

7
ZEL



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

VARIACION TEMPORAL DE LOS NIVELES
DE HERVIBORIA DE LAS COMPOSITAE DE LA
RESERVA DEL PEDREGAL DE SAN ANGEL (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 :

CARLOS ANTONIO ANAYA MERCHANT



DIRECTOR DE TESIS.
DR. ZENON CANO SANTANA

MEXICO, D. F.

270214

1999.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: "Variación temporal de los niveles de herbivoría de las Compositae de la Reserva del Pedregal de San Angel (México)"

realizado por Carlos Antonio Anaya Merchant

con número de cuenta 8721605-1, pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Zenón Cano Santana

Propietario

Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez

Propietario

Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa

Suplente

Dr. Juan Servando Nuñez Farfán

Suplente

Biol. Irene Sánchez Gallén

D. F. C. I. A. M.

Consejo Departamental de Biología

DRA. EDNA MARÍA SUAREZ DIAZ

DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer de manera especial al Dr. Zenón Cano Santana por haber aceptado dirigir esta tesis, por su incomparable vocación de maestro y por haberme brindado su amistad y apoyo siempre.

Agradezco al comité dictaminador integrado por los Doctores Juan Nuñez, Ken Oyama, Rodolfo Dirzo, Zenón Cano y la M. en C. Irene Sánchez su disposición para revisar este trabajo, así como sus valiosos comentarios que contribuyeron a mejorarlo sustancialmente.

Al Dr. Jorge Meave por su amistad y por todos los conocimientos que me brindó durante sus clases de Ecología y sus pláticas ocasionales en el laboratorio.

A Lyliana (Ana) por todo su cariño y apoyo incondicional.

A Irene Sánchez por su amistad y disposición para discutir problemas de este trabajo.

Por su ayuda en el campo y laboratorio a Claudia (pitis), Edgar (crab), Dulce, Oswaldo y Ramiro.

A mi amigo Marco por su apoyo en el manejo del equipo de cómputo del laboratorio.

Por supuesto a mis hermanos Leticia, Alberto, Jorge, Luis y Beto.

A mis amigos y compañeros de toda batalla Agustín (tin), Ricardo (dt), Andrés (chapu), Irene (roni), Efraín (wolf), Claudia (pitis), Oswaldo (osvíl), Ricardo (ricoleon), Mireya, Ramiro (?), Edgar (crab), Juan Chaneque (charro amarillo), Raúl (rulo) y Leonardo (león).

A todos los compañeros y amigos del Laboratorio de Ecología: Marco, Paty, Lalo, Jose Luis, Gaby, Silvia y los que ya mencioné.

Al Laboratorio de Ecología comandado por el Dr. Jorge Meave quiero agradecer todas las facilidades brindadas para la realización de este trabajo.

Agradezco a la Secretaría General, Coordinación de Programas Académicos U.N.A.M. por la beca que me otorgó mediante el programa "Becas tesis de licenciatura en proyectos de investigación".

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) que mediante el proyecto 400302-5-0202 PN apoyó económicamente este trabajo.

RESUMEN

El estudio de los patrones de herbivoría foliar y floral constituye un punto de partida básico para entender la dinámica de la interacción planta-herbívoro en una comunidad. En este trabajo se determinó la variación mensual de las tasas de herbivoría foliar (TH) y los niveles de herbivoría floral de algunas de las principales especies de la familia Compositae del matorral xerófilo de la Reserva del Pedregal de San Ángel, en el periodo comprendido de marzo de 1996 a marzo de 1997. En tres especies de Compositae se determinó si existían diferencias en las TH entre plantas que crecen en ambiente sombreado y los que crecen en ambiente soleado. Asimismo, se buscó conocer la relación de las TH con el contenido de agua y de nitrógeno de las hojas.

En todas las especies se encontró una marcada variación temporal en sus tasas de herbivoría foliar. En general, durante la temporada de secas las TH fueron bajas y no variaron mucho entre meses; sin embargo, durante la temporada de lluvias se experimentó un aumento gradual en las TH hasta alcanzar su valor máximo en octubre ($0.63\% \text{ día}^{-1}$). No se encontraron evidencias de que los herbívoros concentren sus actividades en la temporada en la cual se encuentran las hojas de mayor calidad nutricional (en términos de contenido de agua y nitrógeno). Una correlación entre las TH y datos de biomasa y densidad de insectos epífitos obtenidos por Rios-Casanova (1994) en el Pedregal sugiere que los mayores niveles de herbivoría se presentaron cuando hubo una mayor abundancia de insectos adultos. Se encontraron tres patrones de variación de los niveles de daño en función del ambiente: en *D. coccinea* las TH no variaron entre ambientes, en *S. praecox* se presentaron mayores TH en sitios abiertos y en *V. virgata* se encontró mayor daño foliar en los sitios sombreados. Algunas observaciones sugieren que esta variación puede ser debida a las preferencias de hábitat de los herbívoros asociados a cada especie. El contenido de nitrógeno y agua foliar no explicaron la variación de las TH entre especies. Se discute que la distribución espacial de las plantas y las defensas antiherbívoro tienen un efecto sobre las TH. Las plantas de sombra tuvieron más agua que las de sol, pero el contenido de nitrógeno no difirió entre ambientes. Los niveles de herbivoría floral fueron mayores en las plantas que florecieron en la temporada de lluvias (2.8% a 35.8%) que en las que florecieron durante las secas (0.06% y 0.15%), lo cual se debió a la abundancia diferencial de los herbívoros. *Sphenarium purpurascens* y unas larvas de díptero fueron los principales antófagos. *S. purpurascens* se alimentó de las flores de ocho especies, consumiendo principalmente lígulas, corola y estambres, aunque en muchas ocasiones consumió toda la cabezuela. Las larvas de díptero se alimentaron del ovario y de las semillas de *Baccharis sordescens* y *Zinnia peruviana*. Se discute que la anatomía de las inflorescencias, las defensas químicas, el número de flores en la inflorescencia y los competidores afectan la susceptibilidad de las cabezuelas al daño por herbívoros.

ÍNDICE

RESUMEN

AGRADECIMIENTOS

I. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Niveles de estudio de la interacción planta-herbívoro	1
1.2. Factores que determinan los niveles de herbivoría foliar	4
1.3. Niveles de herbivoría floral y características de las plantas que los afectan	17
II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS.	20
III. ÁREA DE ESTUDIO	22
IV. MATERIALES Y MÉTODOS	25
4.1. Selección de especies e individuos	25
4.2. Medición de las tasas de herbivoría foliar	26
4.3. Determinación del contenido foliar de agua y de nitrógeno	27
4.4. Determinación de los niveles de herbivoría floral	29
V. RESULTADOS	30
5.1. Tasas de herbivoría foliar	30
5.2. Contenido de agua foliar	40
5.3. Contenido de nitrógeno foliar	50
5.4. Correlaciones entre variables	51
5.5. Niveles de herbivoría floral	54
VI. DISCUSIÓN GENERAL	57
6.1. Variación temporal de las tasas de herbivoría	57
6.2. Variación temporal del contenido de nitrógeno y agua de las hojas	60
6.3. Variación ambiental de las tasas de herbivoría	61
6.4. Comparación de las tasas de herbivoría entre especies	64
6.5. Herbivoría floral	65
6.6. Conclusiones y perspectivas	68
VIII LITERATURA CITADA	69

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Niveles de estudio de la interacción planta-herbívoro

Desde el punto de vista de las plantas los estudios sobre herbivoría a nivel ecológico se han dirigido a dilucidar cuál es el efecto de los herbívoros sobre: (1) el desempeño de las plantas, (2) la demografía de las poblaciones de plantas y (3) la dinámica de las comunidades vegetales (Crawley, 1986).

La pérdida de tejido vegetal ocasionada por los herbívoros puede reducir el crecimiento (Harper, 1977), la sobrevivencia (Dirzo, 1984a), la habilidad competitiva (Harper, 1977) y la fecundidad de las plantas (Louda y Potvin, 1995). Se ha demostrado que el impacto que pueden tener los fitófagos sobre las plantas depende de la conjunción de dos tipos de factores: los intrínsecos y los extrínsecos. Entre los intrínsecos se encuentran el estado del ciclo de vida de la planta en que ocurre el daño, el tipo de tejido dañado y la cantidad de tejido consumido. En tanto que entre los extrínsecos se encuentran la competencia con las plantas vecinas, las condiciones lumínicas y la disponibilidad de nutrientes (Dirzo, 1984a). Un ejemplo que ilustra este fenómeno es el experimento realizado por Zagorín y Dirzo (Dirzo, 1984a) para evaluar la sobrevivencia de plántulas de *Omphalea oleifera* que fueron sujetas a tres niveles de defoliación artificial (5%, 25% y 75%), bajo dos condiciones de luz (sol y sombra) y dos intensidades de competencia (i.e., dos densidades contrastantes). Los autores encontraron que en ausencia de estrés lumínico ningún tratamiento de defoliación tuvo efecto sobre la sobrevivencia de las plántulas cuando crecían a bajas densidades, y sólo cuando la defoliación y la competencia fueron altas la sobrevivencia tuvo un pequeño decremento. En cambio, bajo la condición de sombra la defoliación no afectó a las plantas que crecían a bajas densidades pero sí a las plantas que crecían en condiciones de alta densidad; la sobrevivencia de las plántulas decreció conforme aumento la defoliación.

La reducción en la adecuación de las plantas de una especie por herbivoría puede tener un efecto negativo sobre la demografía de la población. Por ejemplo, Louda y Potvin (1995) encontraron, mediante un experimento de exclusión con insecticida en condiciones naturales, que el daño floral por insectos en el cardo *Cirsium canescens* (Compositae) redujo la producción de semillas, el reclutamiento de plántulas y la densidad.

Asimismo, cuando los herbívoros ejercen una presión diferencial sobre las plantas de una población, por efecto de su variación genética, pueden eliminar a los morfos menos adecuados o pueden mantener el polimorfismo en la población (Dirzo y Harper, 1982b) lo cual tiene un efecto marcado sobre la evolución de la especie.

A nivel de comunidad los herbívoros tienen el potencial de alterar el proceso de sucesión y la riqueza de especies de la comunidad, tal y como lo demostraron Brown y Gange (1992) mediante un experimento de exclusión con insecticida en una comunidad vegetal en sucesión secundaria.

De igual forma, los estudios sobre herbivoría a nivel comunitario se han encaminado a determinar los niveles de herbivoría que sufren las comunidades, y a tratar de detectar sus patrones de variación temporal y espacial (Janzen, 1981; Coley, 1983; De la Cruz y Dirzo, 1987; Aide, 1993, Filip *et al.*, 1995) así como a identificar las características de las plantas que determinan las preferencias alimenticias de los herbívoros, tales como la calidad nutricional de la planta hospedera (Coley, 1983; Filip *et al.*, 1995), sus defensas antuherbívoro (Coley, 1983; Filip *et al.*, 1995) y su fenología (Aide, 1993).

En este sentido, se ha observado que existen grandes diferencias en los niveles de herbivoría que sufren las comunidades vegetales. Coley y Barone (1996) hicieron una revisión de los niveles de daño foliar causados por insectos herbívoros sobre las plantas de bosques tropicales húmedos, bosques tropicales secos y bosques templados. Estos autores hallaron que las plantas de los bosques tropicales sufren mayores tasas de herbivoría foliar que las plantas de bosques templados, y que las plantas de los bosques tropicales secos presentan mayores tasas que las plantas tolerantes a la sombra de bosques tropicales húmedos. El promedio de daño foliar anual que se calculó para las plantas de bosques templados fue de 7.1%, mientras que para los bosques tropicales secos fue de 14.2%. En los bosques tropicales húmedos se registró un nivel de herbivoría de 11.1% para las plantas tolerantes a la sombra y de 48.0% para las plantas pioneras. Asimismo, encontraron que en los bosques tropicales húmedos las tasas de herbivoría diarias de las hojas jóvenes en expansión fueron de 5 a 25 veces más altas que en las hojas maduras. En las plantas tolerantes a la sombra de bosques tropicales el 68% del daño en las hojas ocurre cuando éstas están en etapa de expansión, en cambio, en las plantas de bosques templados sólo el 27% del daño ocurre cuando las hojas son jóvenes (Coley y Barone, 1996; Tabla 1.1).

Tabla 1.1. Comparación de las tasas de herbivoría foliar de bosques templados y tropicales (modificado de Coley y Barone, 1996). Anual es el porcentaje de daño promedio por año, *N* es el número de estudios (cada estudio incluye varias especies). Las tasas de herbivoría diarias se presentan para hojas maduras y jóvenes (%/d), jóvenes/total indica el porcentaje del tiempo total de vida en el que ocurre el daño cuando las hojas están expandiendo, *n* indica el número de especies.

	Anual		Hojas maduras		Hojas jóvenes		Jóvenes/total	
	%	<i>N</i>	%/d	<i>n</i>	%/d	<i>n</i>	%	<i>n</i>
Bosque templado	7.1	13	----	----	----	----	27.0	----
Bosque tropical húmedo								
Especies tolerantes	11.1	21	0.03	105	0.71	150	68.3	31
Especies pioneras	48.0	4	0.18	37	0.65	37	47.3	30
Bosque tropical seco	14.2	4	0.07	78	0.15	61	28.7	62

Conocer la magnitud del daño por herbívoros de una comunidad vegetal da una idea de la intensidad de la interacción herbívoro-planta en la misma. No obstante, para tratar de comprender su dinámica hay que explorar la variación espacial y temporal de la herbivoría.

Algunos trabajos muestran que en las selvas altas perennifolias, las cuales no tienen una estacionalidad tan marcada como otras comunidades (tales como selvas bajas caducifolias o matorrales xerófilos) los niveles de herbivoría sólo varían entre la temporada de lluvias y la de secas indicando que los herbívoros mantienen una actividad constante durante un gran periodo de tiempo (Coley, 1983; Aide, 1993). En cambio, en comunidades altamente estacionales como los bosques tropicales secos o caducifolios se ha observado que existen altas variaciones en herbivoría entre la primera y la segunda parte de la temporada de lluvias, lo cual sugiere que la actividad de los herbívoros se restringe a un periodo corto del año. En particular, en las comunidades tropicales secas estudiadas a la etapa temprana de la temporada de lluvias (Janzen, 1981; Filip *et al.*, 1993). Para tratar de explicar este pico de actividad de los herbívoros defoliadores en los bosques tropicales secos se han sugerido tres hipótesis: la primera es que la calidad del follaje puede declinar en digestibilidad y valor nutritivo con el crecimiento de las hojas producidas poco antes del comienzo de la temporada de lluvias, por lo que los herbívoros concentran su actividad cuando la calidad del follaje es mayor (Janzen y Waterman, 1984; Dirzo y Dominguez, 1995) La segunda es que los parásitos y depredadores de los herbívoros pueden aumentar su abundancia conforme la estación avanza, de manera que sus niveles de abundancia pueden reducir el tamaño de las poblaciones de insectos herbívoros (Janzen y Waterman, 1984;

Dirzo y Domínguez, 1995). Finalmente, Dirzo y Domínguez (1995) sugieren que los bajos niveles de daño durante el final de la temporada de lluvias se pueden deber a los patrones de historia de vida de los insectos.

La primera de estas hipótesis fue abordada por Janzen y Waterman (1984), quienes hicieron un análisis entre estaciones del contenido fenólico total, los taninos condensados y el contenido de fibra de las hojas de 80 especies del Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. Estos autores encontraron que no había cambios significativos en el contenido de estos componentes foliares durante el crecimiento de las hojas, indicando que la química secundaria y la calidad nutricional de las hojas no explican el pico de actividad de los herbívoros durante el comienzo de las lluvias en esa comunidad. En el bosque tropical seco de Chamela (Jalisco) se han encontrado evidencias en este sentido (Dirzo y Domínguez, 1995). Desafortunadamente las otras hipótesis no han podido ser evaluadas por falta de datos relevantes sobre la dinámica de la comunidad de insectos herbívoros, y la de sus depredadores y parásitos.

