluvia durante el verano, en 1989, ésta duró un mes más (hasta septiembre). Debido a que en este período se llevan a cabo la mayoría de las prácticas agrícolas de la región se le denomina de "temporal".

A causa del tipo de suelo que predomina en Chapingo, Méx. la flora que habita en estos llanos aluviales salobres, está compuesta principalmente por vegetación halófila (Rzedowski & Rzedowski 1979), predominando las gramíneas (Villegas 1969 en Molina 1984; González 1982). Tomando en cuenta el número de individuos, las especies más abundantes en los sitios fueron *Eragrostis mexicana*, *Cyperus esculentus*, *Chloris virgata* y *Eleusine multiflora*, todas dentro de la categoría de pastos (observación personal).

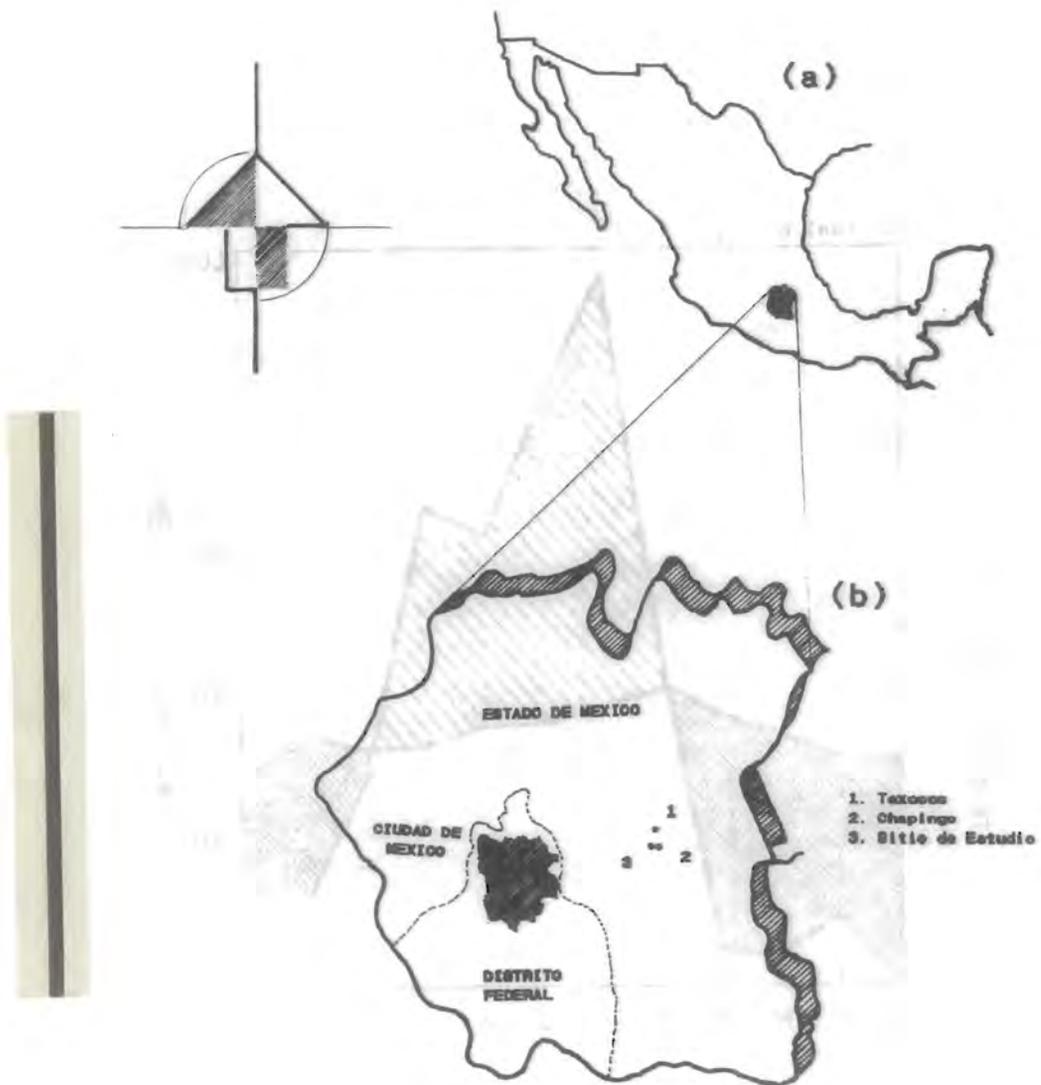


Fig. 3. Localización del sitio de estudio (parcela agrícola):
 (a) en México y (b) dentro del Estado de México. Para
 detalles consultar el texto.

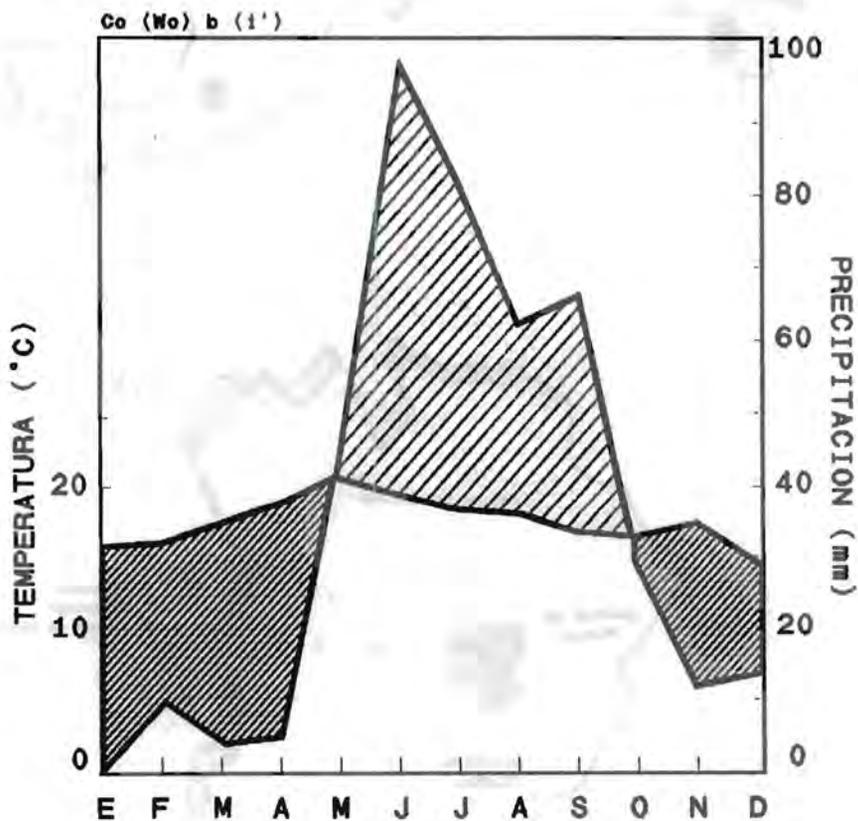


Fig. 4. Temperatura y precipitación media mensual registradas durante el año de 1989 para Chapingo, Méx. Datos de la Estación Metereológica de la Universidad Autónoma de Chapingo.

M E T O D O L O G I A

I. DISEÑO EXPERIMENTAL

Para este estudio, el diseño experimental consistió en el establecimiento de un bloque completamente aleatorizado en el cual se colocaron las parcelas sujetas a dos tratamientos de exclusión de fitófagos (con dos niveles cada uno). Los tratamientos se asignaron en función de dos grupos de herbívoros, insectos y vertebrados, y los niveles correspondieron a la presencia o ausencia de éstos ("sin" y "con"), teniendo 10 repeticiones por cada nivel.

El diseño total incluyó un tipo de exclusión para cada gremio de herbívoros (insecticida y cerca) en dos niveles, obteniendo por lo tanto, cuatro combinaciones que se denominaron como tratamientos:

- A. Parcelas control (sin insecticida y sin cerca).
- B. Parcelas con exclusión de insectos (con insecticida) y sin cerca.
- C. Parcelas con exclusión de mamíferos (con cerca) y sin insecticida.
- D. Parcelas con exclusión combinada, con insecticida y con cerca.

Los tratamientos fueron nombrados con números para simplificar su manejo, así que cuando no existía exclusión de cerca o insecticida se usaba un "1" y con exclusiones de algún tipo se usaba el número "2", nombrando siempre primero el tratamiento con insecticida y después el de cerca, de manera que la clasificación final es:



		SIN	CERCA	CON
INSECTICIDA	SIN	<u>1 1</u>		<u>1 2</u>
		10 repeticiones		10 repeticiones
	CON	<u>2 1</u>		<u>2 2</u>
		10 repeticiones		10 repeticiones

Con las diez réplicas por nivel se obtuvieron 40 parcelas en total, las cuales se dispusieron en el terreno agrícola de manera completamente aleatorizada (Cochran & Cox 1957), con la finalidad de evitar que las posibles diferencias entre parcelas de un mismo tratamiento fueran debidas a algún gradiente ambiental, (humedad, salinidad, etc.) y no como consecuencia de los tratamientos de exclusión (Fig. 5). Este terreno agrícola tenía una forma rectangular (64x54 m) y un área de 3456 m².

Las parcelas experimentales consistieron en cuadros de 1x1 m, delimitadas por medio de cuatro estacas de madera, en una de las cuales estaba marcado un número del 1 al 40, para facilitar su localización dentro de la parcela agrícola (Fig. 5), además del tratamiento al cual fueron asignadas (Fig. 6a). Por otra parte, en las parcelas que correspondían a tratamientos con cerca, las medidas fueron de 1.5x1.5 m. En el centro de esta área de 2.25 m², se encontraba la zona núcleo de 1x1 m marcada por las estacas de madera, y en donde se llevaban acabo los censos mensuales. El espacio restante entre la zona núcleo y la cerca, sirvió de área de amortiguamiento evitando el efecto de borde y sombreado causado de la malla (Fig. 6b).

Para el caso de los insectos, las exclusiones se hicieron por medio del uso de un insecticida de amplio espectro con acción

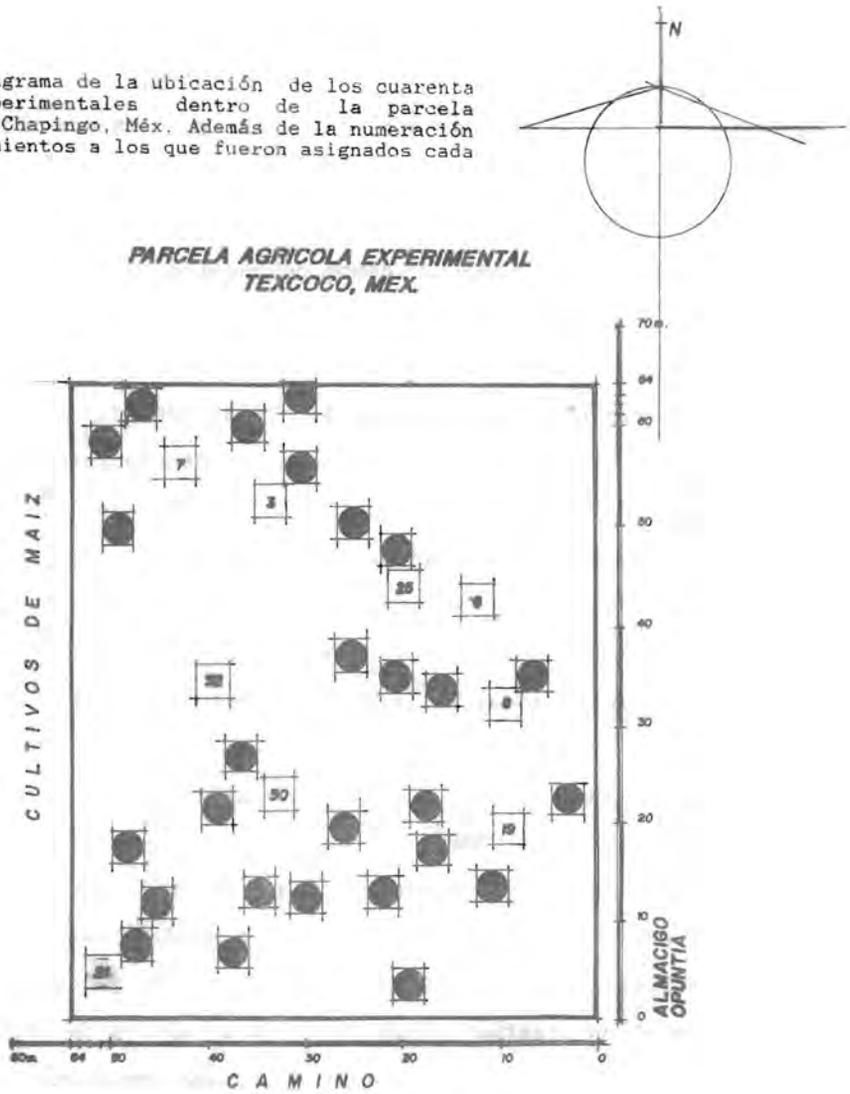
sistémica y de contacto (Nuvacrom 60, Ciba Geigy) que fue depositado localmente por aspersión con agua, en una solución al 3% directamente sobre las hojas por medio de un aspersor manual. Previamente se investigaron otros posibles insecticidas y éste fue elegido por su amplio campo de acción además de no ser fitotóxico. Otras de las ventajas de este insecticida era su bajo índice de lavado por las lluvias, no obstante, se realizaba una aplicación semanal para asegurar la efectividad del tratamiento.

Para la exclusión de vertebrados se establecieron mallas de alambre del tipo para gallinero con un diámetro de 1.5x1.5 cm, el cual se consideró lo suficientemente angosto para evitar la entrada, en especial, de pequeños roedores ya que las ardillas y tuzas que fueron avistados en el sitio, son más grandes y por tanto el diámetro de la malla es suficiente (Fig. 6b). Además, la cerca fue enterrada a 20 cm con la finalidad de tratar de evitar la entrada a las parcelas por medio de galerías subterráneas.

II. OBSERVACIONES DE CAMPO

A partir de junio y hasta octubre de 1989, se llevó a cabo un censo mensual que abarcaba todos los cuadros de observación. El primer censo se realizó en el mes de junio ya que en mayo no se encontraron plantas colonizando los sitios de observación debido a que la temporada de lluvias estaba comenzando (Fig. 3). Por otra parte, se decidió que el último censo fuera en octubre debido a que este era el momento en el cual las plantas, y en general la comunidad, habían terminado el primer ciclo reproductivo (correspondiente al período de lluvias de 1989). Los registros se realizaron durante la primera quincena de cada mes.

Fig. 5. Diagrama de la ubicación de los cuarenta sitios experimentales dentro de la parcela agrícola en Chapingo, Méx. Además de la numeración y los tratamientos a los que fueron asignados cada parcela.



TRATAMIENTOS

-  11: SIN INSECTICIDA - SIN CERCA
-  12: SIN INSECTICIDA - CON CERCA
-  21: CON INSECTICIDA - SIN CERCA
-  22: CON INSECTICIDA - CON CERCA

Durante los censos, se usó un cuadrante construido con varillas de aluminio, que formaban un cuadro de 1x1m el cual cabía entre las estacas de madera de cada sitio. Este cuadro se dividió con hilo nylon en 25 subcuadros (20x20 cm), de manera que cada parcela quedaba cuadriculada y al colocar el cuadrante era más fácil la localización de cada planta (Fig. 6a). A cada individuo se le colocó una etiqueta plástica con un número que era registrado en una libreta.

A través del desarrollo de esta comunidad de herbáceas, se observó que la mayoría de los individuos correspondían a gramíneas y que las plantas que no formaban parte de este grupo tenían una frecuencia baja de aparición dentro de las parcelas. Por lo anterior, se decidió separar a los individuos en dos grandes grupos: aquellos en las familias Gramineae y Cyperceae se les denominó monocotiledóneas y a todas las demás familias se les designó como dicotiledóneas. Esta distinción se realizó para facilitar el análisis de los datos, basándose en características como la abundancia y estructura de las plantas.

Los datos de campo obtenidos por planta en cada censo y cuadro fueron: especie, talla (altura y ancho), número de hojas totales y dañadas por herbívoros, número de estructuras reproductivas (flores, frutos o panículas) y número de ramas (para las dicotiledóneas).

De manera general y para cada sitio se registró el número de reclutamientos, supervivencia y mortandad de plantas. Además, en el mes de octubre, cuando se realizó el último censo y los individuos fueron desenterrados y colectados tratando de no

perder biomasa. Después eran guardados en bolsas de papel debidamente etiquetadas. Ya en el laboratorio, se desecaban en una estufa a 90° C durante 72 horas y finalmente se pesaban, obteniendo la biomasa individual. El peso de las plantas se obtuvo con una resolución de centésimas de gramo (esto debido a que las plantas más pequeñas normalmente presentaban valores de biomasa comprendidos en este rango).