En el presente trabajo se estudia el patrón de variación temporal de la herbivoría foliar de un grupo de especies importantes de una comunidad de matorral xerófilo altamente estacional, sobre la cual se tienen datos de la comunidad de insectos epífitos y de algunos de sus depredadores, de esta forma, es posible que se puedan aportar evidencias para evaluar las hipótesis antes mencionadas en otro tipo de comunidad altamente estacional.

1.2. Factores que determinan los niveles de herbivoría foliar

Es evidente que los niveles de daño difieren entre especies de plantas en una comunidad. Sin embargo, en la mayoría de las comunidades se ha observado un patrón muy similar en los niveles de herbivoría foliar: el porcentaje de especies que presentan bajos niveles de daño (0 - 12%) es más alto que el porcentaje de especies con niveles de daño intermedio (12 - 25%), y éste es mayor al porcentaje de especies con daño alto (>25%) (Dirzo, 1984b; de la Cruz y Dirzo, 1987; Oyama *et al.*, 1994; Dirzo y Domínguez, 1995). Esta variación en el daño que sufren las plantas es determinada por las características de las plantas y de los herbívoros, así como por las características del ambiente físico y biótico que los afecta. A continuación se hace una revisión de estas variables

1.2.1. Características de las plantas que determinan los niveles de daño foliar. Las principales variables de las plantas que determinan los niveles de daño por herbívoros son: su calidad nutritiva, su contenido de defensas antiherbívoro, su fenología y su abundancia en la comunidad (Coley y Aide, 1991; Coley y Barone, 1996).

Calidad nutricional. Los herbívoros obtienen de su alimento la energía, los **nutrimentos** y el agua necesarios para realizar sus funciones de crecimiento, sobrevivencia y **reproducción**, por lo que una alimentación deficiente puede conducir a una reducción de su desempeño (Slansky y Feeny, 1977; McNeill y Southwood, 1978; Mattson, 1980; Scriber y Slansky, 1981; Auerbach y Strong, 1981; Reese, 1984; Chapman, 1990; Bentley y Nelson, 1991). Los principales elementos foliares que se ha visto que tienen el potencial de afectar el desempeño y las preferencias alimenticias de los herbívoros son el nitrógeno y el agua (McNeill y Southwood, 1978; Scriber y Feeny, 1979; Mattson, 1980; Scriber y Slansky, 1981; Coley, 1983; Hagen *et al.*, 1984; Chapman, 1990; Bentley y Nelson, 1991). En general, las plantas más consumidas por los herbívoros son las que presentan mayores contenidos de agua y nitrógeno (Coley, 1983; Tabashnik y Slansky, 1987; Kursar y Coley, 1991; Mattson, 1980).

El nitrógeno es un elemento crítico para el desarrollo de los herbívoros, ya que tiene un papel central en sus procesos metabólicos y es un componente importante en la estructura celular y el código genético (Slansky y Feeny, 1977; McNeill y Southwood, 1978; Mattson, 1980; Auerbach y Strong, 1981; Chapman, 1990).

El contenido de nitrógeno en las plantas puede variar entre 0.3 y 9.7% [peso seco (ps)], dependiendo del tejido, de la edad del mismo y de los cambios fenológicos (Mattson, 1980; Hagen *et al.*, 1984; Tabashnik y Slansky, 1987). Los tejidos jóvenes y activos, como las hojas en expansión, contienen mayores concentraciones de nitrógeno (0.3 - 7% ps) que los viejos (0.5 - 1.5% ps) (Mattson 1980; Hagen *et al.*, 1984). El contenido foliar de nitrógeno varía mucho entre especies, entre formas de vida y/o entre estrategias de crecimiento de las plantas (Coley, 1983; Scriber y Slansky, 1985; Mattson, 1990; Filip *et al.*, 1995). Coley (1983) encontró que las hojas de los árboles de crecimiento rápido (pioneros) tienen mayor contenido de nitrógeno (2.5% ps) que las hojas de los árboles de crecimiento lento (tolerantes) (2.2% ps). Por su parte, Scriber y

Slansky (1985) encontraron que el contenido foliar de nitrógeno de las plantas arbustivas era más alto (1.5 - 9.7% ps) que el de los árboles (0.6 - 6.9% ps) y el de los pastos (1.2 - 4.5% ps).

En general, el contenido foliar de nitrógeno muestra un patrón de variación estacional bien marcado. Durante el comienzo de la temporada de crecimiento, cuando ocurre la producción de hojas, la concentración de nitrógeno es la más alta. Posteriormente, comienza a decrecer gradualmente durante el curso de la estación, presentando sus valores más bajos cuando los tejidos envejecen, cesa el crecimiento y comienza la abscisión de las hojas (McNeill y Southwood, 1978; Mattson, 1980; Hagen *et al.*, 1984; Tabashnik y Slansky, 1987; Hunter y Lechowicz, 1992).

Los herbívoros necesitan nitrógeno en forma de ciertas proteínas y aminoácidos por lo que no todo el nitrógeno que contienen las plantas es aprovechable por ellos (McNeill y Southwood, 1978; Mattson, 1980). McNeill y Southwood (1978) mencionan que hay 10 aminoácidos considerados como esenciales para la dieta de los insectos herbívoros, y que existen evidencias para creer que la proporción que de cada uno de ellos necesita un insecto varía durante su desarrollo. Según Mattson (1980) los tejidos jóvenes de las plantas son ricos en la mayoría de aminoácidos y proteínas solubles. En cambio los tejidos viejos consisten predominantemente en proteínas estructurales o insolubles, por lo que, en general, los tejidos jóvenes de las plantas son más nutritivos que los viejos.

El contenido de agua es otro componente foliar que se ha correlacionado positivamente con los niveles de daño de las plantas y con el desarrollo de los herbívoros (Scriber y Feeny, 1979; Scriber y Slansky, 1981; Coley, 1983; Cano-Santana y Oyama, 1992; Filip *et al.*, 1995).

El contenido de agua presenta una gran variación entre especies y estaciones (Scriber y Slansky, 1981; Coley, 1983; Filip *et al.*, 1995). Scriber y Slansky (1981) mostraron que el contenido foliar de agua está relacionado con la forma de crecimiento de las plantas: las hojas maduras de los arbustos anuales y perennes contienen entre 75 y 95% peso fresco (pf) de agua, las de los pastos entre 60 y 85% pf y las de los árboles entre 45 y 75% pf; asimismo, estos autores reportan que el desarrollo de las larvas de algunos insectos es mayor cuando se alimentan de hojas cuyo contenido de agua varía entre 75 y 95% pf.

El patrón de variación estacional del contenido de agua que normalmente se ha encontrado es el siguiente: las hojas presentan alto contenido de agua al comienzo de la temporada de

crecimiento, experimentan una disminución gradual conforme avanza la temporada y una disminución drástica al final de ésta, cuando los tejidos envejecen y principia la caída de hojas (Hagen *et al.*, 1984; Hunter y Lechowicz, 1992; Slansky, 1993).

En general, los herbívoros necesitan de altas concentraciones de agua en su alimento; sin embargo, la elección entre una hoja con alto contenido de agua y otra con bajo contenido puede depender del estado de hidratación del herbívoro (Hagen *et al.*, 1984; Chapman, 1990; Mendoza y Tovar, 1996).

Algunos autores (Scriber y Feeny, 1979; Scriber y Slansky, 1993) mencionan que es difícil distinguir entre el efecto que tiene el nitrógeno y el agua en el desarrollo de los herbívoros y en los niveles de daño que presentan las plantas, ya que estos componentes foliares generalmente presentan una correlación positiva entre ellos.

Cuando la calidad nutritiva del follaje es baja los herbívoros pueden responder incrementando el consumo de alimento, ya sea incrementando su tasa de alimentación o prolongando su periodo de desarrollo; asimismo, pueden alimentarse de otras estructuras de la planta como flores, meristemos y polen (Slansky y Fenny, 1977; Macneill y Southwood, 1978, Mattson, 1980; Tabashnik y Slansky, 1987).

Dada la importancia del nitrógeno y el agua como características básicas que determinan la calidad de las hojas como dieta, se puede esperar que estos elementos expliquen un porcentaje tal vez alto, de la variación de los niveles de daño entre: (1) hojas jóvenes y viejas, (2) entre individuos de una población con diferente cantidad de estos elementos, por causas tales como crecer en ambientes con condiciones contrastantes en recursos, y (3) entre especies de una comunidad. En el presente estudio se hace una evaluación de la relación entre el contenido de nitrógeno y agua, y los niveles de herbivoría que sufren un grupo de especies de la familia Compositac. Como se ha mencionado esta relación ya ha sido evaluado por otros autores; sin embargo, a diferencia de otros trabajos, en el presente las especies de plantas representan a una sola familia y a dos formas de crecimiento, lo cual permite restringir el ámbito de variación del nitrógeno y agua foliar entre especies.

Por otra parte, es claro que la elección de una planta por parte de un herbívoro no depende únicamente de su calidad nutritiva, sino también de que sea digerible y no dañina para él, entre otras cosas, por sus defensas antiherbívoro.

Defensas de las plantas. Las plantas han desarrollado a largo de su historia evolutiva una serie de características defensivas para contrarrestar o minimizar el ataque por herbívoros (Ehrlich y Raven, 1964; Feeny, 1976; Rhoades y Cates, 1976). Estas características son esencialmente de cuatro tipos: (a) físicas, como por ejemplo las espinas, los tricomas y la dureza foliar (Ehrlich y Raven, 1964; Coley, 1983), (b) químicas, como los compuestos secundarios (e.g. taninos, glucósidos, alcaloides, flavonoides, saponinas y ácidos orgánicos) (Feeny, 1976; Rhoades y Cates, 1976; Coley, 1983), (c) biológicas, como las interacciones mutualistas con hormigas que se dan en algunas plantas tropicales (Schupp, 1986) y (d) fenológicas, como la producción foliar en temporadas de baja abundancia de herbívoros (Feeny, 1976; Aide, 1988; Murali y Sakumar, 1993). Las defensas de las plantas han tenido un gran impacto sobre los patrones de forrajeo y los componentes de adecuación de los herbívoros (desarrollo, sobrevivencia y reproducción), por lo que en los herbívoros han evolucionado una serie de mecanismos metabólicos y conductuales para eludirlos y sobreponerse a esta presión selectiva (Ehrlich y Raven, 1964; Eastop, 1981). Estas presiones de selección recíprocas han conducido en algunos casos a una evolución conjunta o coevolución de ambos interactuantes. Por ejemplo, Dirzo y Harper (1982b) reconstruyeron un posible escenario coevolutivo entre el trébol blanco (*Trifolium repens*) y sus moluscos herbívoros partiendo de las evidencias de la variación genética y bioquímica del polimorfismo para cianogénesis en *T. repens* (Tabla 1.2), y a las evidencias del carácter defensivo de la cianogénesis obtenidas a través de pruebas de aceptabilidad en cuatro especies de moluscos (Dirzo y Harper, 1982a, b).

Tabla 1.2. Caracterización genética y bioquímica del polimorfismo para cianogénesis en *Trifolium repens*. Modificado de Dirzo y Harper (1982b).

Alelos determinantes	Componentes bioquímicos de la planta	Fenotipo bioquímico
Ac? Lr?	Glucósidos cianogénicos y enzima	Cianogénico
Ac? lili	Glucósidos cianogénicos pero sin enzima	Acianogénico
acac Lr?	Enzima, pero sin Glucósidos cianogénicos	Acianogénico
Acac lili	Ni Glucósidos cianogénicos ni enzima	Acianogénico

Las plantas acianogénicas iniciales eran comúnmente consumidas por los herbívoros. Una mutación o recombinación condujo a la inclusión de glucósidos cianogénicos en el repertorio bioquímico de *T. repens*. Este carácter confirió cierta protección hacia los depredadores (no necesariamente los moluscos) y es seleccionado. Los herbívoros se encuentran ante una barrera que selecciona por la evolución de algún clase de mecanismo de destoxificación. Según los autores este mecanismo puede estar presente en los moluscos ya que estos aceptan a las plantas no cianogénicas pero si glucosídicas. El siguiente paso pudo haber sido la adquisición de un mecanismo que liberara ácido cianhídrico tan pronto como la hoja fuera mordida, haciendo que su sabor sea desagradable. En este sentido, se esperaría que el herbívoro diera el siguiente paso coevolutivo.

El proceso de coevolución necesariamente implica una relación recíproca, específica y simultánea de los interactuantes durante largos periodos de tiempo, lo que hace difícil de ilustrarlo ya que se carece de herramientas para demostrar eventos que ocurrieron mucho tiempo atrás y la única alternativa es interpretar la información actual en un contexto retrospectivo (Dirzo, 1983).

Es evidente que existe una gran variación en el contenido de defensas entre especies. No obstante, se han detectado ciertos patrones de variación en el tipo y cantidad de defensas entre plantas con diferentes características, lo cual ha conducido a la formulación de una serie de teorías sobre la defensa, entre éstas se encuentran: la teoría de la apariencia (Fenny, 1976; Rhoades y Cates, 1976), la de la defensa óptima (Rhoades, 1979) y la de la disponibilidad de los recursos (Coley *et al.*, 1985).

La teoría de la apariencia fue propuesta simultáneamente por Feeny (1976) y por Rhoades y Cates (1976). Esta teoría supone una relación estrecha entre la evolución de las defensas antoherbívoro y la predecibilidad y disponibilidad espacial y temporal (esto es, apariencia) de una planta o algún tejido de ésta como recurso para un herbívoro. Así, las plantas y/o tejidos aparentes (es decir, los que pueden ser localizados fácilmente por los herbívoros) tienden a estar defendidos por defensas químicas de tipo cuantitativo, llamadas así porque son eficaces a grandes concentraciones y tienen alto peso molecular (p. ej., taninos, resinas, ligninas y silíce). En general, estas defensas incrementan la dureza de las hojas y dificultan el proceso de digestión de los alimentos, por lo que se sugiere que son eficaces contra herbívoros especialistas y

generalistas. Alternativamente, las plantas no aparentes poseen defensas de tipo cualitativo, las cuales son eficaces en pequeñas concentraciones, son de bajo peso molecular y se translocan a altas velocidades (p. ej., alcaloides, glucósidos, cumarinas y glucosinolatos). Estos compuestos tóxicos actúan sobre los procesos metabólicos y se dice son eficaces contra herbívoros generalistas.

La teoría de la defensa óptima propuesta por Rhoades (1979), por su parte, está basada en dos premisas principales: (a) las plantas producen y asignan defensas de tal forma que se maximice su adecuación y (b) las defensas son costosas en términos de adecuación del individuo, ya que éste gasta energía y asigna recursos para la defensa que se podrían destinar a otras funciones como el crecimiento o la reproducción. Bajo estos supuestos se propone que la inversión en defensas por parte de una planta está directamente relacionada con su disponibilidad o susceptibilidad de ser encontrada por un herbívoro (aparición) y en relación inversa al costo de la defensa. Así mismo, la proporción de defensas que se asigne a los diferentes tejidos va a estar dada por el valor del tejido (en términos de adecuación) y el riesgo de ser depredado. La disponibilidad o susceptibilidad de una planta o tejido al ataque, en esta teoría, se basa en características últimas de las plantas como la forma de vida, la estructura modular, el estado sucesional al que pertenece y a la historia de vida. De esta forma, las plantas perennes de estados sucesionales avanzados tenderán a tener defensas más costosas y eficaces que las plantas anuales o de estados sucesionales tempranos.

La teoría de la disponibilidad de los recursos (Coley *et al.*, 1985) plantea que las plantas han respondido evolutivamente a la disponibilidad de los recursos del ambiente donde están adaptadas a crecer por medio de una serie de características interdependientes asociadas a su tasa de crecimiento. La adaptación a ambientes con pocos recursos consiste en una baja capacidad de absorción de nutrimentos y a una baja capacidad fotosintética asociadas a un crecimiento lento. En cambio, la adaptación a ambientes ricos en recursos consiste en una alta capacidad de absorción de nutrimentos y altas tasas fotosintética y respiratoria asociadas a un crecimiento rápido. Así, como la incorporación de recursos es más lenta en las plantas con tasa de crecimiento baja se espera que la pérdida de tejidos por procesos naturales intrínsecos (e.g. abscisión) y por herbivoría tenga un valor mayor que en las plantas de crecimiento rápido, las cuales tienen en su hábitat abundantes recursos para sustituir los tejidos perdidos. Este fenómeno, según los autores

que sostienen esta teoría, promueve que las plantas de crecimiento lento inviertan más en defensas, y que éstas sean de tipo inmóvil (cuantitativas *sensu* Fenny, 1976). En contraste las plantas de crecimiento lento tenderán a tener defensas de tipo móvil (cualitativas *sensu* Fenny, 1976). De esta forma, esta teoría sugiere que la inversión en defensas se incrementa conforme la tasa de crecimiento de las plantas decrece.

Asimismo, en esta teoría se sugiere que el recurso con mayor disponibilidad en el ambiente puede seleccionar por un tipo de defensa. Por ejemplo, en ambientes extremadamente limitados en nutrimentos las defensas basadas en nitrógeno pueden tener un costo relativo más alto comparado con las defensas basadas en carbono, por lo que en estos ambientes pueden ser raras las defensas basadas en N. De esta manera, la teoría del cociente C/N se incluye en ésta (Coley *et al.*, 1985).

La teoría del cociente C/N también sugiere que plantas de la misma especie pueden elegir de su repertorio de defensas, que tipo de químico secundario producir de acuerdo a las condiciones del ambiente. Por ejemplo, las plantas que crecen en la sombra pueden tener una mayor producción de defensas basadas en N que en C (si es que hay N adicional en el ambiente) ya que el carbono es limitado (Bazzaz *et al.*, 1987).

Las teorías antes mencionadas tienen en común que la inversión en defensas puede estar correlacionada con el *status* sucesional de las plantas. No obstante, las teorías de la apariencia y la defensa óptima atribuyen este patrón a la apariencia de las plantas, mientras que la de la disponibilidad de los recursos se lo atribuye a la tasa de crecimiento. La apariencia de las plantas es una característica dependiente de los herbívoros, la cual promueve que las teorías basadas en ella sean difíciles de definir e implementar, en cambio, la tasa de crecimiento es una característica intrínseca de las plantas que hace que la teoría de la disponibilidad de los recursos sea operativa.

Fenología y abundancia. Si bien los niveles de herbivoría foliar dependen de que las hojas sean aceptadas por los herbívoros por su contenido de nutrientes y defensas, también dependen de la probabilidad de que éstas sean encontradas.

Aide (1988) mostró que las plantas que producen sus hojas en la temporada de secas, cuando los herbívoros son poco abundantes, o sincrónicamente en la temporada de lluvias, sufren significativamente menos herbivoría foliar que las plantas que producen sus hojas durante la

estación de lluvias o de manera asincrónica, lo cual lo llevó a sugerir que los herbívoros pueden ser un agente de selección de los patrones de foliación de las plantas. Esta hipótesis es discutible, ya que la temporada de producción de hojas puede estar influenciada por otras variables, como lo son la disponibilidad de agua (en los bosques deciduos secos) y el fotoperiodo (en los bosques húmedos) (Coley y Barone, 1996). Sin embargo, en varios trabajos se ha reportado que las hojas que se producen en la temporada de menor abundancia de herbívoros sufren menos daño que las que se producen en la temporada de alta abundancia de herbívoros (Aide, 1992, 1993; Murali y Sukumar, 1993; Alcalá, 1994, Filip *et al.*, 1995), y que la producción masiva de hojas en un pequeño periodo de tiempo puede saciar a los herbívoros, y de esta manera disminuir los niveles de daño (Lieberman y Lieberman, 1984; Aide, 1993; Murali y Sakumar, 1993). Coley y Barone (1996) sugieren que la sincronización en la producción de hojas a nivel de comunidad puede ser adaptativa si la mayoría de los herbívoros son generalistas, y que la sincronía a nivel de especie puede ser seleccionada si un solo herbívoro especialista es el causante del daño que sufre esa especie de planta.

Fenny (1976) menciona que puede existir una relación entre la apariencia de las plantas y el daño que sufren. La apariencia de las plantas depende de su disponibilidad temporal (i.e. su fenología) y de su disponibilidad espacial (como su densidad o abundancia). En particular, este autor sugiere que las plantas abundantes pueden sufrir más daño que las poco abundantes. Sin embargo, esto depende en gran medida de las características de los herbívoros, tales como su especificidad y su capacidad de movimiento. Por ejemplo, Mendoza y Tovar (1996) encontraron que el chapulín *Sphenarium purpurascens* (un ortóptero generalista) no presentó en el campo un consumo proporcional a la abundancia de sus plantas hospederas, lo cual atribuyeron a su capacidad de movimiento y a la selección de alimento de cada estadio de desarrollo. Este ejemplo muestra que la herbivoría que sufren las plantas no sólo depende de las características de éstas sino también de las características de los herbívoros.

1.2.2. Características de los herbívoros que afectan los niveles de daño foliar. Las principales variables de los herbívoros que afectan sus preferencias alimenticias son: (a) el estado del ciclo de vida en el que se encuentra (Scriber y Slansky, 1981; Stamp y Bowers, 1990; Mendoza y Tovar,

1996), (b) su sexo (Scriber y Slansky, 1981; Chapman, 1990; Mendoza y Tovar, 1996) y (c) su tamaño corporal (Mendoza y Tovar, 1996).

En algunos insectos herbívoros los requerimientos de carbohidratos aumentan conforme éstos crecen, mientras que las necesidades de proteínas disminuyen. Estos cambios en las proporciones ideales proteína/carbohidrato de la dieta que ocurren durante el desarrollo pueden forzar a los herbívoros a experimentar cambios en la selección del alimento, por lo que las mejores plantas para el desempeño de los primeros estadios pueden no serlo para el último (Bernays y Simpson, 1990). Por otro lado, las hembras necesitan de una mayor cantidad de lípidos y proteínas para la producción de huevos por lo que puede esperarse que existan diferencias entre sexos en los requerimientos de su dieta (Bernays y Simpson, 1990). Se ha visto que las hembras de algunos insectos presentan mayor consumo de alimento que los machos, y además presentan mejores eficiencias de uso de alimento (Slansky, 1993).

Mendoza y Tovar (1996) encontraron que cada estadio ninfal de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acridoidea) tiene en el campo preferencias alimenticias sobre distintas especies de plantas. Entre los adultos las hembras grávidas no presentaron preferencias alimenticias. Los autores observaron que los individuos se tornan más generalistas conforme avanzan en su desarrollo, lo cual atribuyeron a los requerimientos nutricionales de cada estadio y sexo y a su características morfológicas sobre todo a las características mandibulares.

Dado lo anterior es posible que los niveles de daño en las plantas varíen de manera intra e interespecífica en el tiempo como consecuencia de los requerimientos nutricionales, las tasas de consumo y la eficiencia de uso de comida de los diferentes estadios de desarrollo de los herbívoros. Aunque esto también depende de la variación de las características de las plantas que consumen y del ambiente.

1.2.3. Factores del ambiente que determinan los niveles de herbivoría. Las principales características del ambiente que afectan los niveles de herbivoría que sufren las plantas en una comunidad dada son la estacionalidad, el microclima y los enemigos naturales (depredadores y parasitoides) de los herbívoros.

La estacionalidad climática es una de las principales variables que afecta los ciclos de vida de las plantas y de los animales y, por lo tanto, los niveles de daño que presentan las plantas.

En la mayoría de las comunidades vegetales, pero especialmente en las que tienen una alta estacionalidad, los mayores niveles de daño en las plantas se presentan durante la temporada de lluvias, cuando la mayoría de los insectos están activos (Janzen, 1981, 1993; Coley y Aide, 1991; Filip *et al.*, 1996; Dirzo y Domínguez, 1997).

Los patrones de desarrollo de los insectos tienden a variar según la latitud y los tipos de comunidades vegetales. Por ejemplo, se ha visto que en las zonas templadas la mayoría de las especies de insectos están activos durante la primavera y el verano, y paran su actividad en el invierno. La mayoría sólo presenta una generación al año y la abundancia de los adultos solo es alta durante un periodo, aunque hay especies que presentan varias generaciones al año y varios picos de abundancia de los adultos (Wolda, 1988). Asimismo, la estación de crecimiento de los insectos de zonas templadas tiende a comenzar más temprano en las latitudes bajas que en las altas y el número de generaciones tiende a incrementarse de la misma forma (Wolda, 1988).

La temporada de actividad de una especie de insecto depende de las características de su historia de vida, tales como el número de generaciones al año y la longevidad de los adultos (Wolda, 1988). Sin embargo, a través de la mediación de algunos factores ambientales, como la temperatura, el fotoperiodo y la precipitación, los herbívoros pueden surgir y estar activos (Wolda, 1988).

La temperatura puede ser un factor determinante de las tasas de crecimiento y de la actividad reproductiva de muchos insectos, por lo que se ha sugerido que juega un papel importante en los patrones estacionales de crecimiento de los insectos (Wolda, 1988). El fotoperiodo es otra variable ambiental que se ha sugerido que puede tener efecto sobre los patrones de crecimiento de los insectos, pero sobre todo ha sido considerado como un factor que determina el final de la diapausa en algunos insectos; sin embargo, su efecto tiende a variar con la latitud y puede estar relacionado con la temperatura (Wolda, 1988). Otra variable ambiental que puede afectar los patrones de desarrollo de los herbívoros es la precipitación. Existen evidencias de que el comienzo de las lluvias puede promover la actividad estacional de los insectos, sin embargo algunos autores sugieren que su efecto puede no ser directo. En particular se ha dicho que la precipitación promueve el desarrollo de la vegetación, y que ésta promueve la actividad de los herbívoros (Tanaka y Tanaka, 1982; Strong *et al.*, 1984; Wolda, 1988; Rios-Casanova, 1993).

Por otra parte, es bien conocido el efecto que pueden tener las condiciones meteorológicas sobre los eventos del ciclo de vida de las plantas y sobre su fisiología, y ya se ha mencionado el posible efecto de la variación de algunas de estas características ambientales sobre los niveles de herbivoría que presentan las plantas (ver 1.2).

Las condiciones diferenciales de topografía, humedad y vegetación en un ecosistema producen que dentro de éste se formen microambientes con características físicas particulares, las cuales pueden afectar tanto a la fisiología de los individuos como la distribución y abundancia de las poblaciones. El efecto del microambiente sobre las plantas y animales se puede manifestar en los niveles de herbivoría de las plantas (Alcalá, 1994).

Las condiciones lumínicas de alta y baja intensidad de radiación solar pueden alterar el desarrollo y la fisiología de las plantas y de los animales. Por ejemplo, las plantas que crecen en sitios sombreados se desarrollan más lentamente que las que crecen en ambientes soleados debido a la disminución de sus tasas fotosintética y respiratoria (Fitter y Hay, 1987; Taiz y Zeiger, 1991). También las pérdidas de agua por transpiración en plantas de sitios soleados son mayores, ya que la transpiración aumenta con la radiación incidente y el aumento de temperatura, y de manera más acentuada si hay altas corrientes de aire y el aire es seco (Larcher, 1977; Taiz y Zeiger, 1991). De este modo, las hojas de las plantas que crecen en sitios sombreados tienden a tener mayor contenido de agua. El contenido de defensas antiherbívoro también puede variar entre ambientes soleados y sombreados por la disponibilidad de recursos, especialmente carbono (cuya fijación es mediada por la disponibilidad de luz para la fotosíntesis), lo cual puede afectar la asignación de recursos hacia el crecimiento o la defensa, o limitar la producción de un químico secundario (Bazzaz, 1987).

Por su parte, los insectos necesitan mantener una cierta temperatura corporal para mantener un buen desarrollo (Chappell y Whitman, 1990; Casey, 1993). La principal forma de obtención de calor en los insectos es por radiación solar, en cambio la principal forma de pérdida de calor es por convección (Chappell y Whitman, 1990). Para muchos insectos el uso diferencial de microhábitats con distintos atributos térmicos es un mecanismo para controlar su temperatura corporal; la selección de microhábitats normalmente involucra movimientos entre zonas soleadas y sombreadas. En algunos casos esto puede ser tan simple como moverse de un lado de la hoja al otro, pero en otras ocasiones puede involucrar movimientos a mayores distancias, entre sitios

soleados y sombreados (Chappell y Whitman, 1990; Willmer, 1995). Los ortópteros muestran preferencia por temperaturas entre 35 y 42 °C, por lo que puede ser más común encontrarlos en sitios con alta incidencia de luz (Chappell y Whitman, 1990). En cambio, las larvas de lepidópteros muestran una gran variación entre especies en su temperatura óptima de desarrollo, por lo que la elección de su hábitat también varía altamente entre especies (Casey, 1993). Por otro lado, los herbívoros pueden elegir ciertos ambientes o hábitats en función de la distribución de sus plantas hospederas o bien por la evasión a sus depredadores o parasitoides (Montllor *et al.*, 1993).

Los depredadores, parasitoides y patógenos pueden afectar a las poblaciones de insectos herbívoros de dos maneras: eliminando directamente a los herbívoros o modificando su comportamiento (Heinrich, 1993; Montllor y Bernays, 1993). Indudablemente, de ambas maneras los depredadores pueden influir en los niveles de herbivoría de las plantas.

Existen evidencias de que los insectos herbívoros presentan patrones conductuales que parecen asegurarles un máximo desarrollo, por ejemplo, el consumo de hojas jóvenes con alto contenido de nutrimentos (Coley, 1983), la alimentación a determinadas horas del día cuando la temperatura es óptima (Waldbauer y Friedman, 1991) y el consumo moderado de algunas especies de plantas para evitar dosis letales de compuestos tóxicos (Bernays *et al.*, 1994). Sin embargo, en ocasiones los herbívoros no se comportan de la manera que pareciera ser la adecuada para su desarrollo, indicando que existen otros factores que determinan su comportamiento, tales como sus enemigos naturales (Heinrich, 1993; Montllor y Bernays, 1993; Ronald, 1993), según se explica a continuación.

Varias características del comportamiento alimenticio de los herbívoros como el tiempo de alimentación, la especificidad de su planta hospedera, el comportamiento gregario y la búsqueda de comida pueden ser alteradas por los depredadores y parasitoides. Por ejemplo, el movimiento es energéticamente costoso y potencialmente riesgoso para los herbívoros, por lo que la cantidad de movimiento que ocupa un herbívoro para alimentarse es un componente importante del comportamiento de forrajeo. Se ha sugerido que el desplazamiento a grandes distancias puede ser ventajoso para los herbívoros si los depredadores usan como señales de la ubicación de los herbívoros, las hojas consumidas por estos últimos (Heinrich, 1993; Montllor y Bernays, 1993). Por el contrario, el movimiento puede atraer a los depredadores, como lo demostraron Bergelson

y Lawton (1988). Ellos encontraron que el geometrído *Apocheima pilosa* era localizado más fácilmente por sus depredadores, las hormigas, cuando se movía con frecuencia. También, los herbívoros pueden desplazarse a microambientes no apropiados para su desarrollo, como a ambientes muy sombreados, con la finalidad de escapar de sus enemigos (Montllor y Bernays, 1993). Por otro lado, se ha sugerido que los depredadores y parasitoides pueden afectar el grado de especialización de los herbívoros sobre su alimento (Bernays y Graham, 1988; Coley y Barone, 1996). Bernays y Graham (1988) observaron que algunos insectos evitaban ciertas plantas que presentaban aleloquímicos. Los autores notaron que estos compuestos no eran realmente dañinos para los herbívoros y que la planta era nutricionalmente adecuada para ellos. Sin embargo, los herbívoros eran más vulnerables a los parasitoides cuando se alimentaban de ella, por lo que preferían no hacerlo, reduciendo así su ámbito alimenticio. Por el contrario, los herbívoros pueden volverse más generalistas si continuamente son forzados por los depredadores a colonizar nuevas especies de plantas (Montllor y Bernays, 1993).