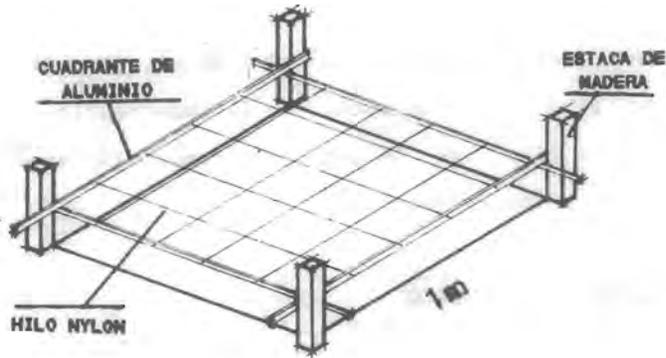
Además, con la finalidad de conocer la identidad de las especies que formaban esta comunidad, se recolectaron plantas a lo largo del tiempo de estudio. Posteriormente se les identificó y se cotejó con ejemplares de la colección del herbario del Instituto de Biología.

En cuanto al daño por herbívoros, éste se evaluó con relación al total de individuos por cuadro y mensualmente se contaban las hojas dañadas por planta. Esta medición sólo se aplicó a las dicotiledóneas, ya que en los pastos, no se registraron daños notorios causados por los herbívoros.

Con base a los datos obtenidos se evaluaron:

1. El número total de especies establecidas en los sitios de experimentación a través del tiempo (en cada uno de los distintos tratamientos).
2. Tamaño de las plantas (cobertura y biomasa), así como su capacidad reproductiva (número de estructuras reproductivas).
3. Estructura y composición de las parcelas.
4. Curso temporal del daño por herbívoros.

(a)



(b)

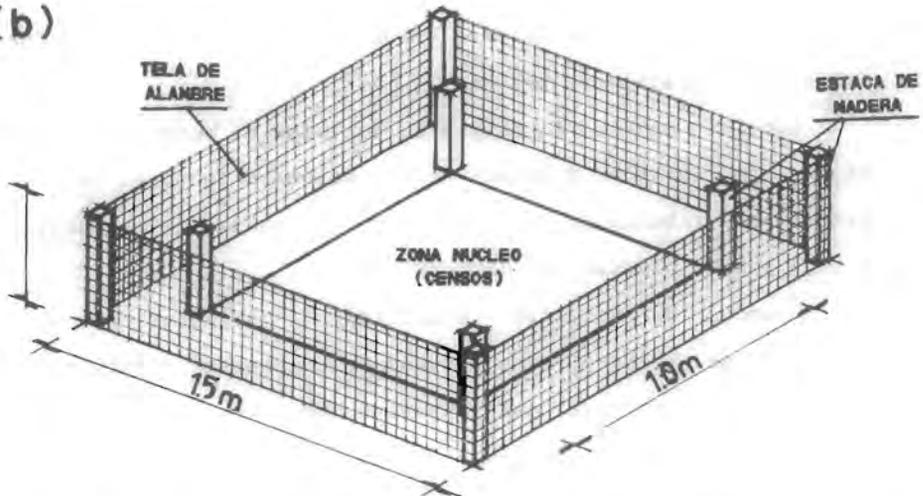


Fig. 6. Esquema del montaje de los sitios experimentales establecidos dentro del terreno agrícola abandonado: (a) sitios correspondientes a los tratamientos 11 y 21, (b) sitios correspondientes a los tratamientos 12 y 22 (para detalles ver el texto).

A partir de esto, se calcularon atributos de la comunidad, tales como la riqueza y diversidad florística (S y H'), similitud florística (entre parcelas y en el tiempo), la dominancia de los distintos gremios o especies, y la importancia del daño por herbívoros a nivel de individuo y comunidad en la capacidad reproductiva y supervivencia.

III. ANALISIS ESTADISTICO

El análisis de los datos se planteó en base a un modelo de efectos fijos (tipo I) del Análisis de Varianza de dos vías (ANDEVA) (Sokal & Rohlf 1981).

Se analizaron tres fuentes de variación: insecticida (I), cerca (C) e interacción (I*C). En todos los análisis se planteó un modelo con dos niveles para cada factor de exclusión ó fuente de variación (ausencia-presencia).

Con las pruebas de ANDEVA de dos vías se pudo determinar el efecto de las tres fuentes de variación ó factores sobre los distintos atributos de la comunidad (variables de respuesta) y los grupos de plantas que la constitúan.

Cuando se encontró significancia estadística en los análisis, se aplicaron las pruebas de contraste múltiple con el fin de especificar qué tratamiento era estadísticamente significativo (prueba de Tukey; Steel y Torrie 1988). El nivel de confianza para todas las pruebas estadísticas fue de $p < 0.05$.

Los datos fueron analizados inicialmente en su escala original. Sin embargo, se encontraron variable en las cuales los errores experimentales se no se distribuyeron normal e

independientemente con una varianza común, condiciones que el ANDEVA exige para su validez (Steel & Torrie 1988). En estos casos se recurrió a la transformación de los datos, con la finalidad de que éstos se distribuyeran de forma aproximadamente normal. Además, tales transformaciones también se proponen hacer que las medias y las varianzas sean independientes, y que las varianzas resultantes sean homogéneas (Sokal & Rohlf 1981).

Dependiendo de la naturaleza de los datos de cada variable en la que hubo necesidad de aplicar una transformación, éstas fueron:

Para el caso de fracciones o porcentajes de hojas dañadas (Steel & Torrie 1988), se usó la transformación seno inverso:

$$x' = \arcseno \sqrt{x}$$

Cuando los datos provenían de conteos de las plantas, ya sea el número total de individuos o especies (Steel & Torrie 1988), se utilizó la transformación raíz cuadrada:

$$x' = \sqrt{(x+0.5)}$$

Y cuando los datos correspondieron a la biomasa expresada en gramos (Steel & Torrie 1988), la transformación usada fue logarítmica:

$$x' = \log (x+1)$$

Una vez hechas las transformaciones se aplicaron pruebas de bondad de ajuste, en especial X^2 y Kormogorov-Smirnov (Sokal & Rohlf 1981), para asegurar que las distribuciones obtenidas de los datos transformados no se desviaran significativamente de la normalidad ($\alpha \leq 0.05$). También se usaron pruebas de homogeneidad de varianzas (prueba de Barlett), con el fin de asegurar la

homocedasticidad del ANDEVA (Sokal & Rohlf 1981).

Sin embargo, hubo variables que no fue posible analizar por el ANDEVA, debido a que alguno de los requisitos que este análisis requiere no se pudieron cumplir, en estos casos se recurrió al uso de un Modelo Log-lineal Generalizado (GLIM 3.77, Royal Statistical Society of London 1985), el cual permite el análisis de variables con distribución no normal, asignando una función de ligamiento logarítmica a la variable de respuesta (log y) cuando se trataba de una variable con una distribución de errores tipo Poisson, común en variables discretas (e.g. conteos; Núñez-Farfán 1991). Ya que la mayoría de las variables estudiadas fueron el resultados de conteos, el uso del GLIM bajo las condiciones indicadas ayudó al análisis de variables con errores distintos de la distribución normal. Además, existen otras razones en cuanto a los datos que permitieron el uso del modelo Log-lineal (ver Apéndice 1).

Uno de los atributos evaluados fue la diversidad florística, obteniéndose por medio del Índice de Shannon-Wiener (Peet 1980), el cual se expresa como:

$$H' = - \sum p_i \log p_i$$

donde p_i es la frecuencia relativa de la especie (n_i/N). Los valores de diversidad también fueron analizados mediante el uso de un análisis de comparación múltiple no paramétrico (prueba de Kruskal-Wallis; Stell & Torrie 1988) ya que los índices no son susceptibles de transformaciones y no siempre conocemos cómo se distribuyen. Se utilizaron los valores de H' de cada réplica (cuadro) en cada tratamiento.

Por otra parte, los valores de cobertura fueron obtenidos por medio de la fórmula del área de una circunferencia:

$$A=\pi r^2$$

donde A era el valor de cobertura (cm²) y r el radio. Esta se obtenía del promedio de dos mediciones por planta en el campo: se midieron dos ramas (para el caso de las dicotiledóneas) y hojas (para los pastos), formando un ángulo de 90°. Estas medidas se promediaron posteriormente y el resultado representaba el radio de cobertura por planta.

RESULTADOS

1. ANALISIS FLORISTICO

En el transcurso del trabajo de campo se colectaron diversos ejemplares de las plantas que crecieron en el terreno experimental. Se encontraron un total de 37 especies (Tabla 1) correspondientes a 17 familias de herbáceas reportadas para la flora del Valle de México (Sánchez 1980); 28 especies estuvieron dentro de los cuadros de observación y las 9 restantes no formaron parte de la composición de las parcelas de experimentación.

Se encontró que 10 de éstas pertenecen a las familias Gramineae y Cyperaceae (9 y 1, respectivamente), representando el 27.02% de las especies y como se dijo, forman el grupo de las monocotiledóneas. Las 27 especies de plantas no monocotiledóneas, que pertenecen a 15 familias de dicotiledóneas y representaban el 72.97% (Fig. 7a).

Las 10 especies de monocotiledóneas sí aparecieron dentro de los cuadros de observación y las 9 especies que no formaron parte de la composición florística de las parcelas experimentales pertenecen al grupo de las dicotiledóneas. Esto puede dar una idea de las diferencias en la distribución de las especies de plantas.

El hecho de encontrar 17 familias de herbáceas representadas por 35 especies habla de la heterogeneidad taxonómica de este grupo de plantas anuales (en su mayoría), colonizadoras de sitios perturbados y en este caso de una parcela agrícola abandonada; ellas forman la comunidad pionera con la cual da inicio un

proceso de sucesión secundaria. La mayoría de las especies que habitan en este primer estado sucesional son catalogadas como arvenses, malas hierbas o malezas.

En cuanto al número de individuos totales se registraron 8687 plantas dentro de los sitios de observación. La familia más abundante fue Gramineae, con 3548 individuos lo que representa el 56.06% de plantas censadas; también la familia Cyperaceae tuvo un alto número de individuos en las parcelas (1219) y aportó el 15.21% del total de plantas registradas.

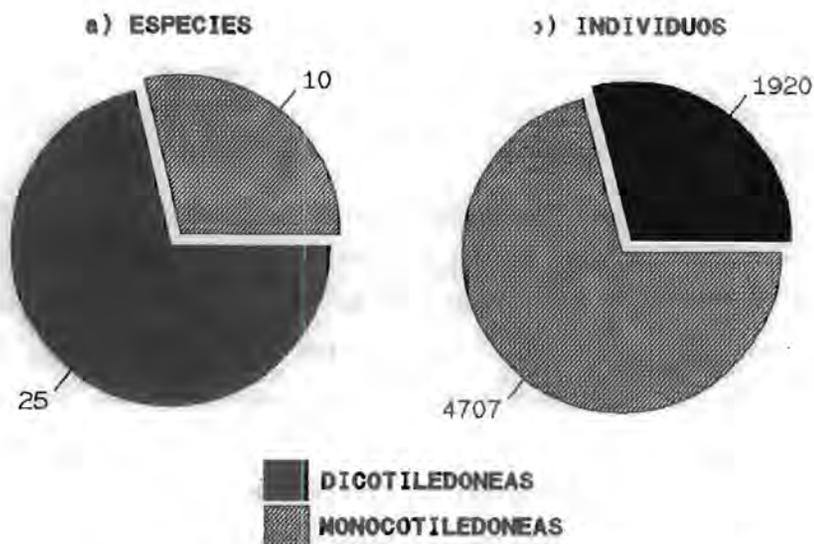


Fig. 7. Porcentajes de especies (a) e individuos (b), de los grupos de plantas monocotiledóneas y dicotiledóneas en la composición de la comunidad de herbáceas de los sitios de experimentación establecidos en una parcela agrícola abandonada de Texcoco, Méx. en 1989.

TABLA 1. Lista de especies herbáceas que aparecieron en el terreno experimental de Texcoco, Mex. durante el período de junio-octubre de 1989, se agruparon en familias y además se muestran los tratamientos en los cuales se hallaron (*). También se anotan las especies que no se encontraron dentro de los sitios experimentales pero se colectaron dentro del campo agrícola abandonado.

ESPECIE	FAMILIA	TRATAMIENTO+			
		11	12	21	22
<i>Eragrostis mexicana</i> (Lag)Link.	Gramineae	*	*	*	*
<i>Chloris virgata</i> Swartz	Gramineae	*	*	*	*
<i>Eleusine multiflora</i> A. Richard	Gramineae	*	*	*	*
<i>Bouteloua filiformes</i> (Fourn.)Griffiths	Gramineae	*	*	*	*
<i>Cynodon dactylon</i> (L.)Link	Gramineae	*	*	*	*
<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.)Scop	Gramineae	*	*	*	*
<i>Aristida arizona</i> Vasey	Gramineae	*	*	*	*
<i>Bromus carinatus</i> Hook. y Arn.	Gramineae	*	*	*	*
<i>Brachiaria meziana</i> Hitchcock	Gramineae	*		*	
<i>Cyperus esculentus</i> L.	Cyperaceae	*	*	*	*
<i>Lipidium virginicum</i> L.	Cruciferae	*	*	*	*
<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	Cruciferae				*
<i>Brassica campestris</i> L.	Cruciferae	*			
<i>Solanum rostratum</i> Dunal	Solanaceae	*	*	*	*
<i>Physalis philadelphica</i> Lamarck	Solanaceae			*	
<i>Datura stramonium</i> L.	Solanaceae			*	
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	Compositae	*	*		
<i>Dysodia chrisantemoides</i> Lag.	Compositae	*	*	*	*
<i>Simsia amplexicaulis</i> Cav.	Compositae	*	*	*	*
<i>Gallinsoga parviflora</i> Cav.	Compositae			*	*
<i>Sanvitalia procumbens</i> Lam.	Compositae			*	*
<i>Parthenium hysterophorus</i> L.	Compositae			*	*
<i>Taraxacum officinale</i> Weber	Compositae			*	*
<i>Bidens pilosa</i> L.	Compositae			*	*
<i>Malva parviflora</i> L.	Malvaceae	*	*	*	*
<i>Spharalcea angustifolia</i>	Malvaceae			*	*

ESPECIE	FAMILIA	TRATAMIENTO+			
		11	12	21	22
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Herit	Geraniaceae	*	*	*	*
<i>Euphorbia adenoptera</i> Bertol	Euphorbiaceae	*	*	*	*
<i>Chenopodium album</i> L.	Chenopodiaceae	*	*	*	*
<i>Portulaca oleracea</i> L.	Portulacaceae	*	*	*	*
<i>Oxalis vallicola</i> Knuth	Oxalidaceae	*	*	*	*
<i>Amaranthus hybridus</i> L.	Amaranthaceae	*	*	*	*
<i>Verbena ciliata</i> Benth	Verbenaceae	*	*	*	*
<i>Melilotus indicus</i> (L.) ALL.	Leguminosae	*	*	*	*
<i>Oenothera laciniata</i> (Will) Munz.	Onagraceae	*	*		
<i>Mirabilis jalapa</i> Linn.	Nyctaginaceae				
<i>Cuphea angustifolia</i> Jacq.	Lythraceae				

(*) Presentaron por lo menos un individuo dentro de los cuadros de experimentación de alguno de los tratamientos.

(+) Significado de la representación numérica de cada tratamiento. Se señalan los niveles de exclusión de cada factor.

TRATAMIENTO	NIVELES	
1 1	SIN/INS	SIN/CER
1 2	SIN/INS	CON/CER
2 1	CON/INS	SIN/CER
2 2	CON/INS	CON/INS

Las dos familias de plantas monocotiledóneas contribuyeron en conjunto con 4787 plantas, es decir el 71.27% del total de individuos. Por otra parte, los 1920 individuos restantes que representaron a las dicotiledóneas sólo aportaron el 28.72% de las herbáceas censadas (Fig. 7b).

La composición florística en cuanto al número y porcentaje de individuos totales muestra claramente que la comunidad estudiada está constituida predominantemente por un sistema de pastizal en su primer período sucesional y las plantas dicotiledóneas forman la fracción comunitaria menos abundante, ya que poseen pocos individuos por especie a pesar de contar con un mayor número de éstas.

2. ANALISIS DEL DAÑO POR HERBIVOROS

El primer paso para poder hacer inferencias sobre el efecto de la exclusión de herbívoros sobre los distintos atributos de la comunidad vegetal de herbáceas en el tiempo (riqueza, cobertura, etc.), fue evaluar la efectividad de los tratamientos a través de los niveles de daño foliar de las plantas en cada cuadro de observación. Este daño se evaluó de dos maneras: el porcentaje de hojas dañadas por los herbívoros en cada planta por tratamiento, y por otra parte, como el número de plantas dañadas en cada sitio por tratamiento.

Para el porcentaje de hojas dañadas por planta/tratamiento, se encontró que existieron diferencias significativas entre los tratamientos con y sin insecticida ($p < 0.05$). En los promedios porcentuales de hojas dañadas para los cuatro tratamientos

aplicados se hizo claro que la aplicación del insecticida reduce el número de hojas dañadas en los tratamientos con insecticida sin cerca y con insecticida-con cerca (sólo 10.39% y 8.94% respectivamente) en comparación a los tratamientos sin insecticida (46.55 y 39.93%; ver Fig. 8). Estos resultados confirman que el insecticida reduce efectivamente el daño por insectos herbívoros.