1.3. Niveles de herbivoría floral y características de las plantas que los afectan

La herbivoría en estructuras vegetativas puede reducir la capacidad reproductiva de las plantas por medio de la pérdida de recursos que podrían ser destinados a la producción de flores, polen y frutos (Stephenson, 1981; Hendrix, 1988; Strauss *et al.*, 1996). Sin embargo, una clara reducción en la capacidad reproductiva de las plantas por herbivoría puede ser observada cuando el daño se produce en estructuras reproductivas como flores y semillas. Los niveles de herbivoría floral por insectos varían entre especies de plantas dentro de un amplio intervalo que va de menos del 5% (Beattie *et al.*, 1973; Augspurger, 1981) a más del 70% de daño (Breedlove y Ehrlich, 1968; Evans *et al.*, 1989). El daño por insectos puede producirse en cualquier estructura de la flor. No obstante, el daño más documentado es el que se produce en el ovario o en la semilla inmadura antes de ser dispersada. Esto probablemente se debe a que esta interacción es frecuente. presenta un grado de especificidad alto y es relativamente fácil de cuantificar en términos de la reducción en la producción de semillas. en cambio, el daño en otras estructuras (p. ej. pétalos y estambres) es más difícil de evaluar en los mismos términos.

Se ha mencionado que algunas de las características de las plantas que afectan la atracción de polinizadores pueden también afectar el daño por antófagos. Entre estas características se

encuentran los patrones de floración (Breedlove y Ehrlich, 1968; Beattie *et al.*, 1972; Zimmerman, 1980; Augspurger, 1981; Evans *et al.*, 1989; Molau *et al.*, 1989) y algunas características morfológicas de las flores (Hainsworth, *et al.*, 1984; Brody, 1992).

La sincronización en la floración se ha relacionado con evasión a la depredación de flores y semillas. Por ejemplo, en un estudio en el que se comparó el éxito reproductivo de plantas de *Hybanthus prunifolius* (Violaceae) que florecieron y fructificaron sincrónicamente, con las que lo hicieron fuera de sincronía, se observó que las plantas que florecieron sincrónicamente presentaron significativamente menos daño por insectos en óvulos y semillas inmaduras (no dispersadas) que las plantas que florecieron fuera de sincronización con la población. Este fenómeno aunado a una mayor eficiencia en la polinización resultó en un mayor éxito reproductivo en las plantas sincrónicas, favoreciéndose de esta forma la sincronización en la floración y fructificación de *H. prunifolius* (Augspurger, 1981). Contrario a estos resultados, se ha observado bajo otras circunstancias que un largo periodo de floración puede evitar altos niveles de herbivoría en flores y frutos inmaduros (no dispersados) (Evans *et al.*, 1989; Molau *et al.*, 1989; Englis-Loeb y Karban, 1992). Asimismo, algunos estudios muestran que un cambio en el comienzo de la floración puede reducir el daño en flores. Por ejemplo, Breedlove y Ehrlich (1968) encontraron diferencias altamente significativas en la cantidad de daño floral producido por las larvas de la mariposa *Glaucopteryx lydamus* en dos poblaciones contiguas de la planta herbácea *Lupinus albus* que diferían en su periodo de floración. Los autores sospecharon que las plantas de la población que presentó menos daño evadieron a la mariposa anticipándose a su emergencia, la cual sólo deposita sus huevos sobre flores inmaduras. Similares resultados fueron encontrados por Biere y Honders en las plantas *Silene alba* y *S. dioica* (1996).

Por otra parte, una estrategia fenológica de algunas plantas perennes para evitar la depredación de semillas (antes y después de la dispersión) por depredadores especialistas es el "masting" (Janzen, 1971). Una estrategia que consiste en alternar periodos de baja producción de semillas con periodos de alta producción de las mismas. Durante los periodos de baja disponibilidad de semillas se abaten las poblaciones de depredadores de tal forma que, durante el periodo de abundancia, la mayoría de las semillas escapan al daño por el bajo número de depredadores. Esta estrategia es rara en plantas zoocoras, ya que para este tipo de dispersión se necesita una relativa consistencia en la producción de frutos entre años (Hendrix, 1988).

El tamaño de la flor y su posición en la planta han sido relacionados con la depredación por antófagos. Por ejemplo, Brody (1992) encontró una correlación positiva entre el tamaño de la corola de las flores de *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae) y las preferencias de oviposición de la mosca *Hylemya* sp. De igual forma se encontró una correlación positiva entre la altura en la que se encuentran las flores y las preferencias de oviposición de la mosca (Hainsworth *et al.*, 1984). En estos trabajos se concluyó que los depredadores pueden jugar un papel importante en la evolución de las características de la flor, dado que se encontró que tanto los polinizadores como los depredadores buscaron flores con características similares.

Existe muy poca información sobre otras características de las flores que pueden determinar el daño por antófagos. Sin embargo, otros factores que pueden determinar el daño foliar son las defensas químicas (Rhoades, 1979) y la calidad nutritiva de las flores (McNeill y Southwood, 1978; Mattson, 1980; Bernays y Simpson, 1990).

II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El presente trabajo forma parte de un proyecto de investigación a largo plazo que pretende reconocer los factores que afectan la fenología reproductiva de las plantas de la familia Compositae de la Reserva del Pedregal de San Ángel. La herbivoría es uno de los posibles factores que pueden afectar la fenología reproductiva, ya que constituye una presión de selección importante (Rathcke, 1985) . Para poder verificar esta hipótesis es necesario, en un principio, determinar los niveles de herbivoría que sufren las plantas en algunas de sus estructuras que son importantes para su adecuación, como son las hojas jóvenes y las flores. Además de conocer el tipo de tejido dañado y de la magnitud de éste es importante determinar la frecuencia con la que ocurre el daño y el momento del desarrollo de la planta en que ocurre el mismo como variables importantes que pueden afectar el desempeño de las plantas (Dirzo, 1984a).

Las condiciones del ambiente (p. ej., disponibilidad de nutrientes, competencia y estrés lumínico) en las que se desarrollan las plantas pueden determinar, por un lado, los niveles de herbivoría que sufren, y por otro, el efecto que tiene el daño sobre su adecuación. Por estas razón, se tomó en cuenta el efecto de las condiciones lumínicas sobre algunas variables consideradas en este estudio.

De esta forma, el presente trabajo tiene los siguientes objetivos:

1) Determinar las tasas de herbivoría foliar mensuales y los niveles de daño floral de algunas de las principales especies de plantas de la familia Compositae de la Reserva del Pedregal de San Angel.

2) Determinar si existe variación en las tasas de herbivoría foliares entre plantas que se distribuyen en sitios con calidad lumínica contrastante (sitios solcados y sombreados) en tres especies de plantas.

3) Determinar si existe una correlación entre las tasas de herbivoría y el contenido de nitrógeno y agua de las hojas.

Las predicciones que se tienen son las siguientes:

Se espera que los niveles de daño foliares se mantengan bajos y sin grandes variaciones entre meses de la temporada de secas. Durante la temporada de lluvias se espera que los niveles de daño varíen entre meses, de tal manera que un periodo de esta temporada sobresalga por presentar mayores niveles de daño. Esto puede ser ocasionado por la actividad diferencial de los herbívoros en el tiempo, la cuál puede ser analizada a la luz de las hipótesis propuestas por Janzen y Waterman (1984), y por Dirzo y Domínguez (1995) presentadas en la introducción.

Se espera que las especies que produzcan sus flores durante la temporada de mayor abundancia de herbívoros (esto es, en la temporada de lluvias) se presenten mayores niveles de herbivoría floral que las que lo hagan durante la temporada de secas. Asimismo, es probable que los niveles de daño varíen entre especies por las características morfológicas de las flores.

Las condiciones lumínicas de sol y sombra pueden tener un efecto sobre la calidad nutritiva de las hojas, el contenido de defensas, la distribución espacial de los herbívoros y sobre la abundancia y diversidad de especies de plantas vecinas. Dadas estas variables es probable que los niveles de herbivoría varíen entre plantas que se distribuyen en ambiente soleado y sombreado. En este trabajo sólo se evalúa el efecto que puede tener la calidad nutritiva de las hojas sobre esta posible variación. Sin embargo, se harán algunas observaciones de campo esperando que puedan ayudar a tratar de ponderar el valor de otras variables.

Finalmente, se espera que exista una correlación positiva entre los niveles de herbivoría y el contenido de nitrógeno y agua de las hojas, partiendo de la hipótesis de que los herbívoros seleccionan su alimento y que prefieren alimentarse de las plantas que tienen un mayor valor nutritivo.

III. ÁREA DE ESTUDIO

3.1. Localización

El presente trabajo se realizó en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Ésta es un área natural protegida de 146.9 ha ubicada al SW de la ciudad de México, dentro de los terrenos de la Universidad Nacional Autónoma de México (19° 17' N, 99° 11' W) a una altitud de 2240 m. El Pedregal de San Ángel se formó tras la erupción del volcán Xitle y conos adyacentes, hace aproximadamente 2500 años (Enciso de la Vega, 1979). El derrame de lava cubrió originalmente una extensión de 80 km² en la cual se establecieron diversas comunidades vegetales dispuestas en un gradiente altitudinal. La Reserva se estableció en una de estas asociaciones denominada por Rzedowski (1954) como *Senecionetum praecosis*.

3.2. Geología y Edafología

Las lavas del Pedregal se han clasificado como basalto de olivino con microcristales (Rzedowski, 1954). La lava es de color gris oscuro, con un espesor que puede variar de 60 cm a 10 m. Las lavas al depositarse y enfriarse dejaron un relieve muy accidentado, constituido por promontorios rocosos, planos, grietas, oquedades y hondonadas.

El suelo es básicamente de origen orgánico y eólico, siendo de menor importancia los productos de descomposición de la misma lava y los acarrees de origen aluvial (Rzedowski, 1954). El suelo es de tipo arenoso limoso, moderadamente ácido, rico en materia orgánica, potasio, calcio y pobres en nitrógeno y fósforo aprovechables (Rzedowski, 1954).

La capa de suelo tiene una profundidad promedio de $4.50 \pm \text{c.e. } 0.27$ cm con un intervalo que va de 0 a 40.0 cm (Cano-Santana y Meave, 1996). Su acumulación está relacionada con la heterogeneidad topográfica; en las hondonadas, hoyos y grietas, se tiende a acumular más suelo que en los sitios planos y en promontorios rocosos (Álvarez *et al.*, 1982).

3.3. Clima

El clima es Cb(w)₁(w), según la modificación hecha por García (1964) al sistema de Köppen, que corresponde a un templado subhúmedo con lluvias en verano. La precipitación media anual es de 870.2 mm (Soberón *et al.*, 1994). Aproximadamente el 89% de esta

precipitación se concentra en los meses de mayo a octubre y sólo un 11% en los meses de noviembre a abril (Rzedowski, 1954).

La temperatura media anual oscila entre 15.3 °C y 15.6 °C, siendo mayo el mes más cálido y enero el más frío. La variación térmica entre estos dos meses es de apenas 6 °C, por lo que se considera que la variación térmica entre meses es poco importante. La variación térmica diurna se considera más importante, ya que su valor medio anual es relativamente alto (19.6 °C), alcanzando su máxima oscilación en el mes de enero (Rzedowski, 1954). En el periodo de estudio se detectaron bajas precipitaciones de marzo a mayo de 1996 y de noviembre de 1996 a marzo de 1997 (Fig. 3.1). La temperatura más alta ocurrió en el mes de mayo (19.7 °C) y la más baja en enero de 1997 (11.8 °C). De marzo de 1996 a febrero de 1997 se registró una precipitación anual de 820.9 mm.

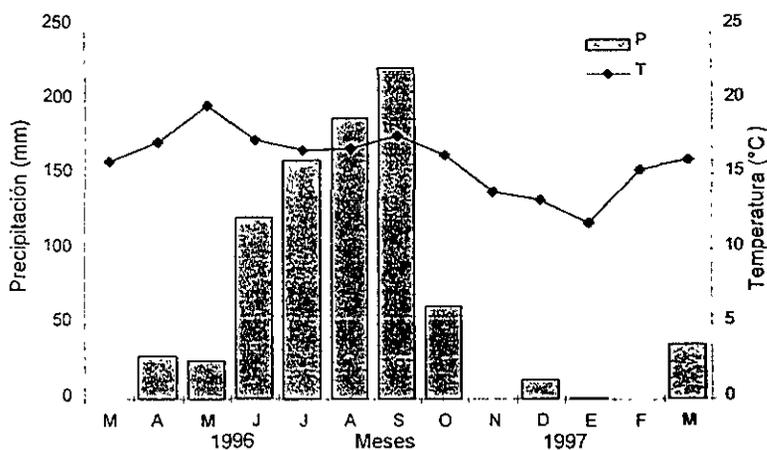


Figura 3.1. Precipitación acumulada mensual (P) y temperatura media mensual (T) del Pedregal de San Ángel entre marzo de 1996 y marzo de 1997. Datos de la estación meteorológica del Colegio de Geografía, Ciudad Universitaria, UNAM.

3.4. Vegetación

Rzedowski (1954) describió la vegetación de la comunidad de *Senecionetum praecosis* como un matorral xerófilo en el que dominan los estratos arbustivo, herbáceo y rasante, no estando bien conformado un estrato arbóreo.

En la actualidad, el Pedregal sostiene una flora compuesta por 301 especies de fanerógamas agrupadas en 61 familias, de las cuales las más importante por su diversidad de especies son (a) Compositae, con 59 especies (19.6%); (b) Gramineae, con 34 especies (11.3%); (c) Orchidaceae, con 21 especies (6.9%); y (d) Leguminosae con 15 especies (5%) (Valiente-Banuet y de Luna, 1994).

El componente arbóreo de la vegetación tiene una distribución diferencial dependiente de la topografía, en sitios abruptos, donde se tiende a acumular más suelo, es donde se encuentra mejor representado. Esta variación en la distribución espacial de los árboles da como resultado que en los sitios abruptos se forme un ambiente cerrado en el que la radiación a nivel del suelo es baja, la humedad alta y la temperatura diurna más o menos constante y un ambiente abierto con una alta radiación, baja humedad y una oscilación térmica diurna alta. Esta heterogeneidad topográfica y ambiental propicia una distribución diferencial de las especies vegetales y animales en el Pedregal (Cano-Santana, 1994).

El funcionamiento de la comunidad es básicamente estacional. La mayoría de las especies vegetales alcanzan su pico de foliación a mediados de la época de lluvias y el de floración y fructificación a finales de las lluvias y principio de las secas de invierno. Sin embargo, a lo largo de todo el año se pueden encontrar hojas, flores y frutos en sus diversos estados de desarrollo (Meave *et al.*, 1994).

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Selección de especies e individuos

Las especies que se seleccionaron (Tabla 4.1) se caracterizan por ser abundantes en la Reserva (Meave *et al.*, 1994; obs. pers.) y por tener una productividad primaria neta aérea alta (Cano-Santana, 1994). Asimismo, se busco incluir especies con diferente fenología reproductiva suponiendo que esto pudiera influir en los niveles de herbivoría floral.

Las especies *Dahlia coccinea*, *Senecio praecox* y *Verbesina virgata* se distribuyen tanto en ambientes soleados como en sombreados, por lo que se eligieron para evaluar el efecto de la calidad del ambiente sobre las tasas de herbivoría de las plantas.

Tabla 4.1. Especies seleccionadas para el estudio de variación temporal de los niveles de herbivoría de las plantas compuestas de la Reserva del Pedregal de San Angel, México; se indica la forma de crecimiento (según Whittaker, 1974); sol y som denotan el hábitat soleado y sombreado, respectivamente.

Especie	Abreviación	Forma de crecimiento
<i>Bidens odorata</i> Cav.	Bid	Herbácea anual ^a
<i>Zinnia peruviana</i> (L.)L.	Zin	Herbácea anual ^a
<i>Dahlia coccinea</i> Cav.	Dsol y Dsom	Herbácea perenne ^a
<i>Eupatorium arsenoi</i> Cav.	Ear	Herbácea perenne ^b
<i>Gnaphalium canescens</i> D:C.	Gna	Herbácea perenne ^b
<i>Piqueria trinervia</i> Cav.	Piq	Herbácea perenne ^a
<i>Stevia ovata</i> Cav.	Ova	Herbácea perenne ^a
<i>Baccharis sordescens</i> DC.	Bac	Arbustiva ^a
<i>Eupatorium petiolare</i> Moc	Eup	Arbustiva ^a
<i>Stevia salicifolia</i> Cav.	Sal	Arbustiva ^a
<i>Lagascea rubra</i> HBK	Lag	Arbustiva ^b
<i>Montanoa tomentosa</i> Cerv	Mon	Arbustiva ^a
<i>Senecio praecox</i> DC.	Ssol y Ssom	Arbustiva ^a
<i>Verbesina virgata</i> Cav.	Vsol y Vsom	Arbustiva ^a

^a Según Rzedowski (1954); ^b obs. pers.

Se marcaron al azar 10 individuos de cada especie a lo largo de 2 trayectos de 200 m cada uno, con el fin de darles seguimiento durante todo el periodo de muestreo. Se comenzó el muestreo con 10 especies debido a que eran las únicas que presentaban hojas en ese momento, las otras cuatro se integraron conforme fueron apareciendo en el tiempo; del mismo modo, se fueron eliminando especies conforme desaparecían (como fue el caso de las plantas anuales) o perdían sus hojas. De las especies *Dahlia coccinea*, *Senecio praecox*, *Verbesina virgata* se marcaron 20

individuos, 10 en ambiente soleado y 10 en ambiente sombreado. Los individuos marcados tenían un aspecto sano y carecían, a la vista, de patógenos.

4.2. Medición de las tasas de herbivoría foliar

Durante el periodo comprendido de marzo de 1996 a marzo de 1997 se midieron de manera mensual las tasas de herbivoría de cada especie. Entre el día 1 y 5 de cada mes se marcaron ocho hojas por individuo para obtener un total de 80 hojas por especie. Las hojas seleccionadas eran jóvenes, completamente extendidas y sin daño previo alguno; la marca consistía en un alambre de color colocado sobre la base del peciolo. En las especies *D. coccinea*, *S. praecox* y *V. Virgata* se marcaron 80 hojas en ambiente soleado y 80 en sombreado. Las hojas marcadas fueron colectadas al plazo de 28 días y llevadas al laboratorio para determinar el porcentaje de área foliar consumido (PAFC), mediante la ecuación:

$$\text{PAFC} = (\text{área de la hoja reconstruida} - \text{área de la hoja con daño}) / (\text{área de la hoja reconstruida}) \cdot 100$$

Posteriormente se obtuvo la tasa de herbivoría (TH) con:

$$\text{TH} = \text{PAFC} / (\text{tiempo transcurrido en días}).$$

La determinación de las áreas foliares se realizó con un medidor de áreas foliares Delta-T Devices.

Con los datos obtenidos se hicieron los siguientes análisis:

a) El efecto del mes sobre las TH a nivel de especies y de gremio se evaluó por medio de análisis de varianza.

b) Para conocer si una especie de planta mantiene su nivel de daño en el tiempo con respecto a las otras se hizo una correlaciones de Spearman entre las TH de la temporada de secas y las TH de la temporada de lluvias, y otra entre las TH de la primera parte y las TH de la segunda parte de la temporada de lluvias,

c) El efecto de la especie sobre las TH fue evaluado por medio de un análisis de varianza por mes de colecta.

d) El efecto del ambiente, el mes y la interacción mes \times ambiente sobre las TH que presentaron *Dahlia coccinea*, *Senecio praecox* y *Verbesina virgata*, se evaluó con un análisis de varianza de dos vías para cada especie.

Todos los análisis de varianza fueron acompañados por un análisis de Tukey-Kramer para distinguir diferencias entre meses o especies (según el caso). Asimismo, dado que los datos de TH no se distribuyeron de manera normal se ocupó la transformación raíz cuadrada del arcoseno de los datos de TH para hacer los análisis de varianza y de Tukey-Kramer (Zar, 1974).

4.3. Determinación del contenido foliar de agua y de nitrógeno

Se determinaron los contenidos foliares de agua y nitrógeno de cada una de las especies de plantas como un indicadores de la calidad nutricional de las hojas.

4.3.1. Agua. El contenido absoluto de agua de cada una de las especies se determinó de manera mensual, usando el siguiente método. Entre el día 15 y 20 de cada mes se colectaron, por especie, 20 hojas de edad intermedia sin daño por herbívoros o patógenos. Estas hojas eran colectadas en bolsas de plástico y llevadas inmediatamente al laboratorio para ser pesadas en fresco (Pf). Posteriormente, se secaban a 45 °C hasta obtener el peso constante, y se pesaban en seco (Ps).

El contenido absoluto de agua (CAA) se calculó con la siguiente ecuación:

$$CAA = (Pf - Ps) (100) / (Pf)$$

Con los datos obtenidos se hicieron los siguientes análisis:

a) El efecto del mes sobre el CAA de cada especie se evaluó por medio de un análisis de varianza para cada especie.

b) Para conocer si una especie mantiene su nivel de CAA con respecto a las otras en el tiempo se hizo una correlaciones de Spearman entre el CAA de la temporada de secas y el CAA de la temporada de lluvias, y otra entre el CAA de la primera parte y el CAA de la segunda parte de la temporada de lluvias.

c) El efecto de la especie el CAA fue evaluado por medio de un análisis de varianza por mes de colecta.

d) El efecto del ambiente, el mes y la interacción mes \times ambiente sobre el CAA de *Dahlia coccinea*, *Senecio praecox* y *Verbesina virgata*, se evaluó con un análisis de varianza de dos vías para cada especie.

e) Finalmente, se hicieron análisis de correlación lineales mensuales entre la TH de las especies y su CAA.

Todos los análisis de varianza fueron acompañados por un análisis de Tukey-Kramer para distinguir diferencias entre meses o especies (según el caso). Asimismo, dado que los datos de CAA no se distribuyeron de manera normal se ocupó la transformación raíz cuadrada del arcoseno de los datos de CAA para hacer los análisis de varianza y de Tukey-Kramer (Zar, 1974). Las correlaciones lineales se realizaron con la transformación arcoseno de la raíz cuadrada de los datos de TH y CAA.

4.3.2. Nitrógeno. Para obtener el contenido de nitrógeno de las hojas se colectaron aleatoria y bimensualmente 3 g (ps) de hojas de edad intermedia (sin daño por herbívoros o patógenos) de cada una de las especies. Estas hojas eran secadas a 45°C hasta obtener el peso constante, posteriormente se molían y se guardaban en bolsas de papel hasta el momento del análisis.

El contenido foliar de nitrógeno se determinó en términos de porcentaje de peso seco mediante la técnica de Kjendahl (Mckenzie y Wallace, 1954) utilizando un Autoanalizador Technicon II (TIS, 1977 a, b).

Para la mayoría de las muestras solo se hizo una sola repetición para determinar su contenido de nitrógeno (por falta de recursos); sin embargo, en las muestras que presentaban un contenido de nitrógeno dudoso se hacía otra repetición.

Los datos obtenidos sirvieron por un lado, para obtener el patrón de variación temporal de cada una de las especies y por otro para hacer una serie de análisis de correlación lineales entre las TH y el contenido de nitrógeno y entre el CAA y el contenido de nitrógeno. Estas correlaciones fueron realizadas con la transformación arcoseno de la raíz cuadrada de los datos de TH, CAA y contenido de nitrógeno.

4.4. Determinación de los niveles de herbivoría floral

Se registraron los porcentajes de herbivoría floral en doce especies (las de la Tabla 4.1, con excepción de *B. odorata* y *G. canescens*). Estos fueron medidos en 100-150 inflorescencias por especie, colectadas al azar en 30-50 individuos, durante el periodo de mayor abundancia de flores maduras de cada especie. Se evaluó el porcentaje de herbivoría en cada flor mediante intervalos de clase: de 0%, 1-10%, 11-30%, 31-70% y de 70-100%. Posteriormente, se calculó el porcentaje de herbivoría por inflorescencia con los valores de la marca de clase con la ecuación:

% de herbivoría en cabezuela = $\sum_{i=1}^n$ marca de clase del intervalo de daño de la flor i / n ,
 donde n es el número de flores en la inflorescencia

Se compararon los porcentajes de herbivoría entre especies por medio de un análisis de varianza. Este análisis se realizó con la transformación raíz cuadrada del arcoseno se los datos de porcentaje de herbivoría.

V. RESULTADOS

5.1. Tasas de herbivoría foliar

5.1.1. Variación temporal a nivel de especie. Trece de las catorce especies tuvieron diferencias significativas entre sus tasas de herbivoría foliar a lo largo del tiempo. La única excepción fue *Dahlia coccinea* (Tablas. 5.1 y 5.3). En general, las tasas de herbivoría fueron bajas durante los meses secos de marzo a mayo, experimentaron un aumento gradual en la temporada de lluvias alcanzando sus valores máximos al final de esta temporada en los meses de septiembre, octubre y noviembre. Posteriormente, durante los meses secos de invierno (diciembre a febrero) las tasas de herbivoría descendieron nuevamente. Las especies que no se acoplaron a este patrón fueron *Stevia salicifolia* y *Stevia ovata* (Figs. 5.1 y 5.4). En la Fig. 5.2a se puede ver que todas las especies, con excepción de *S. ovata*, presentaron un promedio de daño mayor durante la temporada de lluvias. Asimismo, se observó que a excepción de *S. salicifolia* todas las especies sufrieron más daño durante la segunda mitad de la temporada de lluvias (Fig. 5.2b).

En *S. ovata*, *G. canescens* y *S. praecox* (sombra) las tasas de herbivoría tuvieron una variación temporal muy pobre, ya que éstas sólo difirieron significativamente en un mes o dos (Figs. 5.1e, i y 5.4b).

Tabla 5.1. Análisis de varianza (a) y prueba de *t* (b) para estimar el efecto del mes sobre las tasas de herbivoría foliar de 11 especies de la familia Compositae del Pedregal de San Angel.

(a) Análisis de varianza

Especie	S.C. Mes	S.C. Error	g.l. Mes	g.l. Error	C.M. Mes	C.M. Error	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>B. sordescens</i>	318.48	3658.44	12	709	26.54	5.16	5.13	<0.001
<i>E. petiolare</i>	873.72	3473.25	12	825	72.81	4.21	17.29	<0.001
<i>G. canescens</i>	45.8	655.08	10	618	4.58	1.06	4.29	<0.001
<i>L. rubra</i>	386	2302	9	704	42.89	3.27	13.11	<0.001
<i>M. tomentosa</i>	553.32	3042.12	12	753	46.11	4.04	11.42	<0.001
<i>P. trimervia</i>	980.76	3481.25	11	557	89.16	6.25	14.27	<0.001
<i>S. ovata</i>	179.52	3298.75	12	725	14.96	4.55	3.28	<0.001
<i>S. salicifolia</i>	509.52	3934.52	12	668	42.46	5.89	7.21	<0.001

(b) Prueba de *t*

Especie	g.l.	<i>t</i>	<i>P</i>
<i>B. odorata</i>	44	3.94	< 0.005
<i>E. arsenei</i>	105	3.7	< 0.001
<i>Z. peruviana</i>	106	2.23	< 0.05

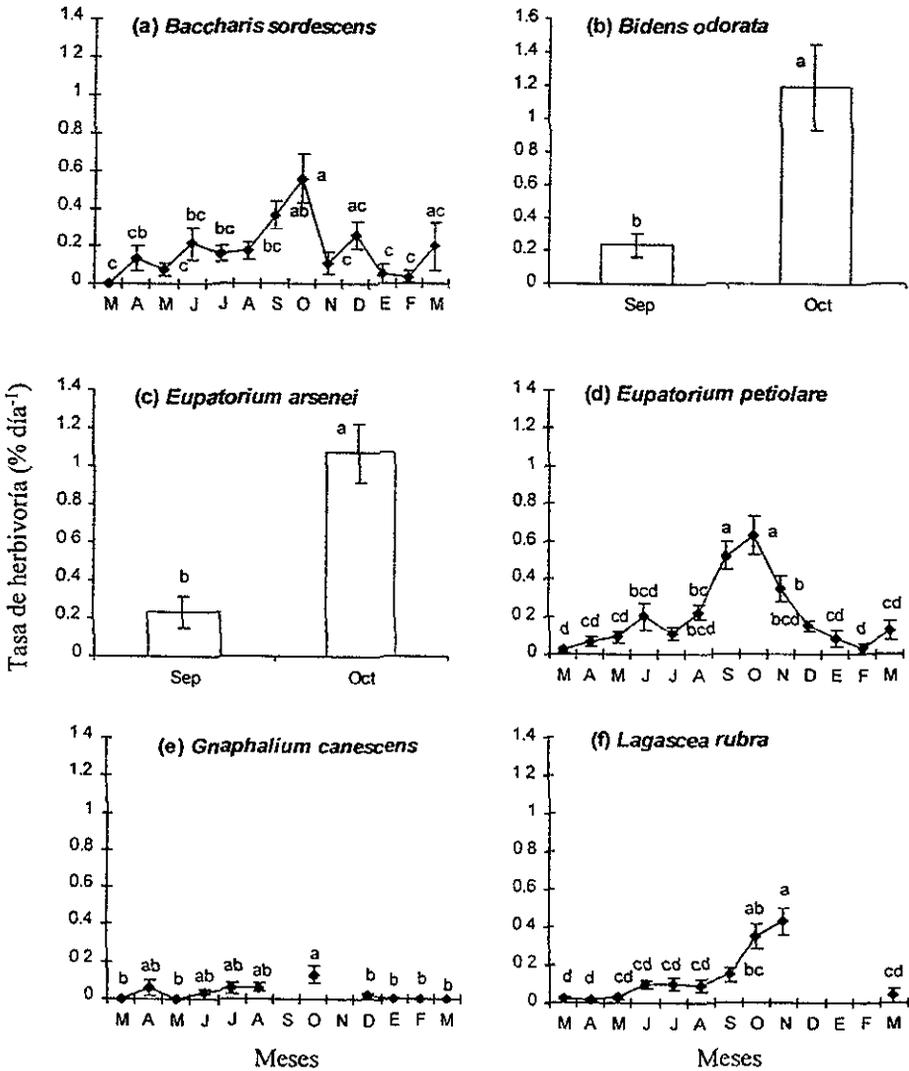


Figura 5.1. Variación temporal de las tasas de herbivoría foliar (promedio \pm e.e.) de once especies de la familia Compositae. Letras diferentes denotan valores que difieren significativamente entre sí ($P < 0.05$) (Prueba de Tukey-Kramer).

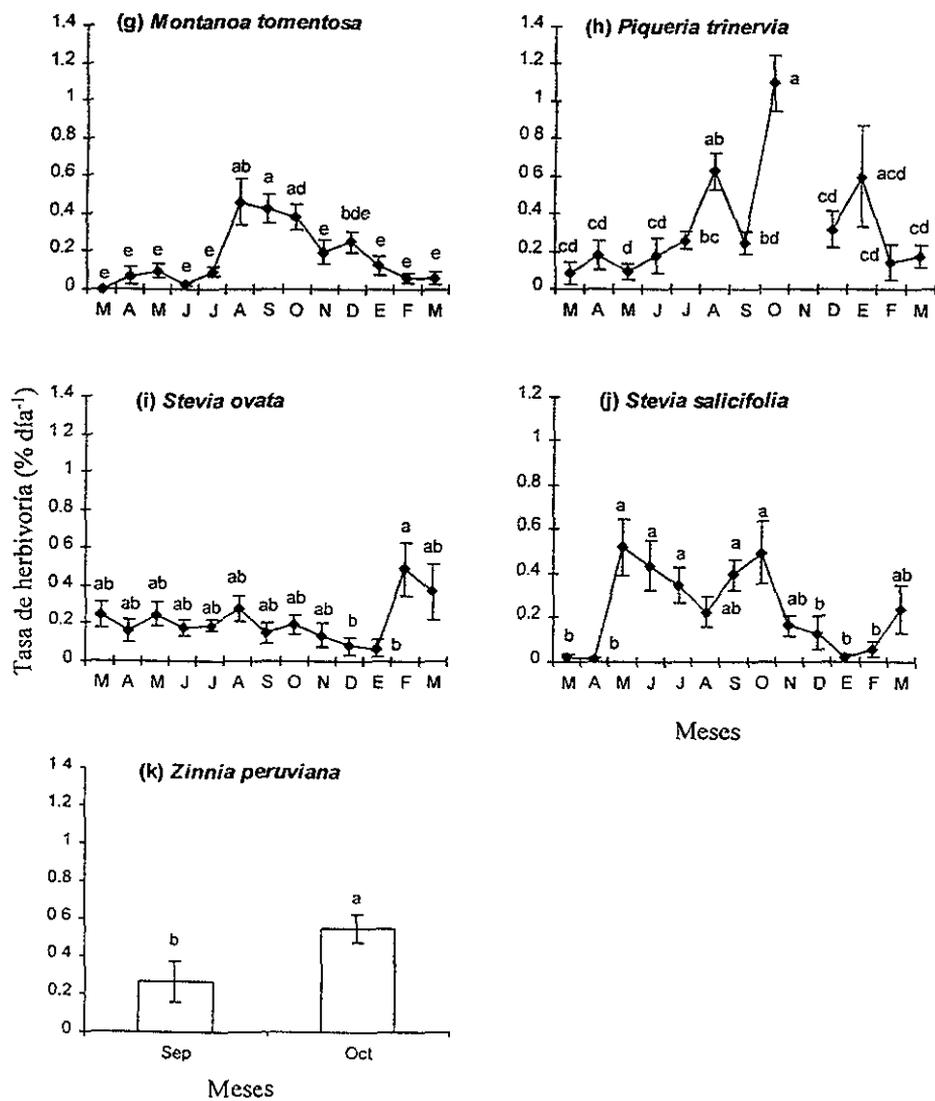


Figura 5.1. Continuación.