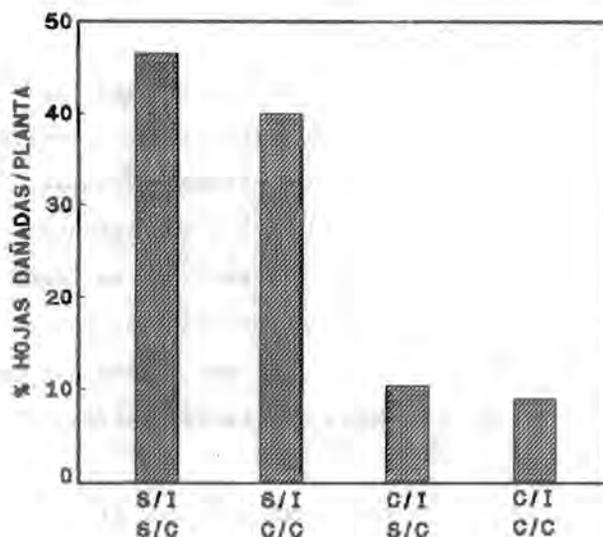


Fig. 8. Porcentajes promedio de hojas dañadas por herbívoros en las parcelas experimentales de los cuatro tratamientos en la comunidad de herbáceas de la parcela agrícola en Texcoco, Méx. durante 1989.

En cuanto a los tratamientos con y sin cerca, no se encontraron diferencias significativas al comparar los promedios, estos son prácticamente iguales (25.57% en las parcelas sin cerca y 25.22% cuando la cerca estaba presente), lo cual indica que los pequeños mamíferos (ratas, tuzas y ardillas avistadas en esta comunidad) no afectan de manera significativa los niveles de daño foliar durante los primeros meses del proceso sucesional y que la mayor parte del daño se debe a insectos.

De manera similar al porcentaje de hojas dañadas, el número de plantas con daño fue estadísticamente diferente entre los cuatro tratamientos. En el análisis de varianza se encontró que a través del tiempo, el factor insecticida siempre afectó significativamente la cantidad de plantas dañadas por insectos, a diferencia de la cerca que no afectó este atributo en el mes de agosto (Tabla 2).

TABLA 2. Efecto de los factores insecticida y cerca (e interacción) sobre el número de plantas con daño por herbívoros, de la comunidad de herbáceas de Texcoco, Méx. Se reportan los valores de R^2 expresados en porcentaje. Los valores de p y R^2 se obtuvieron por medio de un modelo Log-lineal (Glim); (*) $p < 0.05$; (NS) $p \geq 0.05$; (--) no hubo significancia.

FUENTE DE VARIACION	p		R ² (%)	
	AGOSTO	SEPTIEM	AGOSTO	SEPTIEM
INSECTICIDA	*	*	47.3	29.3
CERCA	NS	*	--	1.7
INTERACCION	*	*	3.7	13.7

La presencia de insecticida disminuyó notablemente el número

de plantas dañadas por sitio/tratamiento, existiendo una diferencia de más de 26 y 22 plantas dañadas en sitios sin insecticida durante agosto y septiembre, respectivamente (ver Tabla 3). La varianza explicada por este factor presentó los valores más altos (Tabla 2), e indica que los insectos son importantes en la remoción de biomasa vegetal. Los valores superiores del porcentaje de hojas dañadas en presencia de los insectos (hasta 50%) apoya esta aseveración. Aunque de manera indirecta, esto puede ser también un indicio de la importancia de la presión que los insectos pueden ejercer sobre la sobrevivencia y reproducción de estas herbáceas.

Por lo que respecta a la cerca, su presencia no afectó significativamente la cantidad de plantas dañadas durante el mes de agosto, de hecho, la diferencia es de sólo tres plantas entre los promedios de los sitios sin cerca y con cerca (ver Tabla 3). En el mes de septiembre, las diferencias (significativas) muestran que la cerca afectó este atributo (Tabla 2). Al comparar los promedios encontramos que hay 41.13 plantas dañadas en presencia de cerca y 35.82 sin cerca, es decir, una diferencia de sólo 5 plantas entre los dos tratamientos (Tabla 3), el valor de varianza explicada por el factor cerca fue bajo (1.7%). Podemos afirmar que la cerca afecta, aunque no muy notablemente, el número de plantas dañadas lo cual está en concordancia con el análisis de porcentaje de hojas dañadas/planta. Lo anterior muestra que el efecto de los vertebrados herbívoros sobre este parámetro, no es muy importante, cuando menos en este período, aunque su efecto puede

ser a más largo plazo o sobre otros parámetros.

También se encontró que la interacción de estos dos factores fue significativa, y la varianza explicada fue de 3.7% en agosto y 13.2% en septiembre (Tabla 3).

TABLA 3. Número promedio de plantas dañadas por sitio/tratamiento en el tiempo. Se reportan los promedios combinados de los tratamientos con el mismo nivel de exclusión.

TRATAMIENTO	AGOSTO	SEPTIEM
11	44.87	39.62
12	47.42	62.26
21	23.55	32.44
22	15.00	22.62
SIN INS	46.06	50.20
CON INS	19.52	27.82
SIN CER	33.58	35.82
CON CER	30.13	41.13

3. ASPECTOS DEMOGRAFICOS

En la presente sección se analiza el efecto de los herbívoros sobre los atributos del total de individuos censados en las parcelas experimentales. Posteriormente en otras secciones, se analizará este efecto en función de los dos grupos de plantas de la comunidad: monocotiledóneas y dicotiledóneas.

a) Individuos Totales (N_{men}).

El total de plantas (N_{men}) correspondió a los organismos censados mensualmente en cada parcela de los cuatro tratamientos. El análisis de esta variable mostró que el insecticida tuvo un efecto significativo sólo en los meses de julio y agosto (Tabla 4).

TABLA 4. Efecto del insecticida y la cerca (e interacción) sobre el número total de plantas mensuales por cuadro de la comunidad de herbáceas de Texcoco, Méx.; (*) $p < 0.05$ y (NS) $p \geq 0.05$.

FUENTE DE VARIACION	p				
	JUNIO	JULIO	AGOST	SEPTI	OCTUB
INSECTICIDA	NS	*	*	NS	NS
CERCA	*	*	*	*	*
INTERACCION	*	*	*	*	*

En el mes de julio las parcelas sin insecticida tuvieron un menor número de individuos (44.77 y 44.55) que los sitios con insecticida (107.90 y 62.37). Contrariamente, para el mes de agosto el mayor número de individuos se presentó en los sitios sin insecticida (ver Tabla 5).

TABLA 5. Número de plantas promedio por mes en los tratamientos experimentales. Cada valor representa el valor medio de plantas por sitio para cada tratamiento.

TRATAMIENTO	JUNIO	JULIO	AGOST	SEPTI
1 1	4.2	44.8	117.9	182.2
1 2	18.2	44.6	109.4	183.4
2 1	2.4	107.9	121.4	198.5
2 2	17.2	62.4	82.7	155.4

Para el caso de la cerca, se encontró que este factor afectó de manera significativa en todos los meses que duró este experimento (Tabla 4).

Al combinar los promedios de los dos tratamientos sin cerca (11 y 21) por una parte, y con cerca (12 y 22) por otra, se observa que sólo en el mes de junio, los sitios sin cerca

presentaron un mayor número de individuos y posteriormente en los meses de julio hasta octubre, en ausencia de la cerca hubo un mayor número de plantas, cosa que fue evidente en el campo (Fig. 9). Esta única diferencia encontrada en junio en cuanto al patrón del número de individuos se debe muy probablemente a la heterogeneidad en el tiempo de germinación de las diferentes especies ó a las diferencias en la distribución del banco de semillas de terreno agrícola, y a las diferencias microambientales que pudieran existir entre las distintas zonas del terreno.

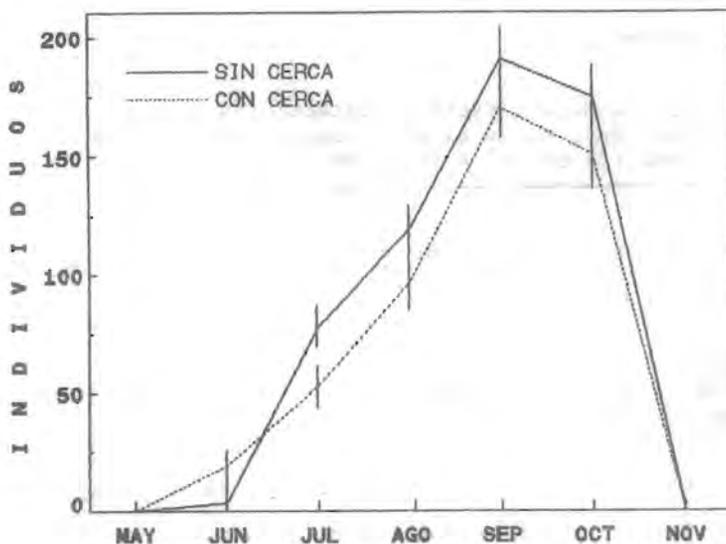


Fig. 9. Plantas mensuales promedio (\pm D.E.) en función del factor cerca. La línea continua representa la combinación de los tratamientos 11 y 21, la línea punteada representa similarmente a los tratamientos 12 y 22.

Con base a las diferencias en los promedios de individuos mensuales se puede inferir que los grupos de herbívoros (insectos y mamíferos) afectaron el número de plantas establecidas, encontrándose densidades menores de individuos por parcela en presencia de herbívoros, a través de este período sucesional.

b) Reclutamiento.

Existe una clara relación entre la exclusión de herbívoros y el reclutamiento de plantas en las parcelas experimentales; esta relación varía a través del tiempo en función del tipo de fitófago removido.

TABLA 6. Efecto de los factores insecticida y cerca (e interacción), sobre el reclutamiento mensual de plantas; (*) $p < 0.05$ y (NS) $p \geq 0.05$.

FUENTE DE VARIACION	p			
	JUNIO	JULIO	AGOST	SEPTIE
INSECTICIDA	NS	*	*	*
CERCA	*	*	*	*
INTERACCION	NS	*	NS	NS

La aplicación del insecticida afectó el reclutamiento en los meses de julio, agosto y septiembre. En cuanto a la cerca, su presencia alteró la entrada de nuevos individuos durante todos los meses de estudio (Tabla 6). Se encontró que los sitios con insecticida tuvieron un mayor reclutamiento en el mes de julio

(Tabla 7) pero en agosto y septiembre el número de plantas reclutadas fue mayor en las parcelas sin insecticida. Al obtener un promedio común de los sitios sin y con insecticida (11, 12 y 21, 22 respectivamente), lo anterior se observa más claramente, ya que en el mes de junio casi no existen diferencias en los valores promedio. Sin embargo en julio, el reclutamiento fue muy superior con la presencia de insecticida, fenómeno que se invierte en los dos meses siguientes (Fig. 10a).

En cuanto al factor cerca, el análisis estadístico fue significativo durante todos los meses de experimento (Tabla 7). El reclutamiento de los sitios sin cerca fue siempre en aumento con una pendiente positiva, aunque con valores menores que cuando estuvo la cerca, por otra parte, en presencia de esta exclusión se favoreció un enorme incremento en el reclutamiento en julio y posteriormente a este mes los valores encontrados fueron siempre en decremento (Fig. 10b).

TABLA 7. Reclutamiento promedio mensual de plantas por sitio para cada tratamiento.

TRATAMIENTO	JUNIO	JULIO	AGOST	SEPTI
1 1	4.2	39.5	84.1	68.1
1 2	18.2	26.2	65.0	73.2
2 1	2.4	98.8	50.7	44.4
2 2	17.2	51.8	35.4	55.0

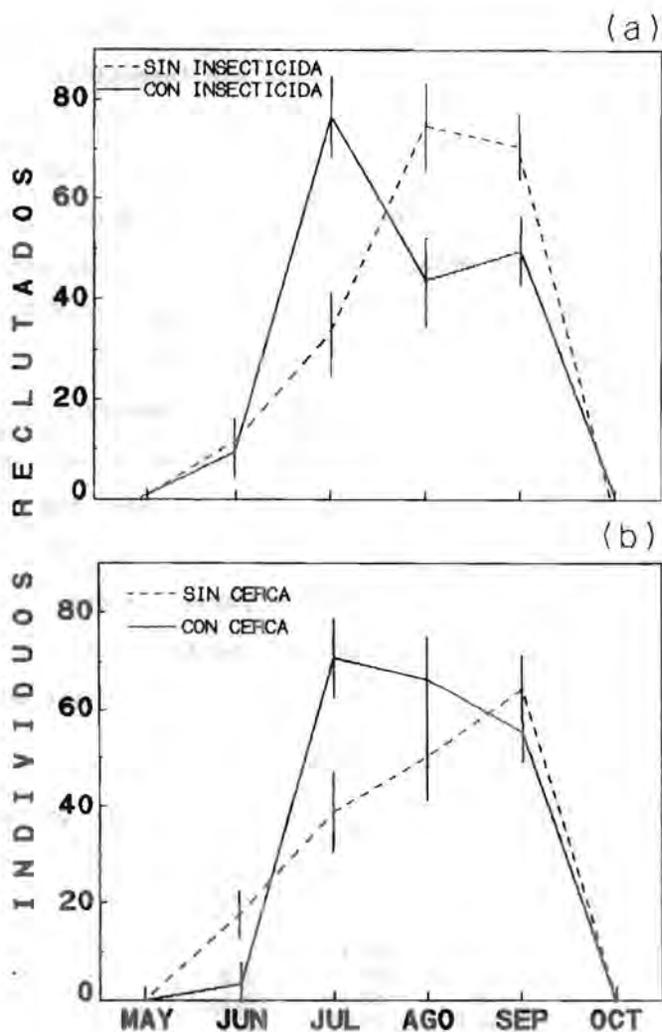


Fig. 10. Número de plantas reclutadas mensualmente (\pm D.E.) en función de los factores insecticida (a) y cerca (b). Se compararon las curvas de la combinación de tratamientos con el mismo nivel de exclusión para cada factor: (---) sin insecticida ó cerca y (—) con insecticida ó cerca.

c) Mortandad

Al igual que en el reclutamiento, este atributo fue afectado significativamente por los tratamientos aplicados (Tabla 8).

TABLA 8. Efecto de los factores insecticida, cerca e interacción en la mortandad de plantas mensualmente; (*) $p < 0.05$ y (NS) $p \geq 0.05$.

FUENTE DE VARIACION	p		
	AGOST	SEPTI	OCTUB
INSECTICIDA	*	*	*
CERCA	*	*	*
INTERACCION	NS	NS	NS

La presencia del insecticida en ciertas parcelas disminuyó notablemente la probabilidad de muerte de las plantas establecidas a través de los meses en que hubo pérdida de plantas, que fueron agosto, septiembre y octubre. Los valores más pequeños de mortandad siempre se registraron en los sitios con insecticida (Fig. 11), ésto muestra que la reducción del daño por insectos, producto de la aplicación del insecticida, da como resultado un incremento en la supervivencia de los individuos.

Por otra parte, la presencia de la cerca también fue significativa, aunque los valores promedio no son tan contrastantes como en el caso del insecticida (Tabla 9). A pesar de ser claro que con cerca la mortandad siempre fue ligeramente mayor, la poca diferencia encontrada pudiera indicar que la influencia directa de los mamíferos no es tan importante en la dinámica de este atributo y que tal vez otros procesos, por

ejemplo, la competencia entre plantas podría tener un efecto más profundo en la tasa de mortandad de individuos.

TABLA 9. Mortandad promedio de plantas mensual en los sitios sin cerca (tratamientos 11 y 21) y con cerca (tratamientos 12 y 22).

TRATAMIENTO	AGOST	SEPTI	OCTUB
SIN/CER	4.42	15.05	19.15
CON/CER	6.27	19.22	24.27

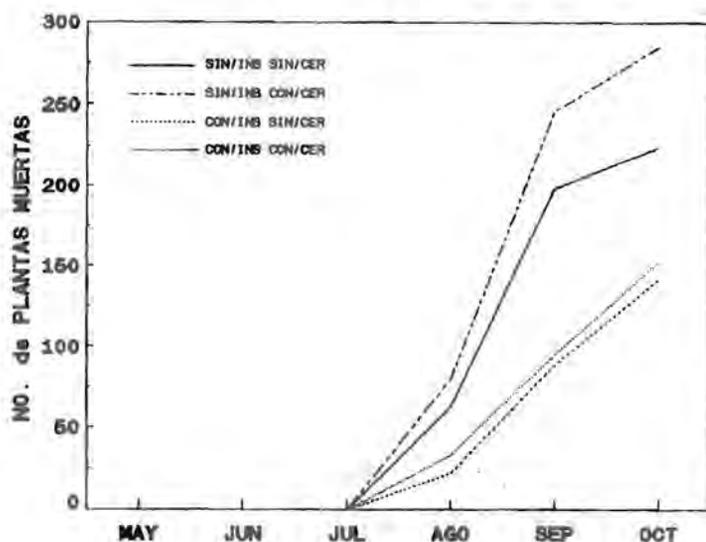


Fig. 11. Mortandad total de individuos (plantas) para los cuatro tratamientos de exclusión, durante los meses de julio a octubre de 1989.