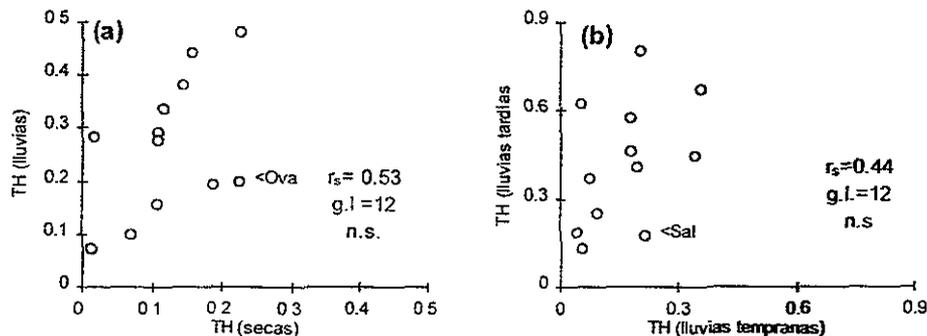


Figura 5.2. Correlación de Spearman entre: (a) las tasas de herbivoría foliar (TH) de la temporada de secas (noviembre-mayo) y las TH de la temporada de lluvias (junio-octubre), y (b) entre las TH de la temporada de lluvias tempranas (junio-agosto) y la temporada de lluvias tardía (septiembre y octubre) en doce especies de la familia Compositae. Ova= *S. ovata*; Sal= *S. salicifolia*.

5.1.2. Variación temporal a nivel del gremio. Las tasas de herbivoría a nivel del gremio variaron significativamente entre meses (Tabla 5.2). Los valores de herbivoría de la temporada de lluvias fueron mayores que en la de secas. Durante la temporada de secas las tasas de herbivoría fueron en general bajas, con valores que oscilaron entre 0.04% día⁻¹ en marzo y 0.26% día⁻¹ en noviembre. La mayoría de los meses de esta temporada no presentaron una variación significativa entre sí en sus tasas de herbivoría. La única excepción fue noviembre con una tasa de herbivoría mayor al resto (Fig. 5.3).

Durante la temporada de lluvias las tasas de herbivoría oscilaron entre 0.12% día⁻¹ en julio y 0.63% día⁻¹ en octubre. Los valores de herbivoría fueron mayores durante los meses de la segunda parte de esta temporada que durante los meses de la primera parte de la misma. Octubre destacó por presentar un valor de herbivoría mucho más alto que el de los otros meses del año.

Tabla 5.2. Análisis de varianza para evaluar el efecto del mes sobre las tasas de herbivoría del gremio de plantas de la familia Compositae de la Reserva del Pedregal de San Ángel.

Fuente de variación	S.C.	g.l	C.M.	F	P
Mes	5083.3	12	423.61	91.41	< 0.001
Error	40919.94	8838	4.63		

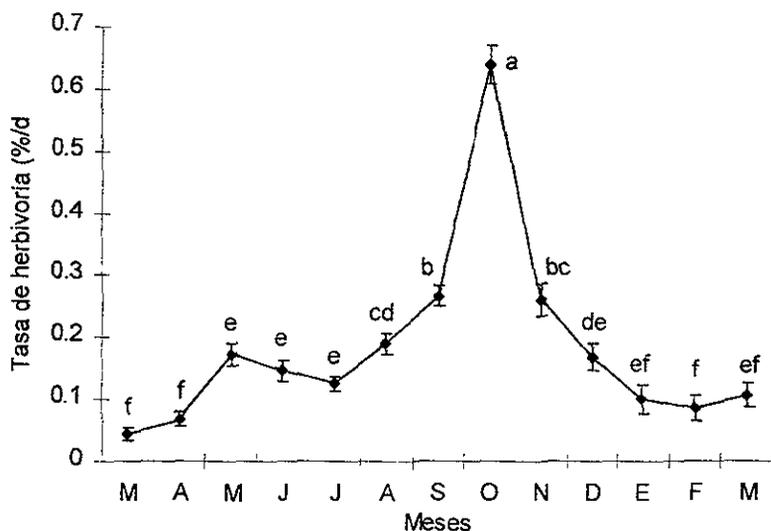


Figura 5.3. Variación temporal de las tasas de herbivoría del gremio de plantas de la familia Compositae del Pedregal de San Angel. Se presenta el promedio mensual (\pm e.e.) de 14 especies. Letras diferentes denotan valores que difieren significativamente entre sí con $P < 0.05$ (prueba de Tukey-Kramer).

5.1.3. Comparación entre ambiente soleado y sombreado. En la especie *Dahlia coccinea* no se encontró un efecto significativo del mes, del ambiente ni de la interacción mes \times ambiente sobre las tasas de herbivoría (Tabla 5.3a). Las plantas de ambiente soleado tuvieron un daño promedio mayor que las de ambiente sombreado; sin embargo, la varianza del daño fue muy alta, sobre todo en el ambiente soleado. La tasa de herbivoría promedio mensual que sufrió esta especie fue de $0.058\% \text{ día}^{-1}$ (Fig. 5.4a).

Por el contrario, en *Senecio praecox* hubo un efecto significativo del mes, del ambiente y de la interacción mes \times ambiente sobre las tasas de herbivoría (Tabla 5.3b). En todos los meses de muestreo los niveles de daño fueron mayores en el ambiente abierto; sin embargo sólo mayo presentó diferencias significativas entre ambientes (Fig. 5.4b). En el ambiente sombreado los niveles de daño fueron generalmente bajos, ya que oscilaron entre 0.0 y $0.09\% \text{ día}^{-1}$, excepto en el mes de octubre cuando se registró una tasa de herbivoría de $1.18\% \text{ día}^{-1}$. En cambio, las tasas de herbivoría en el ambiente soleado oscilaron entre $0.002\% \text{ día}^{-1}$ en marzo y $1.3\% \text{ día}^{-1}$ en

octubre. Otros meses en los que se registró una alta tasa de herbivoría en el ambiente soleado fueron mayo (0.6% día⁻¹) y septiembre (0.3% día⁻¹).

Las tasas de herbivoría foliares en *Verbesina virgata* fueron afectadas significativamente por el ambiente y por el mes, pero no se detectó una interacción significativa mes × ambiente (Tabla 5.3c). A diferencia de *S. praecox* y *D. coccinea* los niveles de herbivoría de *V. virgata* fueron mayores en el ambiente sombreado (Fig. 5.4c). En septiembre y octubre se encontraron mayores niveles de daño en las hojas de *V. virgata* en la sombra; sin embargo, la prueba de Tukey-Kramer no detectó diferencias entre ambientes. Se encontró una variación temporal alta; en el ambiente soleado la mayor tasa se registró en el mes de octubre (0.31% día⁻¹) y la menor en marzo de 1996 (0% día⁻¹), en tanto que en el ambiente sombreado las tasas de herbivoría oscilaron entre 0.05% día⁻¹ en marzo de 1996 y 0.5% día⁻¹ en octubre.

Tabla 5.3. Análisis de varianza de dos vías para evaluar el efecto del ambiente, el mes y su interacción sobre las tasas de herbivoría foliar de *Dahlia coccinea*, *Senecio praecox* y *Verbesina virgata*. N.S.= no hay diferencias significativas con $P < 0.05$.

(a) *D. coccinea*

Fuente de variación	S.C.	g.l.	C.M.	F	P
Ambiente	3 035	1	3.035	0.71	N.S.
Mes	1.101	1	1.1	1.9	N.S.
Ambiente × Mes	0.15	1	0.15	0.096	N.S.
Error	502	324	1.55		
Total	506.3	327			

(b) *S. praecox*

Fuente de variación	S.C.	g.l.	C.M.	F	P
Ambiente	104.1	1	104.1	21.92	< 0.0001
Mes	2014.4	6	335.73	70.68	< 0.0001
Ambiente × Mes	299.3	6	49.9	10.5	< 0.0001
Error	4654020	980	4749		
Total	4656437	993			

(c) *V. virgata*

Fuente de variación	S.C.	g.l.	C.M.	F	P
Ambiente	73.58	1	73.58	22.13	< 0.0001
Mes	480.6	9	53.4	16.05	< 0.0001
Ambiente × Mes	41.4	9	4.6	1.35	N.S.
Error	4087	1231	3.32		
Total	4682.5	1250			

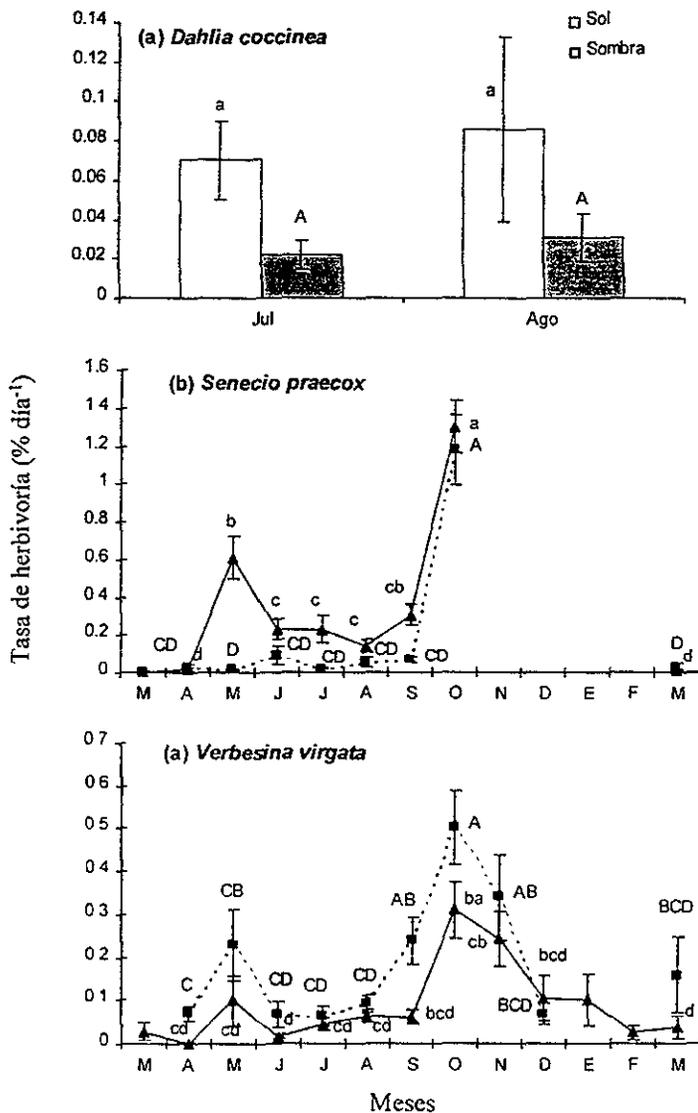


Figura 5.4. Variación ambiental y temporal de tasas de herbivoría foliar (promedio \pm e.c.) de tres especies de la familia Compositae. Letras diferentes denotan valores que difieren entre sí ($P < 0.05$) (Prueba de Tukey-Kramer). Las letras mayúsculas acompañan a los datos de sitios sombreados y las minúsculas a los de los solcados; sin embargo, a y A, b y B, etc. no difieren entre sí.

5.1.4. Variación interespecífica. Se encontró que las tasas de herbivoría foliar variaron significativamente entre especies en todos los meses de colecta (Tabla 5.4). En la mayoría de los meses secos (exceptuando a mayo) esta variación fue muy baja, ya que sólo una o dos especies difirieron significativamente del resto. En cambio en los meses de la temporada de lluvias se encontró una mayor variación entre especies (Fig. 5.5).

No se encontró una correlación positiva entre las tasas de herbivoría registradas en la temporada de lluvias (junio a octubre) con las tasas registradas en la temporada de secas (noviembre a abril) ($r_s=0.53$, g.l.=12, $P>0.05$; Fig. 5.2a), de la misma forma, tampoco se encontró una correlación entre las tasas de herbivoría que se presentaron durante la temporada de lluvias temprana (junio a agosto) y tardía (septiembre y octubre) ($r_s=0.44$, g.l.=12, $P>0.05$; Fig. 5.2b). Esto sugiere que algunas especies no mantiene su nivel de herbivoría en el tiempo con respecto a otras. Sin embargo, en la Fig. 5.5 se puede observar que las especies que generalmente presentaron más daño fueron *Piqueria trinervia*, *Senecio praecox* (sol) y *Stevia salicifolia*, en tanto que las especies que generalmente mantuvieron bajas tasas de herbivoría fueron *Gnaphalium canescens*, *Dahlia coccinea*, y *Verbesina virgata* (sol). El promedio de herbivoría anual de cada especie es presentado en la Tabla 5.5. En ésta se puede ver que las especies que tuvieron una mayor tasa promedio anual fueron *Bidens odorata*, *Eupatorium arsenei* y *Zinnia peruviana*. Estas especies sólo se colectaron durante los meses de septiembre y octubre debido a que son anuales.

Tabla 5.4. Análisis de varianza para evaluar el efecto de la especie sobre las tasas de herbivoría foliar de los meses de marzo de 1996 a marzo de 1997.