4. ATRIBUTOS COMUNITARIOS

A) RIQUEZA DE ESPECIES (S)

Se encontraron diferencias significativas en este atributo para ambos factores en el mes de junio (Tabla 10). Posteriormente, durante los meses de julio a septiembre, la riqueza de especies no fue afectada por ninguno de los dos factores de exclusión (cerca e insecticida). Sólo en el mes de octubre el insecticida afectó nuevamente de manera significativa este atributo (Tabla 10).

TABLA 10. Efecto del insecticida y cerca (e interacción) sobre la riqueza de especies vegetales mensuales; (*) $p < 0.05$ y (NS) $p \geq 0.05$.

FUENTE DE VARIACION	p				
	JUNIO	JULIO	AGOSTO	SEPTIEMBRE	OCTUBRE
INSECTICIDA	*	NS	NS	NS	*
CERCA	*	NS	NS	NS	NS
INTERACCION	NS	*	NS	NS	NS

En el mes de junio, los tratamientos sin insecticida (11 y 12) tuvieron en conjunto un promedio mayor de especies que los tratamientos con insecticida (21 y 22; Tabla 11). En el caso de los tratamientos con cerca, estos presentaron un mayor número de especies (5.0 y 2.87) en comparación a los sitios sin cercar (0.8 y 2.44). De lo anterior, se podría deducir que la ausencia del insecticida favoreció la entrada de especies en el mes de junio aunque, la ausencia de cerca tuvo un efecto contrario es este

mismo mes. Sin embargo está también puede ser consecuencia de la heterogeneidad en la germinación o el banco de semillas del terreno agrícola, como se explicó anteriormente en el análisis del total de individuos mensuales.

En cuanto a octubre, los dos tratamientos sin insecticida (11 y 12) tuvieron el mayor promedio de especies que los tratamientos antagónicos (Tabla 11).

TABLA 11. Promedios mensuales de especies (sitio /tratamiento) para los cuatro tratamientos experimentales.

TRATAMIENTO	JUNIO	JULIO	AGOSTO	SEPTIEN.	OCTUBRE
1 1	2.44	6.77	10.44	14.44	11.44
1 2	5.00	7.22	11.44	14.88	12.88
2 1	0.80	9.00	10.40	12.20	9.50
2 2	2.87	6.00	9.25	13.27	10.75

Los resultados de los análisis de los atributos comunitarios restantes (riqueza, diversidad, altura, cobertura, hojas y estructuras reproductivas) son valores globales, que representan la tendencia general encontrada a través del tiempo. He considerado más conveniente reportar el conjunto de resultados obtenidos en el análisis del modelo log-lineal generalizado (GLIM) en una sola tabla. Se muestran los valores de R^2 (varianza explicada) por cada factor para cada variable. Posteriormente se analizará cada atributo por separado y se señalará la fuente de estas diferencias, cuando se presenten.

Tabla 12. Efecto de los factores insecticida, cerca e interacción (I*C) sobre los atributos comunitarios (valores globales). Se reportan los valores porcentuales de R² para cada factor por atributo. La significancia y las R² fueron calculadas mediante un modelo Log-lineal (Glim); (*) p<0.05, (NS) p>0.05 y (-) no fue significativo el modelo general.

ATRIBUTO	p			R ²		
	I	C	I*C	I	C	I*C
Diversidad (H')	NS	NS	NS	-	-	-
Biomasa (sitio/trat.)	*	*	*	0.8	9.9	2.2
Altura x (ind./trat.)	NS	*	NS	-	44.8	-
Cobertura (ind./trat.)	*	*	*	2.9	37.1	1.4
Hojas (sitio/trat.)	*	*	*	10.4	.007	.001
Hojas x (ind./trat.)	*	NS	*	11.2	-	3.0
Estruc. reprod. (sitio/trat.)	*	NS	*	.007	-	.003
Estruc. reprod. (ind./trat.)	*	*	*	11.6	6.0	6.2

B) DIVERSIDAD (H')

En análisis de los índices de diversidad vegetal evaluados mediante el Índice de Shannon-Wiener (Peet 1974), mostró que este atributo no fue afectado por los distintos tratamientos de exclusión, de manera similar a la riqueza de especies vegetales (Tabla 12).

Al comparar los valores del Índice de Diversidad (H') de cada parcela experimental por medio de un el análisis no

paramétrico (prueba de Kruskal-Wallis), no se encontraron diferencias estadísticamente significativas.

Los intervalos de confianza del Índice de Diversidad (H') para cada tratamiento (Fig. 12), muestran claramente que éstos no son muy diferentes y de hecho se sobrepone notablemente.

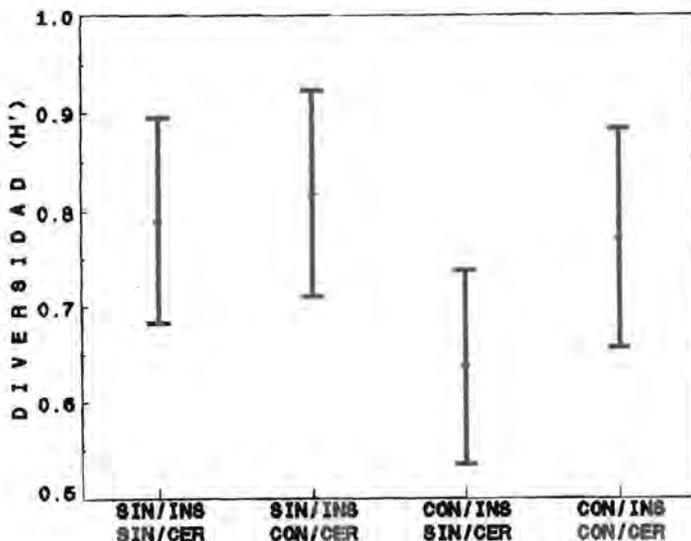


Fig. 12. Índice de Diversidad de Shannon-Wiener (H') promedio por tratamiento para la comunidad de herbáceas. Se reportan además los intervalos de confianza para cada promedio.

C) BIOMASA

Las pruebas estadísticas mostraron que existen diferencias en la biomasa total por parcela entre tratamientos (Tabla 12).

TABLA 13. Biomasa total por sitio para los cuatro tratamientos, además de los valores promedio para los tratamientos con el mismo nivel de exclusión común.

TRATAMIENTO	BIOMASA (g)	DS
1 1	406.4	
1 2	574.6	
2 1	469.8	
2 2	456.1	
SIN/INS	485.0	37.9
CON/INS	463.8	36.7
SIN/CER	440.0	35.7
CON/CER	515.3	39.3

Al analizar solamente el efecto del insecticida, existe una diferencia promedio de 21 g más en los sitios sin insecticida. Contrariamente, en presencia de la cerca hubo un incremento promedio, de 75 g más en la biomasa de éstos sitios (Tabla 13).

Por otra parte, con respecto a la biomasa de cada tratamiento, los sitios sin insecticida-con cerca (12) presentaron los mayores valores de biomasa y como vimos en el análisis de individuos (ver Tabla 5), estos sitios presentaron un número de plantas menor que en los tratamientos 11 y 21.

Comparativamente, las parcelas del tratamiento 21 (con insec.-sin cerca) tuvieron también un valor alto de biomasa, pero el número de individuos también fue alto. Esto quiere decir que los individuos fueron menos pesados y más pequeños, al contrario del tratamiento 12 donde las plantas fueron mucho más pesadas y grandes, por lo que es coherente encontrar menos individuos ya

que el espacio disponible por planta era menor.

D) ALTURA

Este atributo fue afectado sólo por la presencia de la cerca, ya que el modelo log-lineal únicamente fue significativo para este factor (Tabla 12). En los promedios de altura por planta, los tratamientos 11 y 21 (sin cerca) tuvieron valores menores de altura (34.37 y 32.57 cm respectivamente) que los sitios con cerca (45.61 y 47.14 cm). El resultado de lo anterior fue una diferencia promedio de 12.5 cm más en la altura de las plantas establecidas en los sitios con cerca (Fig 13).

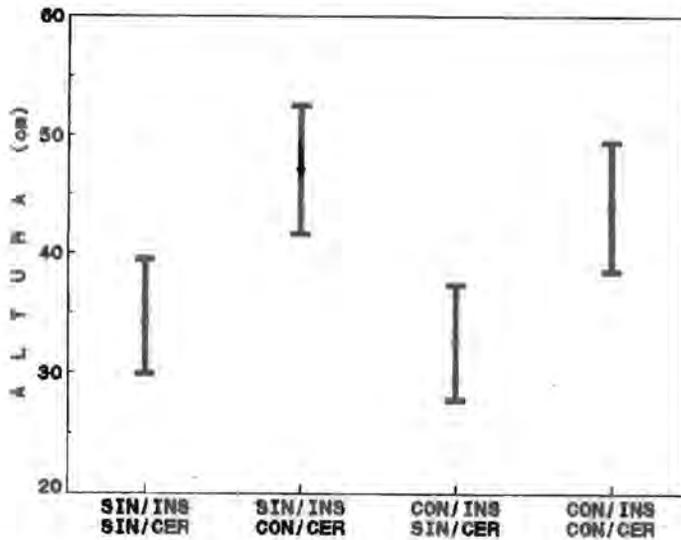


Fig. 13. Altura promedio (cm) por planta para cada tratamiento. Se reportan además los intervalos de confianza por promedio.

Por otra parte, el factor cerca explica el 45.8% de la varianza (Tabla 12), este valor demuestra la importancia del efecto del herbivorismo por vertebrados pequeños sobre la altura de las plantas.

Las diferencias anteriormente explicadas fueron corroboradas por la análisis individual de las especies. Se halló que en los cuatro pastos más abundantes (ya que aportaron el 71.2% de los individuos totales y el 98% de las monocotiledóneas), los individuos que crecieron en los sitios cercados, es decir, en las parcelas de los tratamientos 12 y 22, siempre presentaron los mayores valores de altura en comparación con los sitios en que la cerca no se instaló (Fig 14).

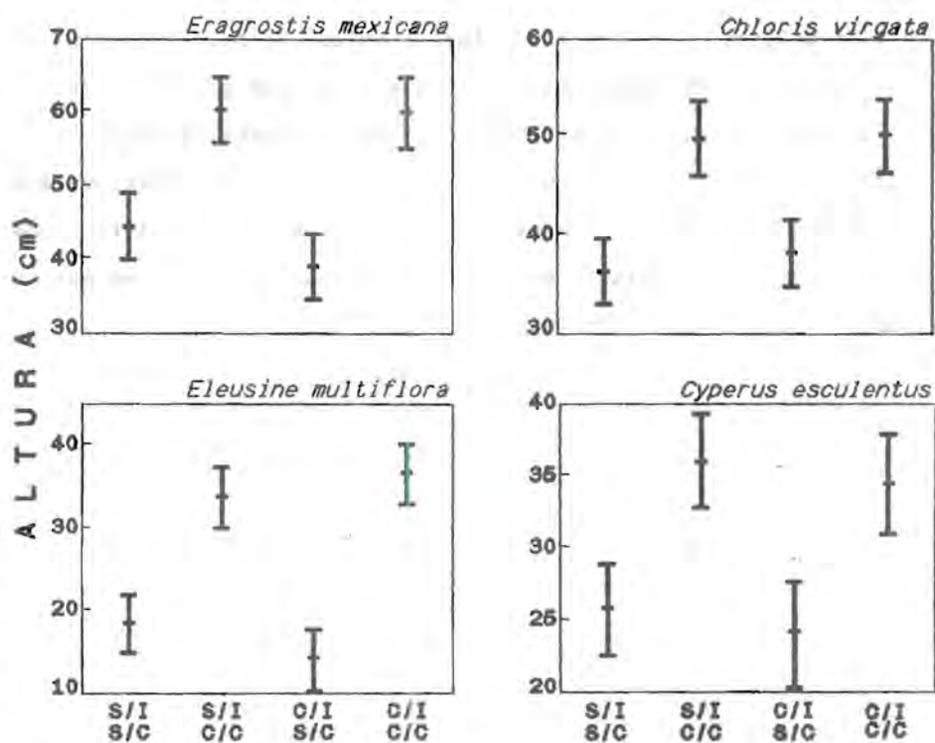


Fig. 14. Altura promedio (cm) de los individuos de las especies más abundantes de monocotiledóneas de la comunidad de herbáceas para cada tratamiento. Se reportan los intervalos de confianza para cada promedio.

E) COBERTURA

En cuanto al análisis estadístico de la cobertura individual, se encontró que también este atributo estuvo afectado por la presencia de insecticida y de cerca (Tabla 12).

Estas diferencias son debidas a que en los tratamientos 11 y 12 (sin insecticida) los individuos tuvieron una cobertura mayor (1197.3 y 1932.2 cm² respectivamente) que las plantas de las parcelas que se aplicó el insecticida (902.2 y 1832.4 cm²) y la diferencia fue de 0.0231 m² más en los primeros (ver la Fig. 15). Sin embargo, la varianza explicada por este factor sólo es de 2.9% un valor relativamente pequeño (Tabla 12).

En el análisis del factor cerca se encontró una diferencia promedio general de 0.0841 m² más en la cobertura de los individuos que se desarrollaron en ausencia de herbívoros vertebrados (sitios con cerca; ver la Fig. 15). También se encontró un valor mucho mayor de varianza explicada ($R^2 = 37.1\%$), lo cual es reflejo de la diferencia entre los tratamientos sin y con cerca. Aunque las diferencias debidas al insecticida son significativas, es claro que el efecto del factor cerca tiene mayor importancia para este atributo.

La interacción de los dos factores (I*C), también resultó significativa aunque la varianza explicada es sólo del 1.4% (Tabla 12).

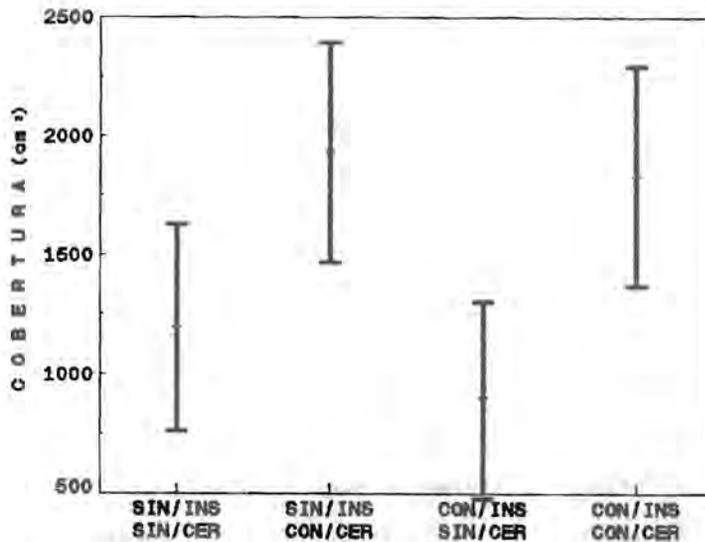


Fig. 15. Cobertura promedio (cm^2) por individuo de la comunidad de herbáceas para cada tratamiento. Se reportan los intervalos de confianza.

F) HOJAS Y ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS

El número de hojas por individuos en cada tratamiento fue analizado y de igual manera se hizo con las estructuras reproductivas. La presencia del factor insecticida afectó ambos atributos (Tabla 12). Por su parte, la cerca sólo fue significativa para el número total de hojas por sitio (Tabla 12).

La eliminación de los insectos herbívoros favoreció la existencia de una mayor cantidad de hojas (5107.7 vs. 3284.8) y estructuras reproductivas (3285.2 vs. 2704.8) por sitio, aunque para el número de estructuras reproductivas, la diferencia es muy reducida lo que se refleja en su aportación a la varianza explicada, la cual es casi cero (Tabla 14). El factor insecticida

explica el 10.4%, de la varianza encontrada en el número de hojas por planta entre tratamientos. Lo anterior, permite visualizar parcialmente el orden de importancia en la biomasa consumida por los insectos herbívoros, lo cual muy seguramente podría tener un gran impacto sobre la supervivencia y reproducción de estas herbáceas (Tabla 14).

TABLA 14. Hojas y estructuras reproductivas promedio por sitio para cada tratamiento. Además se muestran los valores de los tratamientos con el mismo nivel de exclusión, reportándose el promedio combinado.

TRATAMIENTO	HOJAS	D.E.	EST.REP.	D.E.
1 1	3584.1	1233.1	2654.6	435.2
1 2	2942.7	1318.3	2760.9	465.3
2 1	5272.9	1162.6	3345.8	410.3
2 2	4895.3	1318.3	3208.7	465.3
SIN/INS	3284.8	900.6	2704.2	317.8
CON/INS	5107.7	871.9	3285.8	307.7
SIN/CER	4478.2	854.9	3020.3	298.6
CON/CER	3919.0	932.2	2984.8	329.0

Los promedio del número de hojas y estructuras reproductivas por individuo entre tratamientos también resultaron afectados significativamente por el factor insecticida (Tabla 12). Los individuos en parcelas con insecticida tuvieron en promedio 38.1 hojas y 27.9 estructuras reproductivas, mientras que en los sitios correspondientes a las parcelas sin insecticida fueron 24.1 y 19.1 respectivamente (Tabla 15).

La ausencia de herbívoros vertebrados (sitios con cerca), promovió un aumento en los valores de hojas y estructuras reproductivas totales por sitio (Tabla 14). Esto puede explicarse

no como un efecto de los herbívoros sino como resultado del número de individuos, ya que si recordamos, en los sitios con cerca se presentaron un menor número de plantas (109.4 y 121.4). También la interacción resultó significativa (Tabla 12).

TABLA 15. Hojas y estructuras reproductivas promedio por individuo en los cuatro tratamientos (\pm d.e.). Además de los valores medios combinados de los tratamientos con el mismo nivel de exclusión.

TRATAMIENTO	HOJAS	D.E.	ESTRUCTURAS	D.E.
	REPRODUCTIVAS			
1 1	19.8	4.8	27.4	8.6
1 2	18.4	5.1	20.3	9.2
2 1	21.9	4.5	34.9	8.1
2 2	35.7	5.1	42.1	9.2
SIN/INS	24.1	6.1	19.1	3.5
CON/INS	38.1	7.8	27.9	3.4
SIN/CER	31.4	3.9	20.9	3.3
CON/CER	31.2	7.6	27.0	3.6

Sin embargo, la cerca no afectó el número de hojas promedio por individuo, ya que en ausencia y presencia de cercado prácticamente no hubo diferencias (Tabla 15). Aunque el promedio individual de estructuras reproductivas si resultó influenciado por la cerca (Tabla 15), en los sitios cercados hubo un promedio ligeramente mayor de éstas (Tabla 15), el valor de R^2 fue de 0.003% (Tabla 12).

5. ANALISIS POR GRUPO

Los resultados anteriores presentaron las diferencias en los atributos individuales y poblacionales de esta comunidad de herbáceas debido a los tratamientos de exclusión. En esta parte

del análisis, se muestran los resultados del modelo general en dos grupos de plantas: monocotiledóneas y dicotiledóneas, con la finalidad de exponer su contribución como grupo a las diferencias en la estructuración de los atributos comunitarios anteriormente analizados.

I. MONOCOTILEDONEAS

Debido a que los atributos que serán analizados son valores globales ó finales, se presenta la siguiente tabla con los resultados del GLIM y los valores de R^2 .

TABLA 16. Análisis del efecto sobre los atributos de las monocotiledóneas para las tres fuentes de variación; insecticida (I), cerca (C) e interacción (I*C). Se presenta, además los valores de varianza explicada (R^2) expresados en porcentaje (%). Los resultados del efecto de las fuentes de variación así como los valores de R^2 fueron calculados por un modelo log-lineal (GLIM); (*) $p < 0.05$; (NS) $p \geq 0.05$ y (-) $p = NS$.

ATRIBUTO	p			R^2 (%)		
	I	C	I*C	I	C	I*C
Individuos	*	*	*	0.7	1.1	6.5
Biomasa (sit/trat)	NS	*	*	-	12.4	13.5
Altura (ind/sit/trat)	*	*	*	3.5	7.0	7.9
Cobertura (ind/sit/trat)	*	*	*	5.5	9.1	1.0
Hojas (sit/trat)	NS	*	*	-	2.8	3.9
Panículas (sit/trat)	*	*	*	1.5	1.1	0.1
Hojas x (ind/sit/trat)	NS	NS	NS	-	-	-
Panículas x (ind/sit/trat)	NS	NS	NS	-	-	-

A) Individuos

En este atributo, la comunidad de monocotiledóneas fue afectada significativamente por los dos factores de exclusión usados en el análisis, además de la interacción de ambos (I*C) (Tabla 16). Sin embargo, la varianza explicada por los factores cerca e insecticida (Tabla 16) fue muy reducida (1.1 y 0.7% respectivamente), lo que contrasta con el valor de R^2 de la interacción que aunque es pequeño es seis veces más grande que los otros dos factores (6.5%).

En ausencia de insectos herbívoros se obtuvo un número promedio mayor de individuos por sitio (Tabla 17), con una diferencia de 9.4 plantas más en las parcelas con insecticida. Esta discrepancia entre los sitios sin (137.3 individuos) y con (127.8) insecticida no es muy contrastante y esto se refleja en el valor de R^2 encontrado (Tabla 16).

TABLA 17. Número promedio de plantas monocotiledóneas por parcela para cada tratamiento. Se reportan los valores por tratamiento así como los promedios combinados de los tratamientos con el mismo nivel de exclusión.

TRATAMIENTO	INDIVIDUOS	DS(±)
1 1	131.0	20.9
1 2	144.5	22.3
2 1	150.7	19.7
2 2	98.4	22.3
SIN/INS	137.7	15.2
CON/INS	127.8	14.8
SIN/CER	141.7	14.3
CON/CER	121.0	15.8

En forma parecida a las parcelas en las que no se asperjó insecticida, los sitios sin cercar tuvieron un mayor número de plantas (Tabla 17), la diferencia fue de 20 individuos más en las

parcelas cercadas (141.7 VS. 121.0). A pesar de esto, la varianza explicada no se incrementó mayormente (1.1%) con respecto al factor insecticida (Tabla 16).

En general, en las exclusiones de ambos gremios (insectos y vertebrados), hubo un mayor número de monocotiledóneas por sitio.

En cuanto a la interacción, ésta fue significativa con un valor de R^2 de 6.5% (Tabla 16).

B) Biomasa

Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos sin y con cerca (Tabla 16). Debido a la exclusión de herbívoros vertebrados por la presencia del cercado, los valores de biomasa fueron mayores que en los tratamientos sin cercar (la diferencia promedio fue de 73 g entre los dos niveles; Tabla 18).

La biomasa de las parcelas sin insecticida no difirió significativamente de las parcelas en las que se asperjó insecticida (Tabla 16). De hecho, los promedios de biomasa de los individuos de los tratamientos sin y con insecticida fueron similares (369.1 vs. 358.9 g).

Por otra parte, se encontró que la interacción (I*C) fue significativa y la varianza explicada (13.5%) es mayor que el valor obtenido para la cerca (Tabla 16).

TABLA 16. Biomasa promedio de las monocotiledóneas por sitio-tratamiento, expresada en gramos (\pm DS). Los primeros valores corresponden a cada tratamiento por separado y los otros promedios a la combinación de tratamientos con igual nivel de exclusión.

TRATAMIENTO	BIOMASA (g)	D.E.
1 1	297.7	34.7
1 2	450.6	37.1
2 1	359.7	32.7
2 2	357.9	37.1
SIN/INS	369.1	25.3
CON/INS	358.9	24.5
SIN/CER	330.5	23.8
CON/CER	404.7	26.2

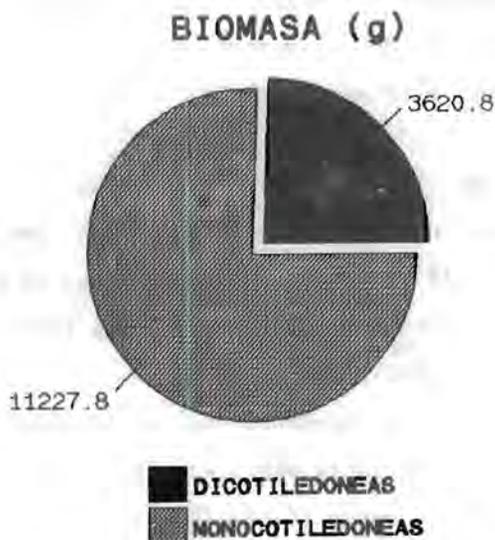


Fig. 16. Composición porcentual de la biomasa final (g) aportada por las plantas monocotiledóneas y dicotiledóneas, establecidas dentro de los sitios de experimentación del campo agrícola abandonado.

Las diferencias para este atributo presentan un patrón muy similar que el encontrado en el análisis de biomasa total de la comunidad. Esto no es raro si recordamos que el 71% de los individuos fueron monocotiledóneas, y además representan el 75.6% de la biomasa (Fig. 16), por lo que en atributos como la biomasa total que dependen en gran medida del número de individuos totales, el grupo más numeroso de plantas, en este caso los pastos, marque los patrones de comportamiento (Tabla 18).

C) Altura

Las diferencias encontradas en la altura de las monocotiledóneas debidas al factor insecticida fueron significativas (Tabla 16). En los sitios donde se aplicó insecticida y no había insectos herbívoros, los pastos fueron en promedio 10 cm más altos (42.58 cm; ver Tabla 19) que en los sitios donde no se aplicó (32.98 cm); no obstante, la varianza en alturas explicada fue de sólo el 3.5% (Tabla 16).

Por otra parte, el análisis también reveló un efecto significativo del factor cerca. En presencia de la cerca hubo una mayor altura en las plantas (56.90 cm; Tabla 19), en comparación con los sitios sin cerca (39.97 cm). La diferencia en los promedios fue de 16.93 cm, aunque, nuevamente, el valor de R^2 fue bajo (7%). A pesar de la R^2 anterior, el análisis de las cuatro especies más abundantes (que representan el 69.7% de los individuos totales y el 97.8% de los pastos), mostró que existe un patrón común de diferencias contrastantes debidas a la cerca,

en el que los individuos de estas especies siempre presentaron los mayores valores de altura en ausencia de daño por herbívoros vertebrados (ver Fig. 14).

TABLA 19. Altura promedio por individuo de las monocotiledóneas (\pm D.E.) de los cuatro tratamientos aplicados. Los primeros cuatro valores corresponden a los tratamientos mientras que los demás promedios son el resultado de la combinación de tratamientos con el mismo nivel de exclusión.

TRATAMIENTO	ALTURA (x)	DS (\pm)
1 1	40.43	7.70
1 2	67.67	8.23
2 1	39.83	7.26
2 2	46.13	8.23
SIN/INS	32.98	5.62
CON/INS	42.58	5.44
SIN/CER	39.97	5.62
CON/CER	56.90	5.44

Finalmente, la interacción entre ambos factores resultó significativa y explicó 7.9% de la varianza encontrada en la altura de las monocotiledóneas (Tabla 16).

D) Cobertura

La cobertura de los pastos presentó resultados similares a los de altura promedio, entre los niveles de los dos factores.

Se encontró una mayor cobertura vegetal por individuo, en parcelas sin insecticida (1939.5 cm²) que en los sitios con insecticida (1598.65 cm²; Tabla 20). No obstante, la varianza explicada por este factor solo fue de 2.9% (Tabla 16).

En cuanto al factor cerca, también se presentó como una fuente de diferencias para este atributo entre tratamientos

(Tabla 16). Los sitios con presencia de cerca tuvieron valores de cobertura mayores (2294.94 cm²) que cuando no se cercaron las parcelas (1325.99 cm²). La varianza explicada por el factor cerca fue de 30.6%, un valor bastante alto; ésto nos indica la importancia de este factor sobre la cobertura de las monocotiledóneas.

De manera similar a la altura, las diferencias encontradas son consecuencia de las diferencias por especie (*Ch. virgata*, *E. mexicana*, *C. esculentus* y *E. multiflora*), ya que en todos los casos los individuos de estos pastos tuvieron una mayor cobertura en presencia de la cerca (Fig. 17).

TABLA 20. Cobertura promedio de las monocotiledóneas (\pm DS), para los cuatro tratamientos de exclusión además de los promedios combinados de los tratamientos con un mismo nivel de exclusión.

TRATAMIENTO	COBERTURA	D.E.
1 1	1638.51	260.78
1 2	2283.49	278.79
2 1	1048.20	245.87
2 2	2306.39	278.79
SIN/INS	1939.50	248.53
CON/INS	1598.65	199.00
SIN/CER	1325.99	144.83
CON/CER	2294.94	239.75

Por otra parte, la interacción de los dos factores (I*C) también resultó significativa (Tabla 16) y varianza explicada fue mayor que para el insecticida ($R^2=5.3\%$).

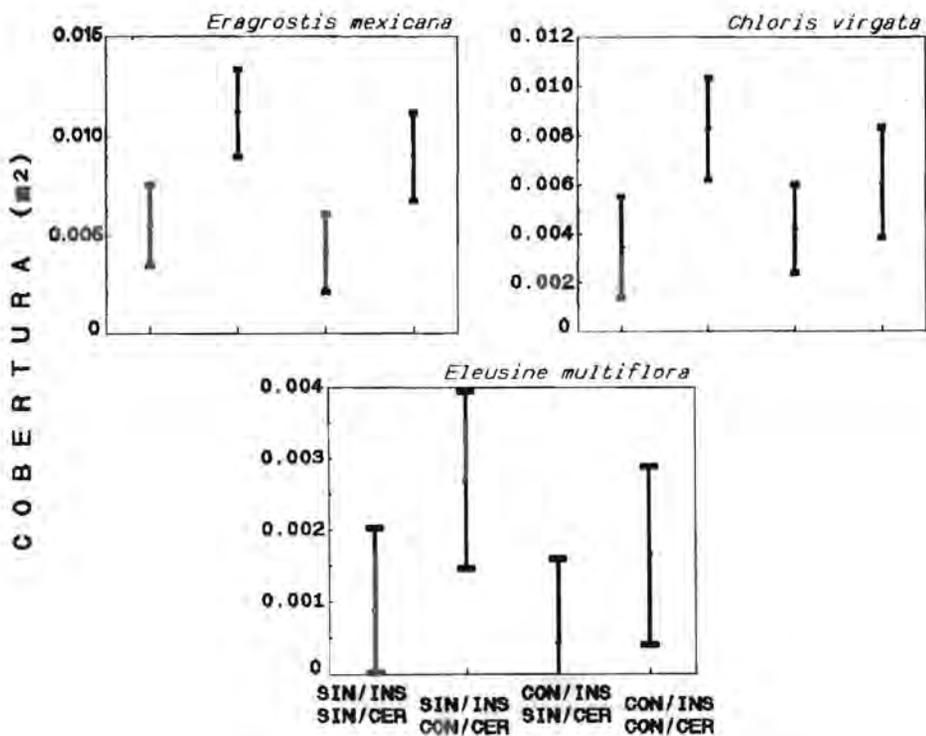


Fig. 17. Cobertura promedio (m²) para cada tratamiento de las tres especies de gramíneas más abundantes en la comunidad de herbáceas del campo agrícola abandonado. Se reportan los intervalos de confianza para cada promedio.

Para terminar, se puede decir que el factor cerca es muy importante en este atributo, en particular, la presencia de cercado en las parcelas experimentales dió como resultado que los individuos tuvieran valores mayores de cobertura, lo cual se comprobó mediante los valores de cobertura de las especies más importantes (Fig. 17).

E) Hojas y Panículas

Entre los cuatro tratamientos, los promedios de hojas y panículas por individuo no fueron significativamente diferente para ninguna de las fuentes de variación (Tabla 16).

Los promedios de hojas por individuo entre los cuatro tratamientos manejados no diferieron en más de una hoja, y en caso de las panículas la diferencia entre tratamientos no fue mayor de dos unidades, lo cual confirma el análisis del modelo general en el que ambos factores y la interacción no tienen ningún efecto sobre estos atributos individuales de las gramíneas (ver Tabla 21).

Tabla 21. Número promedio de hojas y panículas por individuo (\pm DS), en los cuatro tratamientos y las combinaciones de los sitios con el mismo nivel de exclusión.

TRATAMIENTO	HOJAS	D.E.	PANÍCULAS	D.E.
1 1	15.0	2.7	13.5	1.6
1 2	18.1	2.9	14.8	1.7
2 1	16.9	2.6	13.7	1.5
2 2	15.0	2.9	12.5	1.7

Se encontró que las desviaciones estándar de cada promedio fueron muy pequeñas y homogéneas, lo cual, aunado a los promedios muy similares nos confirma el efecto nulo de los dos factores sobre el número promedio de hojas y panículas.

Sin embargo, el número total de hojas por sitio resultó afectado significativamente por los factores cerca e interacción (Tabla 16).

TABLA 22. Total de hojas y estructuras reproductivas por sitio de las plantas monocotiledóneas (\pm D.E.). Se muestran también, los promedios de la combinación de los tratamientos con el mismo nivel de exclusión.

TRATAMIENTO	HOJAS	D.E.	PANICULAS	D.E.
1 1	1431.4	192.6	1573.6	252.5
1 2	1674.6	203.9	1795.6	269.9
2 1	1386.3	181.6	1699.0	238.0
2 2	1674.6	205.9	1795.9	269.9
SIN/INS	1554.2	140.7	1677.2	184.4
CON/INS	1512.4	136.2	1741.4	178.5
SIN/CER	1407.5	132.1	1640.0	173.2
CON/CER	1684.6	145.6	1795.7	190.9

El efecto del factor insecticida no fue significativo, esto se observa en los promedios, donde la diferencia en el número de hojas totales en los sitios sin insecticida fue muy reducida (41.8 hojas más en estos sitios; Tabla 22). En los sitios con cerca el número de hojas fue mayor (1684.6) que en las parcelas sin cerca (1407.5). La diferencia promedio fue de 227.1. Por otra parte, la interacción fue significativa (Tabla 16).

En cuanto a la varianza explicada por el factor cerca sobre el número total de hojas tuvo un valor muy pequeños (2.8%).

Comparando lo anterior con el valor de R^2 de la interacción, éste fue mayor (3.9%) que en los factores individuales (Tabla 16).