Mes	S.C. Especie	S.C Error	g.l. Especie	g.l. Error	C.M. Especie	C.M. Error	F	P
Marzo	110.52	476.14	9	429	12.28	1.11	11.04	<0.001
Abril	52.2	1129.05	9	585	5.8	1.93	2.99	<0.002
Mayo	533.6	3676.25	10	865	53.36	4.25	12.56	<0.001
Junio	233.19	2799	9	802	25.91	3.49	7.42	<0.001
Julio	346.2	3356.38	10	1186	34.62	2.83	12.24	<0.001
Agosto	511.8	3124.32	10	849	51.18	3.68	13.91	<0.001
Septiembre	435.84	3689.3	12	790	36.32	4.67	7.76	<0.001
Octubre	1536.96	9187.48	12	916	128.08	10.03	12.76	<0.001
Noviembre	183.48	3641.7	6	597	30.58	6.1	5.02	<0.001
Diciembre	141.05	2222.22	7	518	20.15	4.29	4.69	<0.001
Enero	112.14	1018.86	8	366	14.02	2.78	5.03	<0.001
Febrero	136.63	817.2	8	360	17.63	2.27	7.75	<0.001
Marzo	103.05	1363.44	9	456	11.45	2.99	3.83	<0.001

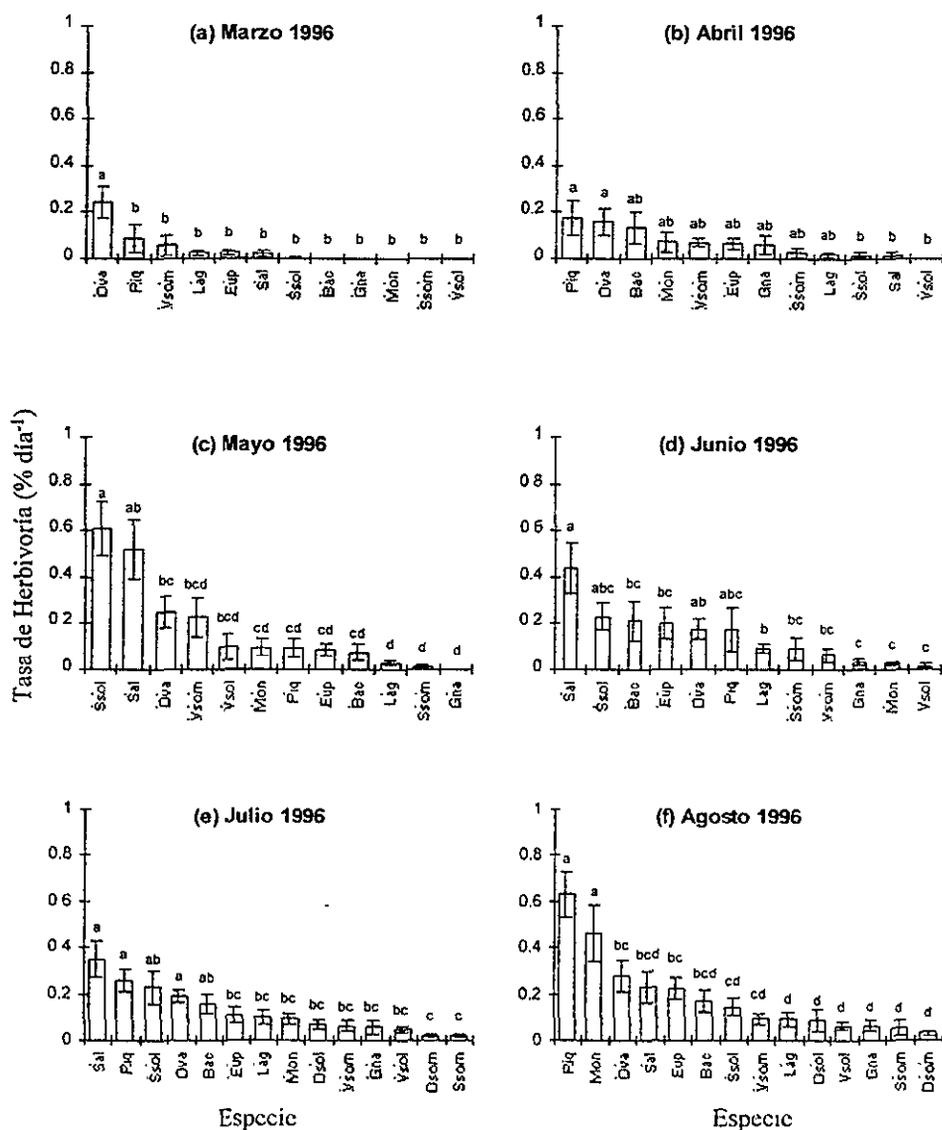


Figura 5.5. Tasas de herbivoría foliar (promedio \pm e.e.) de catorce especies de la familia Compositae del Pedregal de San Angel medidas en los meses de marzo de 1996 a marzo de 1997. Letras diferentes denotan valores que difieren significativamente entre sí ($P < 0.05$) (prueba de Tukey-Kramer). Las claves de las especies se presentan en la Tabla 4.1.

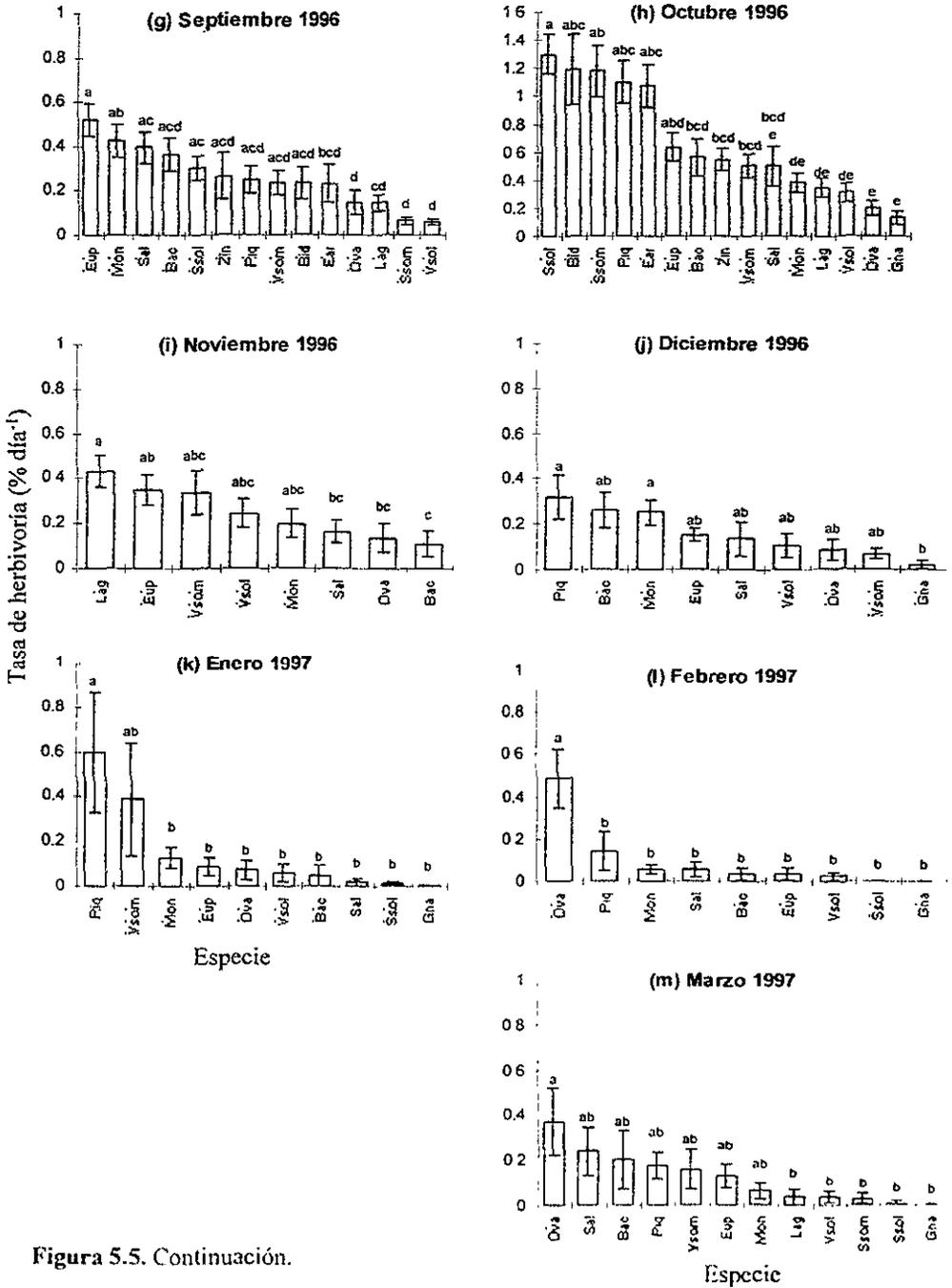


Figura 5.5. Continuación.

Tabla 5.5. Tasas de herbivoría promedio anual (TH anual) de catorce especies de la familia Compositae del Pedregal de San Angel. (sol) y (som) denotan los ambientes soleado y sombreado, respectivamente. Los datos se presentan en orden decreciente.

Especie	TH anual
<i>Bidens odorata</i>	0.712
<i>Eupatorium arsenei</i>	0.635
<i>Zinnia peruviana</i>	0.407
<i>Piqueria trinervia</i>	0.334
<i>Senecio praecox</i> (sol)	0.316
<i>Stevia salicifolia</i>	0.236
<i>Stevia ovata</i>	0.214
<i>Eupatorium petiolare</i>	0.201
<i>Verbesina virgata</i> (som)	0.182
<i>Senecio praecox</i> (som)	0.181
<i>Baccharis sordescens</i>	0.179
<i>Lagascea rubra</i>	0.173
<i>Montanoa tomentosa</i>	0.132
<i>Verbesina virgata</i> (sol)	0.087
<i>Dahlia coccinea</i>	0.058
<i>Gnaphalium canescens</i>	0.034
Promedio	0.255

5.2 Contenido de agua foliar

5.2.1 Variación temporal. Los análisis estadísticos mostraron que la mayoría de las especies presentaron una variación temporal significativa en su contenido de agua foliar. Las únicas excepciones fueron *D. coccinea*, *E. arsenei* y *Z. peruviana* (Tablas 5.6 y 5.7). En estas tres especies, sólo se hizo la comparación entre dos meses (julio y agosto para *D. coccinea* y septiembre y octubre para las otras dos) que son en los que se tuvieron hojas disponibles en el sitio de estudio.

La mayoría de las especies mostró un patrón similar en su variación mensual del contenido foliar de agua (Figs. 5.6 y 5.8). Durante la temporada de secas de primavera (marzo-mayo) el contenido de agua de las hojas fue bajo; durante la temporada de lluvias (junio a octubre) se incrementó durante los dos primeros meses de esta temporada y después se mantuvo constante hasta la temporada de secas de invierno cuando volvió a descender. En la Fig. 5.7 se observa que todas las especies presentaron mayor contenido de agua en la temporada de lluvias, y que durante la primera y segunda parte de la temporada de lluvias el contenido de agua se mantuvo más o menos constante.

Tabla 5.6. Análisis de varianza (a) y prueba de *t* (b) para estimar el efecto del mes sobre el contenido de agua foliar de once especies de compuestas del Pedregal de San Angel.

(a) Análisis de varianza

Especie	S.C.	S.C.	g.l.	g.l.	C.M.	C.M.	<i>F</i>	<i>P</i>
	Mes	Error	Mes	Error	Mes	Error		
<i>B. sordescens</i>	1172.92	3553.98	9	188	130.32	18.9	6.89	<0.001
<i>E. petiolare</i>	2407.22	2727.32	11	228	218.83	11.94	18.32	<0.001
<i>G. canescens</i>	4706.34	3716.78	10	208	470.63	17.86	26.33	<0.001
<i>L. rubra</i>	2087.64	1470.9	8	171	260.95	8.6	30.33	<0.001
<i>M. tomentosa</i>	2777.97	2671.76	11	228	252.54	11.71	21.55	<0.001
<i>P. trinervia</i>	2510.03	2883.05	9	190	278.89	15.17	18.37	<0.001
<i>S. ovata</i>	4024.75	2722.44	11	228	365.88	11.94	30.64	<0.001
<i>S. salicifolia</i>	3473.94	2699.8	11	227	315.81	11.89	26.55	<0.001

(b) Prueba de *t*

Especie	g.l.	<i>t</i>	<i>P</i>
<i>B. odorata</i>	38	2.92	<0.01
<i>E. arsenei</i>	38	1.19	N.S.
<i>Z. peruviana</i>	38	1.83	N.S.

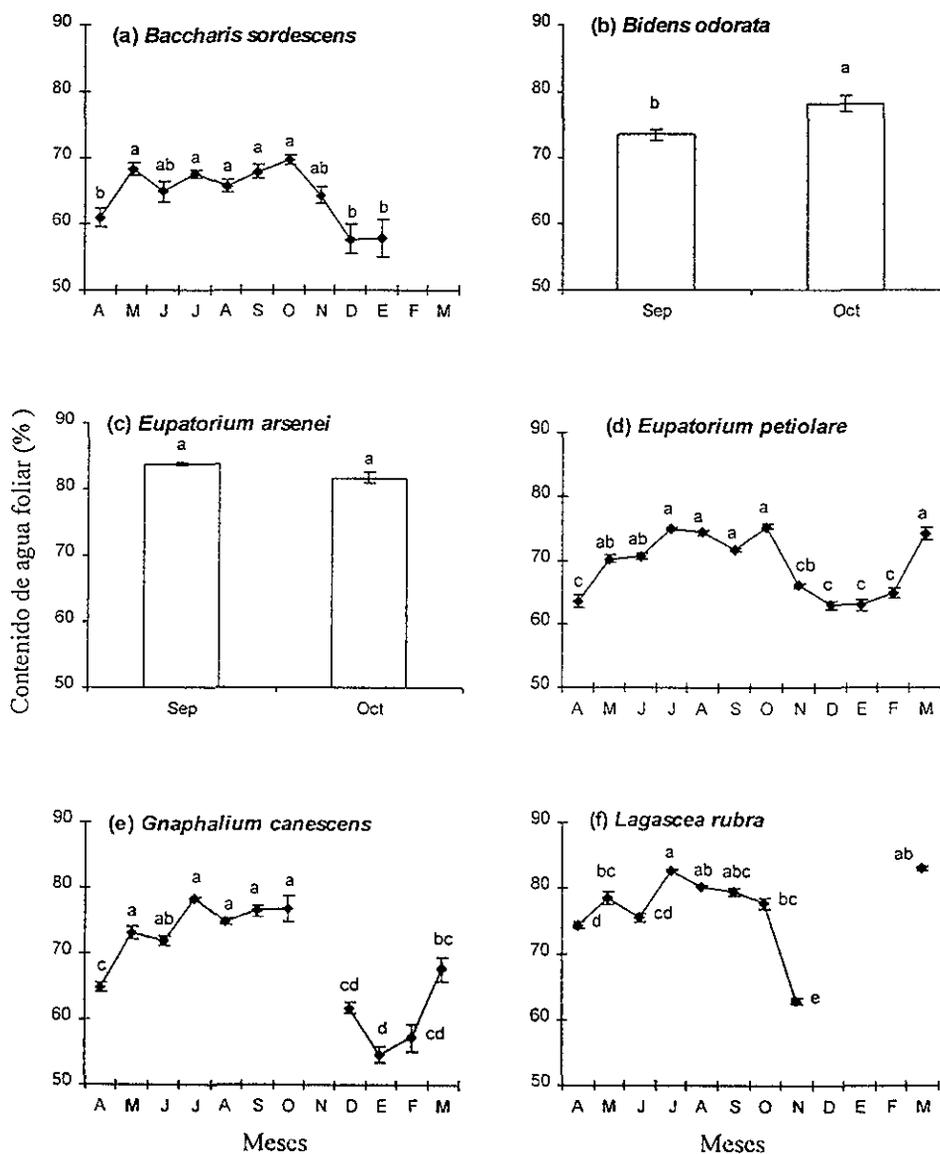


Figura 5.6. Variación temporal del contenido de agua (promedio \pm e.c.) en hojas de once especies de la familia Compositae. Letras diferente denotan valores que difieren significativamente entre sí ($P < 0.05$) (prueba de Tukey-Kramer).