Finalmente, el número total de estructuras reproductivas resultó ser mayor en los sitios donde se habían excluido a los herbívoros, tanto insectos como vertebrados. Hubo 1741.4 estructuras reproductivas en los sitios con insecticida y 1677.2 para las parcelas sin insecticida (Tabla 22). Por otra parte, se encontraron 1795.7 en los sitios con cerca y 1640.0 en las parcelas sin cerca (Tabla 22). Los valores de R^2 fueron muy reducidos para ambos factores (1.5% insecticida y 1.1% cerca; Tabla 16).

II. DICOTILEDONEAS

Este grupo de plantas, numéricamente poco abundante, es el más rico en especies. Su contribución en algunos atributos analizados está en concordancia con los resultados generales, los cual nos indica que son afectadas, de manera similar a las monocotiledóneas, por los herbívoros. Sin embargo, se encontró que en ciertos atributos este grupo tiene un comportamiento diferente a las tendencias encontradas.

El efecto de los factores de exclusión, manejados en el análisis estadístico se muestran en una tabla común siguiendo el esquema usado para resultados globales (Tabla 23).

TABLA 23. Resultados del efecto de las fuentes de variación: insecticida, cerca e interacción (I*C), sobre los valores finales de seis atributos de las plantas dicotiledóneas. Se reportan la varianza explicada para cada factor. La significancia y las R² fueron obtenidos por un modelo Log-lineal (Glim); (*) p>0.05, (NS) p≤0.05 y (-) p=NS.

ATRIBUTO	p			R ² (%)		
	I	C	I*C	I	C	I*C
Especies (sit/trat)	*	NS	NS	26.6	-	-
Individuos (sit/trat)	*	NS	NS	13.4	-	-
Biomasa x (ind/sit/trat)	NS	NS	NS	-	-	-
Altura x (ind/sit/trat)	NS	*	NS	-	31.3	-
Cobertura x (ind/sit/trat)	*	*	*	8.9	2.1	0.5
Hojas x (sit/trat)	*	*	NS	20.7	2.7	2.9
Flores x (sit/trat)	*	*	*	5.0	10.0	2.8

a) Número de Especies (Riqueza)

El total de especies de este grupo por cuadro experimental fue afectado únicamente por el factor insecticida (Tabla 23) y la varianza explicada fue del 26.6%, lo cual es considerable en comparación con los valores de R² de los demás atributos analizados (ver Tabla 23).

Hubo un mayor número de especies en promedio en los sitios sin insecticida (10.0) con respecto a las parcelas con insecticida (7.7). Aunque esta discrepancia no es muy grande, sí es significativa (análisis del GLIM), además los intervalos de confianza obtenidos para los tratamientos 11 y 12 por un lado y 21 y 22 por otro, son claramente diferentes entre sí y no se traslapan en ningún punto (Fig. 18).

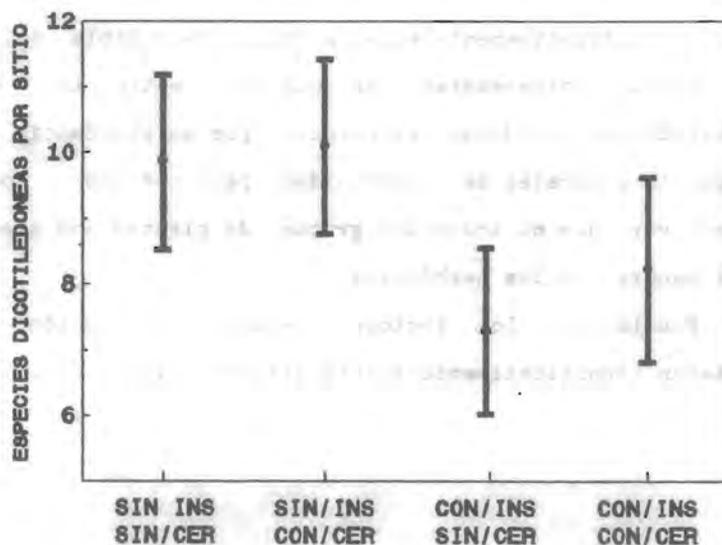


Fig. 18. Número de especies dicotiledóneas promedio por sitio para los cuatro tratamientos de exclusión. Se reportan los intervalos de confianza para cada promedio.

b) Número de Individuos

Para este atributo sólo el factor insecticida produjo diferencias estadísticamente significativas (Tabla 23). Este efecto tuvo como consecuencia un mayor número de plantas en las parcelas de los tratamientos donde se aplicó el insecticida (48.4 y 47.7), en comparación con las parcelas en donde no se asperjó (31.6 y 33.5; Fig. 19).

El factor insecticida explica el 13.4% de la varianza, y es relativamente alto si lo comparamos con los valores de R^2 obtenidos en los atributos de las monocotiledóneas (ver Tabla 16), lo que puede indicar la importancia del daño por insectos herbívoros sobre la riqueza de este grupo de plantas. Sin

embargo, este resultado no muestra la misma tendencia que el análisis de los individuos totales, donde el insecticida no afectó significativamente este atributo (ver Tabla 4). Esta es una de las diferencias encontradas entre las mono- y dicotiledóneas, en donde las primeras por su abundancia marcaron las pautas generales de la comunidad, pero con base a lo anterior podemos ver que no todos los grupos de plantas son afectados de igual manera por los herbívoros.

Finalmente, los factores cerca e interacción (I*C) no afectaron significativamente a este atributo (Tabla 23).

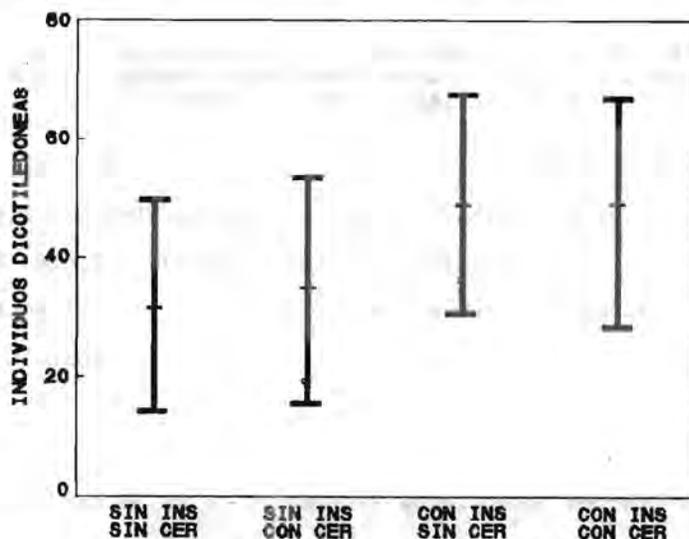


Fig. 19. Número promedio de plantas dicotiledóneas por sitio para cada tratamiento. Se reportan los intervalos de confianza para cada promedio.

c) Biomasa

No se encontraron diferencias significativas en cuanto a la biomasa por individuo entre los cuatro tratamientos de exclusión aplicados (Tabla 23). De hecho, los promedios por tratamiento no fueron muy diferentes entre sí (Tabla 24). Sin embargo, la biomasa aportada por estos individuos fue sólo del 24.4% (Fig 16) por lo no se afectó el patrón de diferencias encontradas para el total de la comunidad, en el cual sí hubo diferencias significativas entre tratamientos (ver Tabla 12).

TABLA 24. Biomasa promedio (\pm DS) por individuo para las dicotiledóneas, obtenidos en los cuatro tratamientos aplicados. En esta caso no se reportan promedios de combinaciones de tratamientos, ya que no se encontraron diferencias entre éstos.

TRATAMIENTO	BIOMASA (g)	D.S. (\pm)
1 1	2.32	0.70
1 2	3.47	0.74
2 1	1.74	0.66
2 2	2.25	0.74

d) Altura

En cuanto a esta variable, el factor cerca fue el único que resultó significativo en el análisis de varianza, además de explicar el 31.3% de la varianza (Tabla 23), de lo que podemos deducir la importancia de este factor sobre la altura de las dicotiledóneas.

En las parcelas de los tratamientos con cerca se presentaron las plantas con una altura mayor (32.5 y 29.8 cm) que cuando no se cercaron los sitios experimentales (18.5 y 21.8; Fig 20).

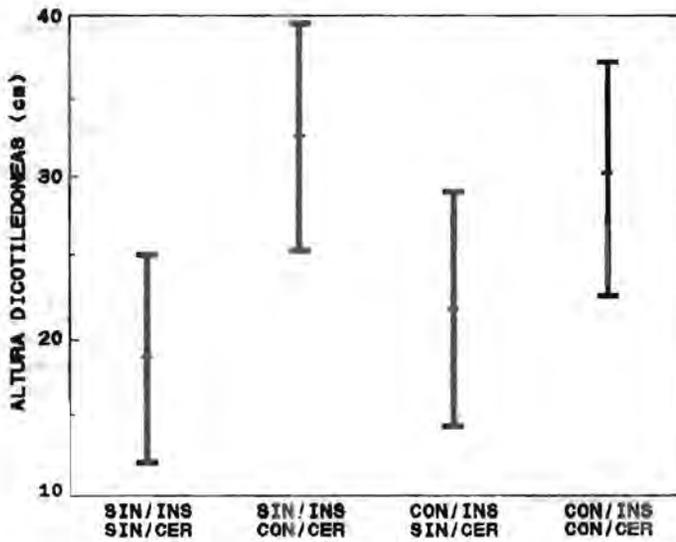


Fig. 20. Altura promedio (cm) de las plantas dicotiledóneas por sitio para cada tratamiento. Se reportan los intervalos de confianza por promedio.

Por su parte, el factor insecticida y la interacción (I*C) no promovieron diferencias significativas en la altura de las plantas dicotiledóneas entre los tratamientos (Tabla 23).

e) Cobertura

La cobertura de las dicotiledóneas fue afectada significativamente por los tres factores de exclusión, y aunque

los valores de R^2 varían según el factor, todos son en general pequeños (Tabla 23).

El cuanto al factor insecticida cuya R^2 fue la mayor (8.9%), encontramos que en estos sitios con insecticida, las plantas tuvieron una mayor cobertura (2121.29 y 2841.28 cm^2), que en los sitios sin insecticida (1536.22 y 1657.23 cm^2 ; Tabla 25).

En las parcelas con cerca, las plantas presentaron una mayor cobertura promedio por individuo (2249.22 cm^2) que cuando el cercado estuvo ausente (1828.76 cm^2 ; Tabla 25). La diferencia entre estos promedios es sólo la mitad de la encontrada para el factor insecticida y además la varianza explicada es muy baja, 2.1% (Tabla 23).

TABLA 25. Cobertura promedio individual por tratamiento para las dicotiledóneas (\pm DS) de la comunidad estudiada. Además se dan los promedios de la combinación de tratamientos con el mismo nivel de exclusión.

TRATAMIENTO	COBERTURA (cm^2)	DS (\pm)
1 1	1536.22	601.91
1 2	1657.23	643.47
2 1	2121.29	601.91
2 2	2841.21	643.97
SIN/INS	1592.69	439.57
CON/INS	2457.26	439.57
SIN/CER	1828.76	425.61
CON/CER	2249.22	455.00

Por último, el factor interacción (I*C) fue significativo aunque la varianza explicada es muy reducida ($R^2=0.5\%$), lo que muestra que éste explica muy poco de la varianza en la cobertura de los individuos.

f) Hojas por sitio

El número promedio de hojas fue afectado por los factores insecticida y cerca, aunque los valores de R^2 fueron muy bajos (Tabla 23).

En sitios con insecticida, las plantas presentaron un promedio de hojas ligeramente superior (99.25), que en los sitios sin insecticida (84.97) y la diferencia fue de solo 14.28 unidades (ver Tabla 26) y la $R^2=1.2\%$ (Tabla 23).

Por otra parte, los sitios sin cerca presentaron plantas con un promedio mayor de hojas (99.18), que en sitios con cerca (84.03; Tabla 26).

TABLA 26. Promedios de hojas y estructuras reproductivas (\pm DS) de las dicotiledóneas de la comunidad de herbáceas. Se reportan los promedios de los tratamientos por separado y la combinación de éstos con el mismo nivel de exclusión.

TRATAMIENTOS	HOJAS	DS (\pm)	ESTRUC. REP.	DS (\pm)
1 1	90.76	25.82	36.14	24.40
1 2	78.36	27.60	44.79	26.09
2 1	107.60	25.82	38.47	24.40
2 2	89.71	27.60	88.74	26.09
SIN/INS	84.97	18.85	40.18	17.82
CON/INS	99.25	18.85	61.93	17.82
SIN/CER	99.18	18.26	37.31	17.25
CON/CER	84.03	19.52	66.77	18.44

g) Estructuras Reproductivas por sitio

Tanto los factores insecticida, cerca e interacción tuvieron un efecto significativo sobre este atributo (Tabla 23).

La aplicación del insecticida y la presencia de cerca promovieron, en general, un número mayor de estructuras

reproductivas en los individuos de las dicotiledóneas (61.93 y 66.77 respectivamente) que cuando estuvieron ausentes (40.18 y 37.31; Tabla 26). Las anteriores diferencias de los factores insecticida y cerca (21.75 y 29.46 hojas respectivamente) son muy parecidas, aunque el primer factor explica sólo el 5% de la varianza y la cerca el 10% (ver Tabla 26).

En cuanto a la interacción, ésta fue significativa, aunque el valor de R^2 fue muy bajo (2.8%; Tabla 26).

III. ANALISIS DE LA IMPORTANCIA EN LA COMUNIDAD DEL GRUPO DE PLANTAS DICOTILEDONEAS

Para finalizar, he considerado que con base a los patrones de diferencias encontrados en los atributos comunitarios y de grupo, el análisis de ciertos atributos de las dicotiledóneas en porcentajes (número de individuos y especies, cobertura y biomasa), es importante para poder plantear más claramente el efecto de los herbívoros, principalmente los insectos, sobre el proceso sucesional de un campo agrícola en la etapa de colonización.

TABLA 27. Efecto de los factores cerca (C), insecticida (I) e interacción (I*C), sobre los porcentajes en cuatro atributos, correspondientes a la aportación de las plantas dicotiledóneas. Se reportan los valores porcentuales de R^2 para cada factor. La significancia estadística (p) y R^2 fueron calculadas con base a un modelo log-lineal generalizado (GLIM): (*) $p < 0.05$, (NS) $p > 0.05$ y (-) $p = NS$.

ATRIBUTO (%)	P			R ² (%)		
	I	C	I*C	I	C	I*C
Individuos (sitio/tratamiento)	*	NS	*	3.24	-	4.4
Cobertura (ind./sit./trat.)	*	NS	NS	8.52	-	-
Especies (sitio/tratamiento)	*	NS	NS	26.50	-	-

i) Porcentaje Individuos.

La proporción de individuos de las especies dicotiledóneas para los distintos tratamientos, fue afectada significativamente sólo por el factor insecticida (Tabla 27). En los sitios donde se asperjó el Nuvacrom 60 y por tanto se excluyó a los insectos herbívoros, el porcentaje de dicotiledóneas fue mayor (28.5%) superior que en los sitios sin insecticida (22.8%; Tabla 28).

Tabla 28. Porcentajes de individuos del grupo de dicotiledóneas por parcela (\pm D.E.), para cada tratamiento. Se reportan los porcentajes de la combinación de tratamientos con el mismo nivel de exclusión.

TRATAMIENTO	%INDIVIDUOS	\pm D.E.
1 1	25.0	6.0
1 2	20.4	6.3
2 1	24.5	5.6
2 2	33.6	6.3
SIN/INS	22.8	4.3
CON/INS	28.5	4.2
SIN/CER	24.7	4.1
CON/CER	27.0	4.5

La diferencia entre parcelas con y sin insecticida parece ser muy pequeña, sin embargo, al transformar el 5.6% a números reales, éste equivale a 15.5 plantas más en promedio por parcela, en ausencia de herbívoros (ver análisis de individuos de dicotiledóneas), si tomamos en cuenta que en ningún sitio el número de individuos de las especies dicotiledóneas superó las 67 plantas, con un promedio general de 39.8 (ver los intervalos de la Fig. 20), entonces el efecto del insecticida sobre el porcentaje es muy notable.

ii) Porcentaje Cobertura.

Para este atributo, el análisis mostró que la proporción de cobertura correspondiente a las dicotiledóneas fue afectado sólo por el factor insecticida (Tabla 27).

En los sitios sin insectos herbívoros, los individuos del grupo de las dicotiledóneas aportaron el 14% de la cobertura total (Tabla 29), mientras que en los sitios con herbívoros las plantas ocuparon el 7.6% del espacio, es decir, sólo la mitad en comparación a las parcelas donde se arperjó insecticida.

Tabla 29. Porcentajes de cobertura por sitio correspondientes a las dicotiledóneas para cada tratamiento. Se reportan los porcentajes de la combinación de tratamientos con el mismo nivel de exclusión.

TRATAMIENTO	%COBERTURA	D.E.(±)
1 1	7.6	4.4
1 2	7.7	4.7
2 1	14.4	4.1
2 2	13.5	4.7
SIN/INS	7.7	3.2
CON/INS	14.0	3.9
SIN/CER	11.2	3.2
CON/CER	10.6	3.0

Esto podría indicar, que en ausencia de herbívoros los individuos de las dicotiledóneas pudieron desarrollarse en mayor proporción, de manera similar a las gramíneas.

iii) Porcentaje Especies.

Al igual que en los porcentajes anteriormente analizados, el efecto del factor insecticida resultó significativo para este atributo (Tabla 27).

En los sitios sin insecticida, es decir, con libre acceso de insectos, existe un mayor porcentaje de especies de este grupo (68.9%) que en las parcelas con insecticida (62.4%; Fig 21). La diferencia de estos promedios es de 6.5%, lo que en números reales significa 2.3 especies más, lo que concuerda con el análisis de los valores reales anteriormente descritos (Tabla 23).

Este resultado implica que los herbívoros reducen la riqueza de especies y retardan la sucesión hacia una comunidad de pastizal. En los sitios sin insecticida el porcentaje de individuos de dicotiledonias fue menor que en sitios sin insecticida y el resultado opuesto se presentó para el porcentaje de especies de este grupo. Esto podría implicar que los herbívoros reducen la dominancia de las especies y fomentan así un aumento en la riqueza.

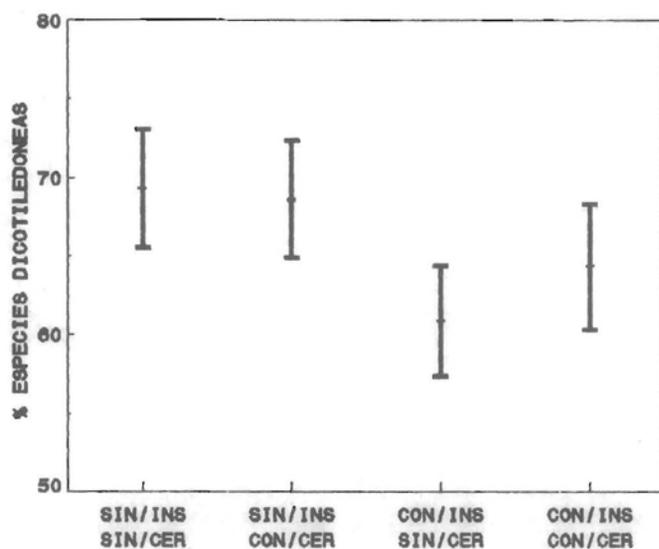


Fig. 21. Porcentaje promedio de especies dicotiledóneas dentro de los sitios de experimentación, para cada tratamiento. Se reportan los intervalos de confianza por promedio.

DISCUSION

1. Tendencias Sucesionales del Campo Agrícola Abandonado.

En el desarrollo sucesional de las comunidades vegetales, no sólo entran en juego factores físicos y bióticos (como la competencia inter e intraespecífica), sino que también los animales herbívoros intervienen activamente en la dinámica de los atributos comunitarios (Crawley 1983).

Sin embargo, la importancia del efecto de los fitófagos depende de las características propias de cada comunidad vegetal; por ejemplo, su composición florística y estado sucesional en que encuentre.

La comunidad que domina el oriente del Valle de México es el pastizal. Dentro de éste se incluye hierbas comúnmente denominadas como "malezas" (Baker 1974 en Molina 1984), ruderales o arvenses (Rzedowski 1983). En esta comunidad existe una marcada predominancia de las monocotiledóneas.

En cuanto a la flora reportada para Chapingo, México, se encuentra constituida por especies halófilas (Villegas 1969 en Molina 1986; Rzedowsky y Rzedowsky 1979), dentro de las cuales, las gramíneas representan a las especies exitosas o dominantes (González 1982; Rzedowski 1983). La alta concentración de sal en el suelo ha actuado como una fuerza selectiva, que ha favorecido el establecimiento de especies dotadas de hábitos vegetativos (Vogh 1974), como en las gramíneas y algunas dicotiledóneas.

El 71% de los individuos censados fueron del grupo de monocotiledóneas comúnmente denominados como pastos, y con base

en lo anterior se puede considerar que esta parcela agrícola abandonada tenderá a constituir, al menos en un corto plazo, una comunidad de pastizal.

En cuanto a la vegetación del Valle de México, el pastizal es una comunidad muy frecuente debido, por una parte, a que las condiciones del suelo son propicias para la abundancia de las gramíneas halófilas y por otra, a la intensa actividad humana. Este pastizal o zacatal antropógeno en ocasiones corresponde a una fase de la sucesión normal de comunidades de bosque o matorral, pero permanece como tal mientras dure la actividad humana que lo mantiene. Sin embargo, lo más común es que este pastizal no forme parte de ninguna secuencia sucesional pero se establece y perdura a efecto del prolongado disturbio al que están sometidos los sitios donde el hombre genera perturbaciones tales como el pastoreo (Rzedowski 1983) y en el caso de esta parcela a la agricultura.

Una de las consecuencias del dominio de las gramíneas, es que muchos de los atributos poblacionales evaluados en los distintos tratamientos de este estudio (*i.e.* frecuencias de altura y biomasa individual), mostraron una influencia notable por parte de las monocotiledóneas.

2. El Papel de los Herbívoros.

La exclusión selectiva de los dos gremios de herbívoros manejados en este estudio tuvo diferentes efectos sobre los distintos atributos comunitarios.

La exclusión por medio de insecticida resultó ser muy

efectiva para la reducción de los niveles de daño foliar como consecuencia de la disminución de la densidad de insectos herbívoros, tal y como experimentos anteriores lo habían demostrado (McBrien *et al.* 1983; Louda 1984; Stinson 1983 en Brown 1985; Brown *et al.* 1987). Brown *et al.* (1988) demostraron la efectividad de la exclusión por un insecticida no persistente (Malathion 60), al comparar la notable disminución en la densidad de herbívoros en sitios con insecticida (70 ind./m²) contra sitios sin insecticida (220 individuos/m²), en un pastizal calacáreo establecido en un campo agrícola abandonado cerca de Oxford, G.B.

Aunque en el presente trabajo no se llevaron a cabo conteos de abundancia/densidad de insectos (fitófagos) en las parcelas con/sin insecticida, las observaciones generales en las mismas durante la fase experimental y los contrastes en los niveles de herbivorismo apuntan hacia la efectividad del insecticida utilizado.

Aunado a la reducción de porcentaje de daño foliar, también el número de plantas con daño fue igualmente disminuido por la aplicación del Nuvacrom 60. De hecho, el doble de plantas dañadas se presentó en ausencia del insecticida. Ya que la aspersion del insecticida redujo drásticamente el porcentaje de daño foliar así como el número de plantas dañadas, también en consecuencia disminuyó la densidad de insectos herbívoros (Brown 1982). Por lo tanto, era de esperarse que las diferencias encontradas en los atributos de la comunidad estudiados, en sitios con y sin insecticida se debieran precisamente a la ausencia y/o presencia

de insectos herbívoros. Se ha comprobado que el daño por éstos, puede tener un papel muy importante sobre el éxito de las plantas (Dirzo 1984; Stinson 1983 en Brown 1985; Gange et al. 1989; Núñez-Farfán & Dirzo, 1989).

Por otra parte, la presencia de tratamientos con exclusión de pequeños mamíferos (cerca), resaltó el efecto de estos herbívoros en la estructuración de los atributos comunitarios y, de manera similar al insecticida, su efectividad ya había sido demostrada en experimentos precedentes (Jones 1933 en Harper 1969; Tansley y Adamson 1925 en Begon et al. 1980; Dirzo & Harper 1980; Waser & Price 1981; Lubchenco 1983; Gibson 1988).

Conociendo la importancia de los fitófagos en el desarrollo de la comunidades vegetales, podemos afirmar que su efecto potencial se refleja principalmente en tres componentes: a) cambios en la estructura, b) cambios en la riqueza de especies y c) cambios en la diversidad (ver revisión en Núñez-Farfán y Dirzo en prep.). En seguida se discuten estos aspectos colectivamente en el contexto del presente estudio.

a) Cambios en la Estructura

Para esta comunidad, el efecto de los herbívoros sobre la estructura de atributos tales como: número de hojas y estructuras reproductivas, altura, cobertura, biomasa y los demográficos (número total de individuos, reclutamiento y mortandad) fue significativo.

En el análisis estadísticos de los atributos demográficos, se encontró evidencia que sugiere que la ausencia de los

herbívoros en general, favorece el éxito de las plantas que se establecen primero y la subsecuente dominancia de éstas a través del tiempo.

Brown (1982, 1984, 1985) encontró que los insectos herbívoros de comunidades ruderales provocan una disminución de la entrada de semillas al suelo de un pastizal y reducen el éxito en el establecimiento de las plántulas. De esta manera, la presión de los insectos favorece el recambio de individuos al evitar la persistencia y dominancia de las primeras plántulas.

En este estudio los sitios sin insectos herbívoros tuvieron por una parte, una alta tasa de reclutamiento inicial y por otra, una baja mortandad de plantas. En consecuencia, el espacio se ocupó más rápidamente dando lugar primeramente a un "pico" máximo y en segundo lugar a un decremento constante, ya que el reemplazo de individuos fue más bajo. Esto pudo ser debido a la reducción del espacio y por tanto las plantas que intentaron ocupar un lugar posteriormente, tuvieron menos oportunidad si sus características de historia de vida no les permitieron ser buenas competidoras por este recurso (Southwood 1977; Parrish & Bazzaz 1982; Rzedowski 1983).

Contrariamente, en los sitios con insectos herbívoros el reclutamiento y mortandad mensual siempre fueron en aumento. Una interpretación pausable de esto es que el espacio se fue ocupando de manera más gradual debido a la combinación de los dos atributos antes mencionados, lo que daba oportunidad a "posibles" nuevos colonizadores de encontrar en sitio donde establecerse. Este resultado concuerda con el obtenido en un experimento hecho

en cultivos de *Raphanus raphanistrum* (Brown 1984), donde se encontró que los sitios libres de insectos, asperjados con Malathion 60, presentaron un número mayor de plantas por metro cuadrado, en contraste con sitios de libre acceso a insectos donde la densidad de plantas fue mucho menor.

El papel que los insectos herbívoros juegan sobre los atributos demográficos de esta comunidad (total de individuos, reclutamiento y mortandad), es muy importante debido a que la presencia de los fitófagos probablemente reduce la competencia interespecífica, al promover un menor número de plantas potencialmente dominantes por unidad de área. Debido a esto, los individuos de las especies pioneras que logran establecerse y sobrevivir a la presión por herbívoros (mediante metabolitos secundarios ó defensas estructurales tales como dureza, fibras, estructuras de sílice, etc.) pueden tener éxito y reproducirse.

Por otra parte, el efecto de la exclusión de los herbívoros vertebrados sobre los atributos demográficos, muestra que en cuanto al reclutamiento y mortandad de plantas, el patrón de comportamiento es muy similar al del factor insecticida. Se encontró en los sitios con cercado, un "pico" de reclutamiento en el primer mes y posteriormente un decremento de la curva de este atributo en los subsecuentes meses. Por el contrario, en los sitios sin cercar, la curva de reclutamiento tuvo un incremento constante a través del tiempo. Esto nos conduce, a afirmar que la ausencia de los herbívoros que son excluidos por la cerca, favorece un gran reclutamiento inicial, de manera similar al factor insecticida. Además, en los sitios sin cercar hubo una

baja mortandad, y los individuos desarrollaron una altura y cobertura promedio superior, así como una biomasa mayor.

Existe evidencia que apoya la idea de una reducción en la supervivencia de plantas por efecto del herbivorismo de vertebrados. Mills (1983) excluyó a los mamíferos pequeños herbívoros de una zona de chaparral en el sureste de California, U.S.A., posteriormente a un incendio. La ausencia de los herbívoros favoreció la supervivencia de las plántulas de *Ceanothus greggi* al disminuirse notablemente la tasa de mortalidad.

Independientemente del gremio de herbívoros que se considere, se ha comprobado que las tasas de daño foliar no tienen que ser muy grandes para tener un profundo efecto en el éxito de las plantas (tanto en el establecimiento como la reproducción), pues aún a bajos niveles de forrajeo, el impacto de los herbívoros puede ser considerable si ocurre al mismo tiempo que otros efectos adversos, tales como la competencia intra e interespecífica, estrés hídrico o lumínico; reduciendo en gran medida la habilidad competitiva de las plantas y por tanto su supervivencia y reproducción (Lee & Bazzaz 1980, Whittaker 1982 ambos en Brown 1987; Dirzo 1984; Parker & Salzman 1985; Gange *et al.* 1989). En conclusión, el herbivorismo afecta a las especies de plantas en términos de supervivencia, crecimiento y reproducción potencial (Brown 1984; Louda 1984).

Durante la sucesión temprana, las especies que ocurren dentro de esta fase muestran características de historia de vida que incluye una baja habilidad para establecerse y desarrollarse

en ambientes muy competitivos (McArthur & Wilson 1967 en Parrish & Bazzaz 1982; Horn 1974; Southwood 1977). La presencia de herbívoros puede afectar fácilmente el éxito de estas plantas, ya que los nichos de estas especies de la sucesión temprana son amplios y se superponen en gran parte (Parrish & Bazzaz 1982), por lo que es factible que se den situaciones de competencia intra o interespecífica por recursos como espacio o luz. En consecuencia, cualquier desbalance en la presión sobre las especies ejercida por los herbívoros producirá cambios en la comunidad.

Con respecto a la comunidad de herbáceas, el espacio se ocupó por un número mayor de individuos en las parcelas con plantas dañadas por herbívoros. Al conjuntar el efecto de los dos tratamientos de exclusión (insecticida y cerca), se hizo evidente que las primeras plantas que se establecieron en los sitios con exclusión de fitófagos tuvieron un éxito mayor que los individuos establecidos en sitios con acceso de herbívoros. Esto se refleja en los promedios mayores de los atributos individuales encontrados en los tratamientos con un bajo porcentaje de herbivorismo. En consecuencia, el recambio de individuos fue más lento en las parcelas con exclusión de fitófagos, sin embargo, a nivel comunidad éstas fueron más pobres en especies. Quizá la escasa capacidad de estas herbáceas para competir por recursos como el espacio, dió como resultado que los colonos que arribaron tardíamente tuvieron una menor oportunidad para establecerse debido a la falta de espacio.

Por otra parte, no sólo los atributos demográficos son

afectados por el herbivorismo, también otros aspectos más individuales de las plantas como la talla, cobertura y biomasa registran un impacto negativo debido a la pérdida de área foliar (Dirzo 1985; Brown 1989). Las plantas que se establecieron en los sitios sin herbívoros (exclusiones), tuvieron en conjunto, promedios mayores para estos atributos que en los sitios con libre acceso a los herbívoros.

En cuanto a la importancia del impacto de los herbívoros sobre el número de hojas por planta y por sitio, se encontró que los individuos de las parcelas con insecticida presentaron un número mayor de hojas. Las plantas tuvieron en promedio un 36% más de hojas, tanto por sitio como individualmente, en ausencia de herbívoros. Los insectos herbívoros consumen aproximadamente un tercio del área fotosintética, y esto puede representar una disminución en la oportunidad de supervivencia de las plántulas. Es esperable, además, que tal reducción se traduzca en una pérdida de la productividad potencial de la comunidad, ó en modificaciones de las rutas tróficas.

Con respecto a el número de estructuras reproductivas por sitio, se presenta la misma tendencia que con el número de hojas. Existe una clara superioridad de los individuos que estuvieron en los sitios sin herbívoros. Se ha observado que el daño por herbívoros reduce el número y tamaño de las estructuras reproductivas (Rausher & Feeny 1980; Louda 1982; Wallof & Richards 1977 en Dirzo 1985; Brown et al. 1987), y en el presente estudio las plantas de la comunidad presentaron una mayor cantidad de estructuras reproductivas en ausencia de fitófagos.

Esto sugiere que los herbívoros tienden a disminuir el potencial reproductivo de estas herbáceas, presumiblemente a través del consumo de tejidos vegetativos de las plantas, aunque esto no descarta la posibilidad de que, por lo menos hasta cierto nivel, los herbívoros hayan consumido además, estructuras reproductivas directamente. El consumo de estructuras reproductivas y vegetativas fue detectado en la arvense *Capsella bursapatoris* (Dirzo 1980).

Podemos decir que los herbívoros, tanto insectos como vertebrados, podrían fomentar una disminución en la intensidad de la competencia interespecífica y evitar el dominio de los primeros individuos que se establecen, a través de la reducción del desarrollo y potencial reproductor, e por tanto, incrementan los riesgos de mortandad. El espacio dejado por los individuos muertos permite la entrada de nuevos individuos de especies no dominantes y esto puede producir una disminución en la velocidad de la sucesión, ya que los resultados encontrados muestran que la proporción de especies, cobertura e individuos de las plantas dicotiledóneas, son mayores en ausencia de herbívoros. Si consideramos que en esta región del Valle de México la comunidad "clímax" pueden ser los pastizales halófilos, entonces la presencia de un mayor porcentaje en los atributos de las dicotiledóneas representaría un retraso en el desarrollo de la comunidad "clímax". Las plantas monocotiledóneas dominan el comportamiento de la mayoría de los atributos de esta comunidad, sin embargo, en las exclusiones de herbívoros se encontró un menor número de individuos de estas especies, lo que podría ser

evidencia a favor de lo anteriormente expuesto.

b) Cambios en la Riqueza y Diversidad de Especies

La mayoría de la literatura concerniente al efecto de los herbívoros sobre las comunidades vegetales se ha enfocado a evaluar el impacto de éstos sobre la riqueza y la diversidad (p. ej. Jones 1933 y Milton 1947 en Harper 1969; Southwood *et al.* 1979; Lubchenco 1978, 1983; Waser & Price 1981; Brown 1982, 1985; McBrien *et al.* 1983; Stinson 1983 en Brown 1984; Brown *et al.* 1988). Sin embargo, al analizar estos atributos comunitarios en el presente estudio, encontramos que en ambos, los herbívoros no tuvieron ningún efecto significativo. Esto parecería estar en desacuerdo con la literatura citada, pero cabe decir que la mayoría de los trabajos reportan cambios a través de períodos de tiempo entre 2 a 5 años ó más, por lo que existen distintas comunidades sucesionales a través del tiempo de estudio. A diferencia de tales experimentos, este trabajo se centró solamente en el primer estado de este proceso, es decir la colonización, por lo que no puedo discutir los cambios en la riqueza y la diversidad para el siguiente o posteriores estados sucesionales de esta comunidad.

Pero a pesar de no haber encontrado efecto de los herbívoros sobre estos dos atributos, un análisis más detallado dividiendo a esta comunidad en especies mono y dicotiledóneas, sí arrojó resultados en acuerdo con la literatura. En seguida discuto esto.

3. Proporciones Dico/Monocotiledóneas

El aspecto más relevante encontrado en este estudio, tiene que ver con el proceso sucesional. Si suponemos que el terreno abandonado estaba ocupado originalmente por un pastizal, es necesario entonces analizar las proporciones de especies dicotiledóneas con respecto a las monocotiledóneas (pastos).

En sitios donde la importancia de las dicotiledóneas era mayor, es muy probable que dichos sitios representen, también las fases más tempranas de la sucesión (*i.e.* donde las malezas invaden). Analizando la proporción del número de especies dicotiledóneas/número de especies monocotiledóneas, encontramos que esta razón fue mayor en sitios sin insecticida. Mientras que el número de individuos fue menor en los sitios más ricos en especies (con herbívoros). La interpretación más parsimoniosa, indica que en los sitios donde los herbívoros estuvieron presentes la tasa de recambio de individuos fue mayor que en sitios sin herbívoros.

Por otro lado, los herbívoros fomentaron la entrada de más especies. En términos de la sucesión, el efecto de los herbívoros podría verse como una reducción de la velocidad sucesional para llegar a un pastizal. Esta aseveración se basa en los datos de riqueza y en la proporción de especies dicotiledóneas mayor en los sitios con herbívoros. El mecanismo más factible que explica este efecto comunitario de los herbívoros, es la reducción de la dominancia de pocas especies (cf. Núñez-Farfán & Dirzo en prep.)

En conclusión, este estudio demuestra el efecto de los herbívoros en la estructura de la comunidad vegetal de un campo

agrícola abandonado (durante su primer año de abandono), así como en el proceso sucesional. Sin embargo, no todos los parámetros en los grupos de especies son afectados por igual. Pero lo cierto es que en atributos tan relevantes como la riqueza de especies, el efecto es evidente.

Es muy probable que la estructura y fisonomía de muchas comunidades vegetales sean el resultado de el efecto de los herbívoros, pero esto no es evidente, dado que no las conocemos sin ellos (Núñez-Farfán & Dirzo en prep.).

CONCLUSIONES

Para exponer en forma resumida los aspectos más sobresalientes de este estudio, a manera de conclusión, enseguida los presento en forma enumerada:

1. A partir de la manipulación experimental resulta evidente que los herbívoros tiene el potencia de afectar la estructura de la comunidad vegetal sucesional temprana (riqueza, organización florística y diversidad), que se genera a partir del abandono de un campo agrícola en el Valle de México.
2. Se detectaron efectos que ocurren a nivel poblacional (distribución de frecuencias de altura, biomasa individual, etc.), que se traducen en los efectos comunitarios descritos en el anterior punto.
3. En cuanto a la tendencia sucesional, se encontró que el efecto de los herbívoros es en el sentido de retardar la velocidad de la sucesión hacia una comunidad de pastizal. Este fenómeno retardatorio parece ser debido a la reducción de la dominancia de especies con potencial "monopolizador", tales como las gramíneas. Esto a su vez, está relacionado con (ó incluso podría ser determinante de) un incremento en la riqueza florística de la comunidad.
4. Este estudio muestra las ventajas de trabajar con sistemas ecológicos relativamente simplificados y enfatizan la importancia de la aplicación de manipulaciones en los estudios ecológicos.

L I T E R A T U R A C I T A D A

- Begon, M., J.L. Harper & C.R. Townsend. 1988. *Ecologia*. Omega, Barcelona.
- Bazzaz, F.A. 1975. Plant Species Diversity in Old-Field Successional Ecosystems in Southern Illinois. *Ecology*, 56: 485-488.
- 1983. Characteristics of the Population in Relation to Disturbance in Natural and Man-Modified Ecosystems. In Mooney, H.A. y M. Gordon (eds.). *Disturbance and Ecosystems*. Springer-Verlag. New York, pp. 253-273.
- Botkin, D.B. 1981. Casualty and Succession. In: West, D.C., H.H. Shugart and D.B. Botkin (Eds.). *Forest Succession: Concepts and Application*. Springer Verlag. New York, pp. 36-55.
- Brown, V.K. 1982. The Phytophagous Insect Community and its Impact on Early Succession Habitats. In: Visser, J.H. & Minks, A.K. (eds.). *Proc. 5th Int. Symp. Insect-Plant Relationships*. Wageningen, 1982. Pudoc, Wageningen, The Netherlands. pp. 205-213.
- 1984. Secondary Succession: Insect-Plant Relationships. *Bioscience*, 11: 710-716.
- 1985. Insect Herbivores and Plant Succession. *Oikos*, 44: 17-22.
- Brown, V.K., A.C. Gange, I.M. Evans & A.L. Storr. 1987. The Effect of Insect Herbivory on the Growth and Reproduction of Two Annual *Vicia* Species at Different Stages in Plant Succession. *Journal of Ecology*, 75: 1173-1189.
- Brown, V.K., M. Jepsen & W.D. Gibson. 1988. Insect Herbivory: Effects on Early Old Field Succession Demonstrated by Chemical Exclusion Methods. *Oikos*, 52: 293-302.
- Clements, F.E. 1916. *Plant Succession: An Analysis of the Devenlopment of Vegetation*. In: Golley, B.F. (eds.). *Ecological Succession*. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. 1977. Stroudsburg, Penn. pp. 185-187.
- Cochan, W.G. & G.M. Cox. 1957. *Experimental Designs*. 2a. ed. Jonh Wiley & Sons. Inc. N.Y.
- Connell, J.H. & R.O. Slayter. 1977. Mechanims of Succession in Natural Communities and their Role in Community Stability and Organitation. *The American Naturalist*, 111: 1119-1144.

- Crawley, M.J. 1983. **Herbivory. Dynamics of Animal-Plant Interactions.** Blackwell Scientifics Publications. London, pp. 295-307.
- Del Valle, C.H.F. 1983. **Los Procesos de Acumulación de Sales e Intemperismo en Cubetas Lacustres en una Zona de Transición del Ex-Lago de Texcoco.** Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Méx.
- Dirzo, R. 1980. Experimental Studies on Slug-Plant Interactions. I. The Acceptability of Thirty Plant Species to the Slug *Agriolimax carvanae*. **Journal of Ecology**, 68: 981-998.
- 1984. **Herbivory: A Phytocentric Overview.** In: Dirzo, R. & J. Sarukhán (eds.), **Perspectives on Population Ecology.** Sinauer Ass. Inc. Pub. Sunderland, Mass. pp 141-165.
- 1985. **The Role of the Grazing Animal.** In: White, J. (eds.) **Studies on Plant Demography.** Academic Press, London. pp. 343-355.
- Dirzo, R. & J. L. Harper. 1980. Experimental Studies on Slug-Plant Interactions. II. The Effect of Grazing by Slugs on High Density Monocultures of *Capsella bursa-pastoris* and *Poa annua*. **Journal of Ecology**, 68: 999-1011.
- Drury, W.H. & I.C.T. Nisbet. 1973. **Succession.** **Journal of the Arnold Arboretum**, 3: 331-367.
- García, E. 1988. **Modificaciones al Sistema de Clasificación de Köppen.** Instituto de Geografía, UNAM. México, D.F.
- Gibson, D.J. 1988. **The Relationship of Sheep Grazing and Soil Heterogeneity to Plant Spatial Patters in Dune Grassland.** **Journal of Ecology**, 76: 233-252.
- Gleason, H.A. 1926. **The Individualistic Concept of the Plant Association.** In: Colley, B.F. (eds.). **Ecological Succession.** Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. 1977. Stroudsburg, Penn. pp. 187-206.
- González, V.C. 1982. **Una alternativa de Cobertura Vegetal en el Vaso del Ex-lago de Texcoco.** **Ciencia Forestal**, 40: 3-24.
- Harper, J.L. 1969. **The Role of Predation in Vegetational Diversity.** **Brookhaven Symposia in Biology**. 22: 48-62.
- Horn, H.S. 1971. **The Adaptative Geometry of the Trees.** Princeton University Press. New Jersey. pp. 144.
- 1974. **The Ecology of Secondary Succession.** **Annual Review of Entomology**, 94: 507-514.

- Jaksic, M.F. 1981. Abuse and Misuse of the Term "Guild" in Ecological Studies. *Oikos*, 37: 397-400.
- Jardel, E. & L.R. Sánchez-Velásquez. 1989. La Sucesión Forestal: Fundamento Ecológico de la Silvicultura. *Ciencia y Desarrollo*, 84: 33-43.
- Keever, C. 1950. Causes of Succession on Old Fields of the Piedmont, North Carolina. In: Golley, B.F. (eds.). *Ecological Succession*. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. 1977. Stroudsburg, Penn. pp. 146-165.
- Krebs, Ch.J. 1985. *Ecología. Estudio de la Distribución y la Abundancia*. Harla, México.
- Louda, S.M. 1984. Herbivore Effect on Stature, Fruiting, and Leaf Dynamics of a Native Crucifer. *Ecology*, 65: 1379-1386.
- Lubchenco, J. 1978. Plant Species Diversity in a Marine Intertidal Community: Importance of Herbivore Food Preference and Algal Competitive Abilities. *The American Naturalist*, 112: 23-29.
- 1983. *Littorina* and *Fucus*; Effects of Herbivores Substratum Heterogeneity, and Plant Escapes During Succession. *Ecology*, 64: 1116-1123.
- Lubchenco J. & S.D. Gaines. 1981. A Unified Approach to Marine Plant-Herbivore Interactions. I. Populations and Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12: 405-437.
- Marks, P.L. & F.H. Bormann. 1972. Revegetation Following Forest Cutting: Mechanisms for Return to Steady-State Nutrient Cycling. In: Golley, B.F. (eds.). *Ecological Succession*. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. 1977. Stroudsburg, Penn. pp. 174-179.
- McNaughton, S.J. & L.L. Wolf. 1979. *General Ecology*. Ed. Holt, Rinehart and Winston. New York. c.18-20, pp. 345-449.
- McBrien, H.K., R. Harmsen & A. Crowder. 1983. A Case of Grazing Affecting Plant Succession. *Ecology*, 64, 1035-1039.
- Mills, N.J. 1983. Herbivory & Seedling Establishment in Post-Fire Southern California Chaparral. *Oecologia*, 60: 267-270.
- Molina, F.E. 1986. Dinámica de la Poblaciones de Malezas en un Cultivo de Maíz de Temporal del Valle de México. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología), UNAM, México.

- Núñez-Farfán. 1991. **Biología Evolutiva de *Datura stramonium* L. en el Centro de México: Selección Natural de la Resistencia a los Herbívoros, Sistema de Cruzamiento y Variación Genética Intra e Interpoblacional.** Tesis Doctoral en Ecología. Centro de Ecología-UACPyP/CCH. México, D.F.
- Núñez-Farfán, J. & R. Dirzo. 1987. Animales Herbívoros y su Efecto en la Sucesión Vegetal. **En Memorias del X Congreso Mexicano de Botánica**, Guadalajara, Mex.
- 1989. Leaf Survival in Relation to Herbivory in Two Tropical Pioneer Species. **Oikos**, 54: 71-74.
- Efecto de los Herbívoros sobre la Sucesión Vegetal. **En prep.**
- Odum, E.P. 1969. The Strategy of Ecosystem Development. **Science**, 164: 262-270.
- Paige, N.K. & A.G. Whitman. 1987. Overcompensation in Response to Mammalian Herbivory: the Advantage of Being Eating. **The American Naturalist**, 129: 407-416.
- Parker, M.A. & A.G. Salzman. 1985. Herbivore Exclosure and Competitor Removal: Effects on Juvenile Survivorship and Growth in the Shrub *Gutierrezia microcephala*. **Journal of Ecology**, 73: 903-913.
- Parrish, J.A.D. & F.A. Bazzaz. 1982. Competitive Interactions in Plant Communities of Different Successional Ages. **Ecology**, 63: 314-320.
- Peet, R.K. 1974. The Measurement of Species Diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 5: 285-307.
- Peet, K. & N.L. Christensen. 1980. Succession: a Population Process. **Vegetatio**, 43: 131-140.
- Rausher, D.M. & P. Feeny. 1980. Herbivory, Plant Density and Plant Reproductive Success: the Effect of *Battus philenor* on *Aristolochia reticulata*. **Ecology**, 64: 915-917.
- Rodríguez, C. & O. Agundis. 1981. Principales Malas Hierbas del Valle de Toluca, Mex. (Descripción y Cultivos que Infestan). **Acta Científica Potosina**. Pub. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, México, 8 (2): 110-217.
- Rzedowski, J. 1983. **Vegetación de México**. Limusa. México, D.F.
- Rzedowski, J. & C.J. de Rzedowski. 1979. **Flora Fanerogámica del Valle de México**. CECSA, México, D.F.

- Sánchez, O. 1980. *La Flora del Valle de México*. Herrero, México, D.F.
- SRH. 1971. Estudio Agrológico Especial del Ex-Vaso de Texcoco, Edo. de México. Serie de Estudios, Publicación No.2. México, D.F. pp. 145.
- SARH, INIFAP, CIFAP-MEX, CEVAMEX. remitido. *Guía para la Asistencia Técnica Agrícola en el DDRI*. Chapingo, Méx.
- Shugart, H.H. 1981. *A Theory of Forest Dynamics*. Springer Verlag. New York. pp. 278.
- Sjörs, H. 1980. An Arrangement of Changes Along Gradients, with Examples from Successions in Boreal Peatland. *Vegetatio*, 43: 1-4.
- Sokal, R.R. & J.F. Rohlf. 1981. *Biometry*. 2da. ed. W.H. Freeman & Co. New York.
- Sousa, W.P. 1984. The Role of Disturbance in Natural Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 353-391.
- Southwood, T.R.E. 1977. Habitat, the templet for Ecological Strategies?. *Journal of Animal Ecology*, 46: 337-365.
- Southwood, T.R.E., V.K. Brown & P.M. Reader. 1979. The Relationship of Plant and Insect Diversities in Succession. *Biological Journal of the Linnean Society*, 12: 327-348.
- Steel, R.G.D. & J.H. Torrie. 1988. *Bioestadística*. McGraw-Hill/Interamericana, México, D.F.
- Vogl, R.J. 1974. Effects of Fire on Grassland. In: Kozlowski, T.T. & C.E. Ahlgreen. *Fire and Ecosystems*. Academic Press. New York. pp. 139-194.
- Waser, N.M. & M.V. Price. 1981. Effects of Grazing on Diversity Annual in the Sonoran Desert. *Oecologia*, 50: 407-411.
- Whitmore, T.C. 1982. On Pattern and Process in Forests. In Newman, E.I. (Ed), *The Plant Community as a Working Mechanism*. Special Pub. Ser. British Ecological Society, 1: 45-49.
- Whittaker, R.H. 1953. A Consideration of Climax.Theory: The Climax as a Population and Pattern. In: Golley, B.F. (eds.). *Ecological Succession*. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. 1977. Stroudsburg, Penn. pp. 240-277.

APENDICE I

En esta parte, fundamento el uso de un modelo Log-Lineal para el análisis de variables biológicas resultado de conteos (*i.e.*, número de especies, individuos, hojas, estructuras reproductivas).

Sea:

$$dN/dt = r(t) N$$

$$1/N * dN/dt = r(t)$$

recordando $d \ln N/dN = 1/N$

entonces $d \ln N = 1/N * dN$

$$d \ln N/dt = r(t)$$

$$d \ln N = r(t) * dt$$

integrando:

$$\ln N_t = \ln N_0 + \int r(t) * dt$$

si $r(t)$ varía aleatoriamente en el tiempo, por el Teorema Central del Límite, entonces:

$$\int r(t) * dt = F(0, s^2) = \text{distribución normal con media } 0 \text{ y } s^2 \text{ (varianza = } s^2 \text{)}$$

$$\ln N_t = \ln N_0 + F(0, s^2):$$

N_t se distribuye normalmente para sus logaritmos.