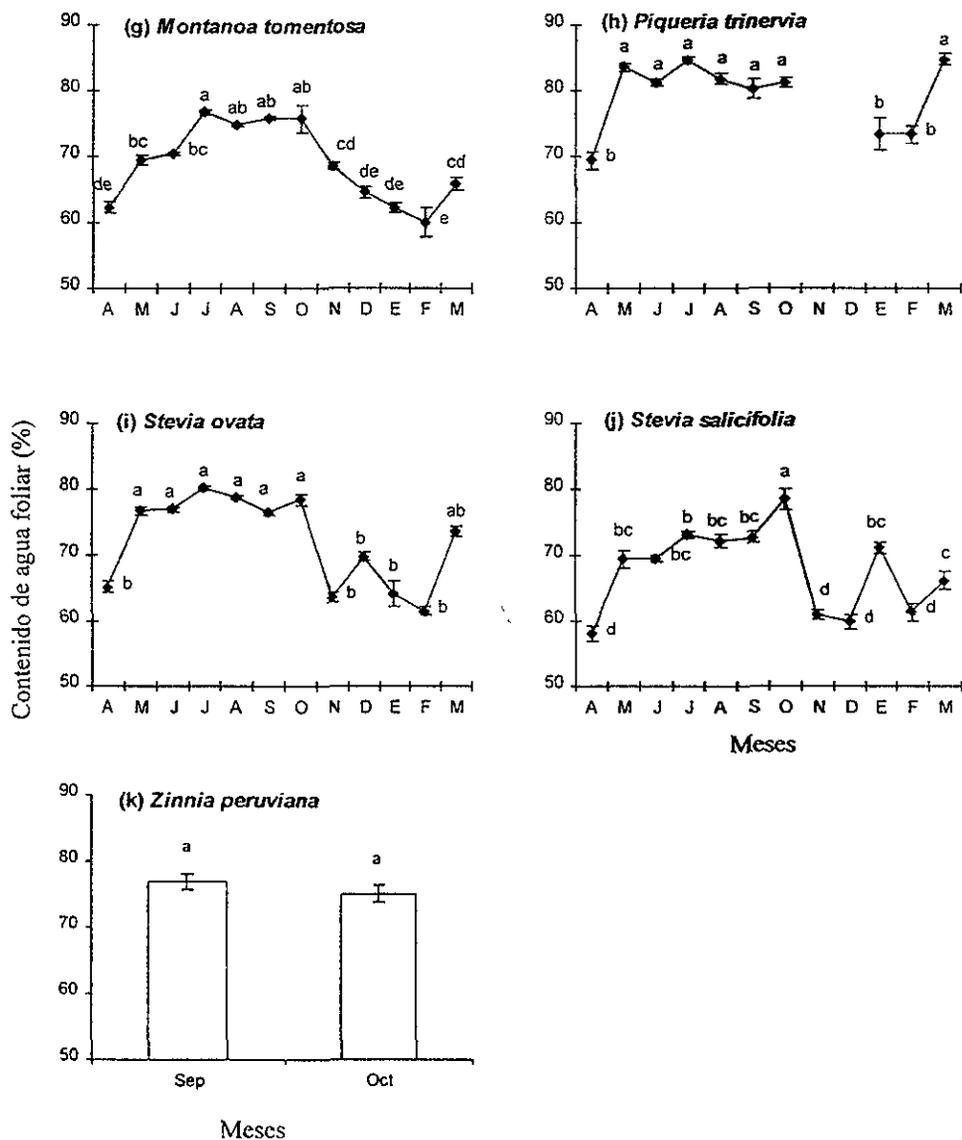


Figura 5.6. Continuación.

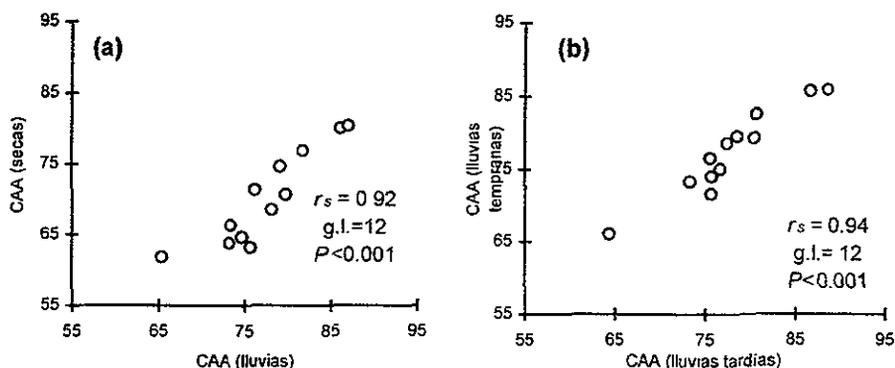


Figura 5.7. Correlación de Spearman entre: (a) el contenido de agua (CAA) de la temporada de secas (noviembre-mayo) y el CAA de la de lluvias (junio-octubre), y (b) entre el CAA de la temporada de lluvias temprana (junio-agosto) y el CAA de la tardía (septiembre y octubre) de doce especies de la familia Compositae.

5.2.2 Comparación entre ambientes soleado y sombreado. En *Dahlia coccinea* hubo un efecto significativo del ambiente, pero no del mes ni de la interacción mes \times ambiente sobre el contenido foliar de agua (Tabla 5.7a). El contenido de agua de esta especie fue superior al 80% en ambos ambientes. En los dos meses de muestreo de esta especie, las hojas de las plantas de ambiente sombreado tuvieron en promedio 3% más de agua que las del soleado; no obstante sólo en mayo hubo una variación significativa entre ambientes (Fig. 5.8a).

El contenido de agua foliar de *Senecio praecox* fue afectado significativamente por el ambiente y por el mes, pero no hubo interacción significativa mes \times ambiente (Tabla 5.7b). En la mayoría de los meses el contenido de agua fue mayor en el ambiente sombreado que en el soleado; sin embargo, en ningún mes hubo una diferencia significativa entre ambientes (Fig. 5.8b). En el ambiente soleado los contenidos de agua foliar oscilaron entre 77% en el mes de febrero y 86% en julio y octubre, mientras que en el sombreado oscilaron entre 78% en abril y 89% en octubre. El contenido de agua de *S. praecox* fue mayor durante los meses lluviosos de junio a octubre que en los otros meses del año.

Finalmente, se encontró un efecto significativo del ambiente, del mes y de la interacción mes \times ambiente sobre el contenido foliar de agua de *Verbesina virgata* (Tabla 5.7c). El contenido de agua de las hojas de esta especie fue menor en el ambiente soleado que en el sombreado, sobre

todo en los meses de julio a septiembre. En el ambiente soleado los valores oscilaron entre 66% en diciembre y 78% en febrero, en tanto que en el ambiente sombreado el valor más alto se registró en julio (83%) y el más bajo en diciembre (67%). Los mayores niveles de agua para ambos ambientes se registraron en los meses lluviosos de julio a octubre (Fig. 5.8c).

Tabla 5.7. Análisis de varianza de dos vías para evaluar el efecto del ambiente, el mes y la interacción mes \times ambiente sobre el contenido de agua foliar de *D. coccinea*, *S. praecox* y *V. virgata*. N.S. = no hay diferencias significativas con $P < 0.05$.

a) *D. coccinea*

Fuente de variación	S.C.	g.l.	C.M.	F	P
Ambiente	92.16	1	92.16	19.11	<0.001
Mes	1.98	1	1.98	0.41	N.S.
Ambiente \times Mes	5.16	1	5.16	1.07	N.S.
Error	366.32	76	4.82		

b) *S. praecox*

Fuente de variación	S.C.	g.l.	C.M.	F	P
Ambiente	33.49	1	33.49	7.48	<0.01
Mes	1862.91	7	266.13	59.46	<0.001
Ambiente \times Mes	36.61	7	5.23	1.16	N.S.
Error	1358.88	304	4.47		

c) *V. virgata*

Fuente de variación	S.C.	g.l.	C.M.	F	P
Ambiente	367.67	1	367.67	42.52	<0.001
Mes	3980.97	9	442.33	51.15	<0.001
Ambiente \times Mes	176.94	9	19.66	2.27	<0.02
Error	283.2	380	8.64		

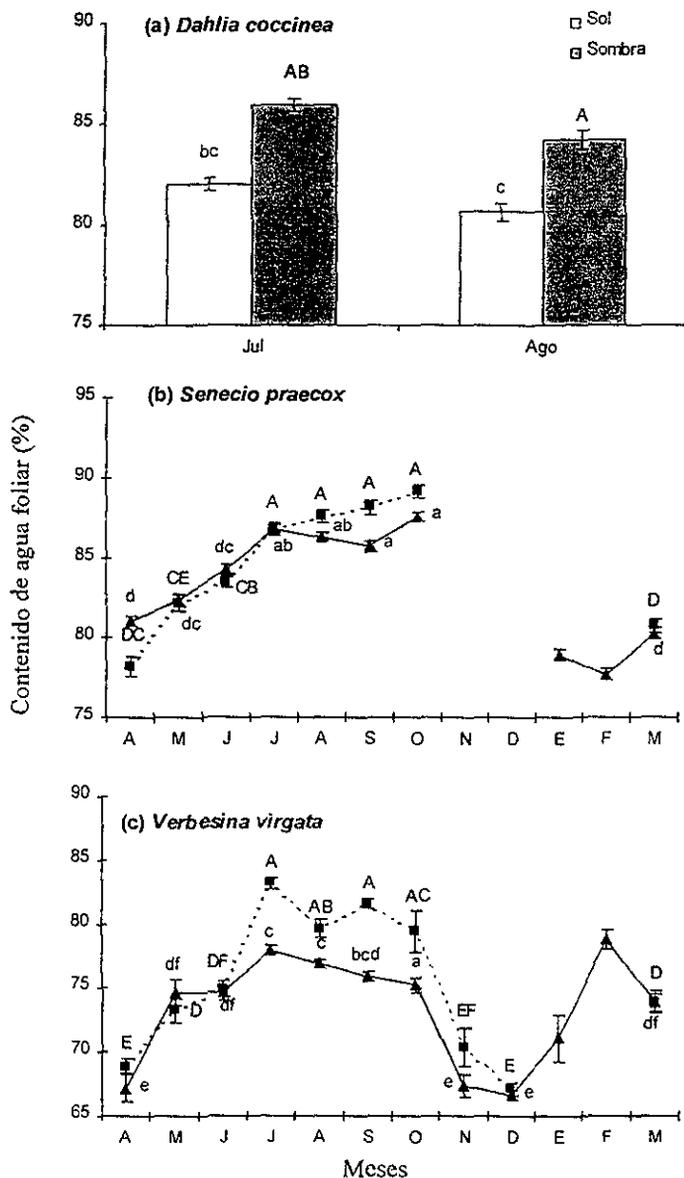


Figura 5.8. Variación ambiental y temporal del contenido de agua (promedio \pm e.c.) en hojas de tres especies de la familia Compositae. Letras diferentes denotan valores que difieren entre sí ($P < 0.05$) (prueba de Tukey-Kramer). Las letras mayúsculas acompañan a los datos de sitios sombreados y las minúsculas a los de los soleados; sin embargo, a y A, b y B, etc. no difieren entre sí.

5.2.3. Variación interespecifica. Los análisis estadísticos mostraron que el contenido de agua foliar tuvo una variación significativa entre especies en todos los meses de muestreo (Tabla 5.8). Las especies que tuvieron mayor contenido de agua fueron *S. praecox*, *D. coccinea*, *E. arsenei* y *P. trinervia*, en tanto que las especies que consistentemente tuvieron menor contenido de agua foliar fueron *B. sordescens*, *S. salicifolia*, *M. tomentosa* y *G. canescens* (Fig. 5.9).

Se encontró una correlación significativa y positiva entre el contenido de agua foliar registrado en la temporada de secas (noviembre a mayo) con el registrado en la temporada de lluvias (junio a octubre) ($r_s = 0.92$, g.l. = 12, $P < 0.001$; Fig. 5.7a). También se encontró una correlación entre el contenido de agua registrado en la temporada temprana de las lluvias (junio a agosto) y el registrado en la temporada tardía de las lluvias (septiembre a octubre) ($r_s = 0.94$, g.l. = 12, $P < 0.001$; Fig. 5.7b). Lo que indica que algunas especies tienen consistentemente mayor contenido de agua que otras.

Tabla 5.8. Análisis de varianza para evaluar el efecto de la especie en la variación del contenido de agua foliar de los meses de abril de 1996 a marzo de 1997.

Mes	S.C. Especie	S.C. Error	g.l. Especie	g.l. Error	C.M. Mes	C.M. Error	F	P
Abril	3835.37	1969.92	11	228	348.67	8.64	40.33	<0.001
Mayo	2205.06	2375.76	11	228	200.46	10.42	19.22	<0.001
Junio	2691.04	1580.04	11	228	244.64	6.93	35.29	<0.001
Julio	3609.32	1037.4	13	266	277.64	3.9	71.19	<0.001
Agosto	3918.85	1337.98	13	266	301.45	5.03	59.9	<0.001
Septiembre	4849.32	4619.85	14	285	346.38	16.21	21.35	<0.001
Octubre	3050.46	3919.2	14	284	217.89	13.8	15.78	<0.001
Noviembre	363.02	1432.99	7	151	51.86	9.49	5.46	<0.001
Diciembre	534.45	1526.08	7	152	76.35	10.04	7.6	<0.001
Enero	3079.68	4415.97	8	169	384.96	26.13	14.73	<0.001
Febrero	3218.32	2807.44	7	152	459.76	18.47	24.89	<0.001
Marzo	2843.1	2900.92	10	209	284.31	13.88	20.48	<0.001

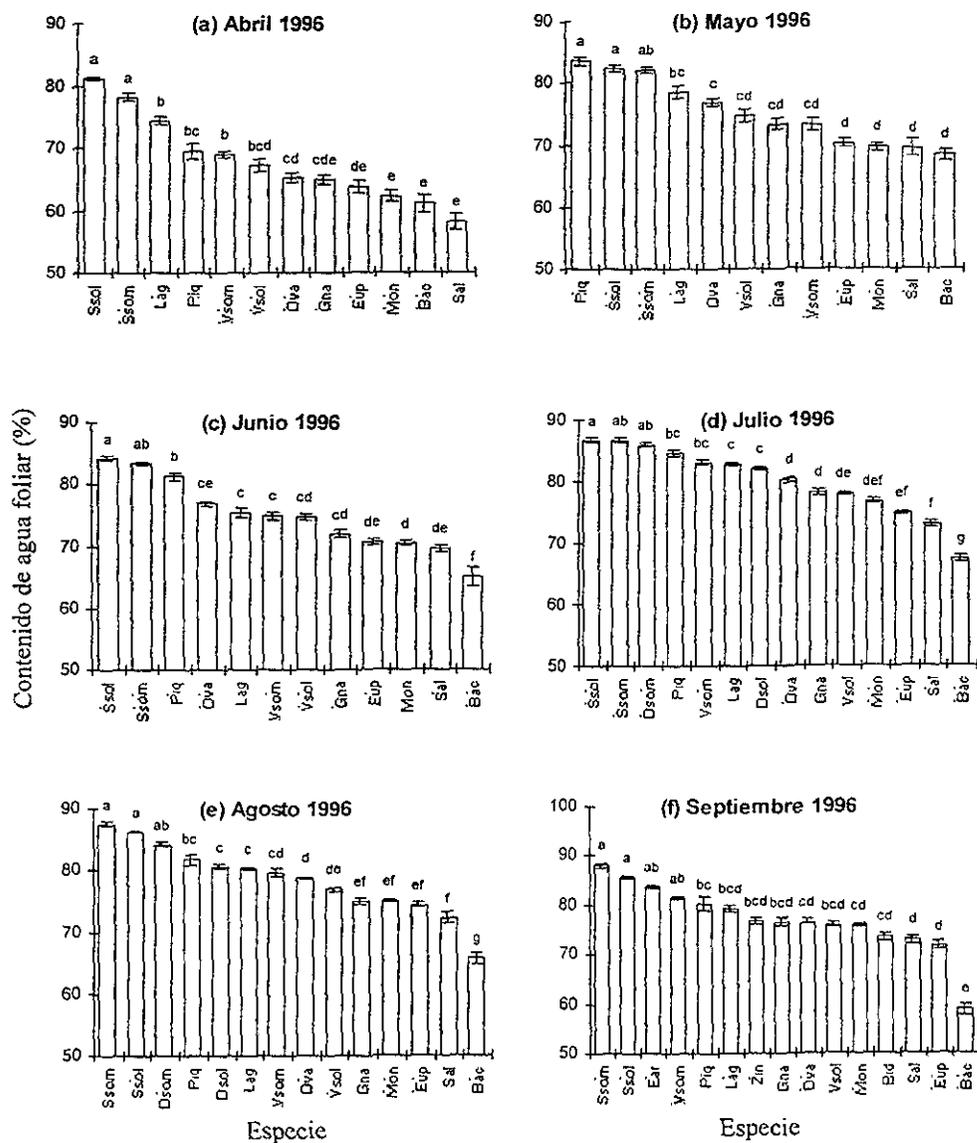


Figura 5.9. Contenido de agua foliar mensual (promedio \pm e.e.) de catorce especies de la familia Compositae durante el periodo comprendido de abril de 1996 a marzo de 1997. Letras diferentes denotan valores que difieren significativamente entre sí con $P < 0.05$ (prueba de Tukey-Kramer). Las claves de las especies se presentan en la Tabla 4.1.

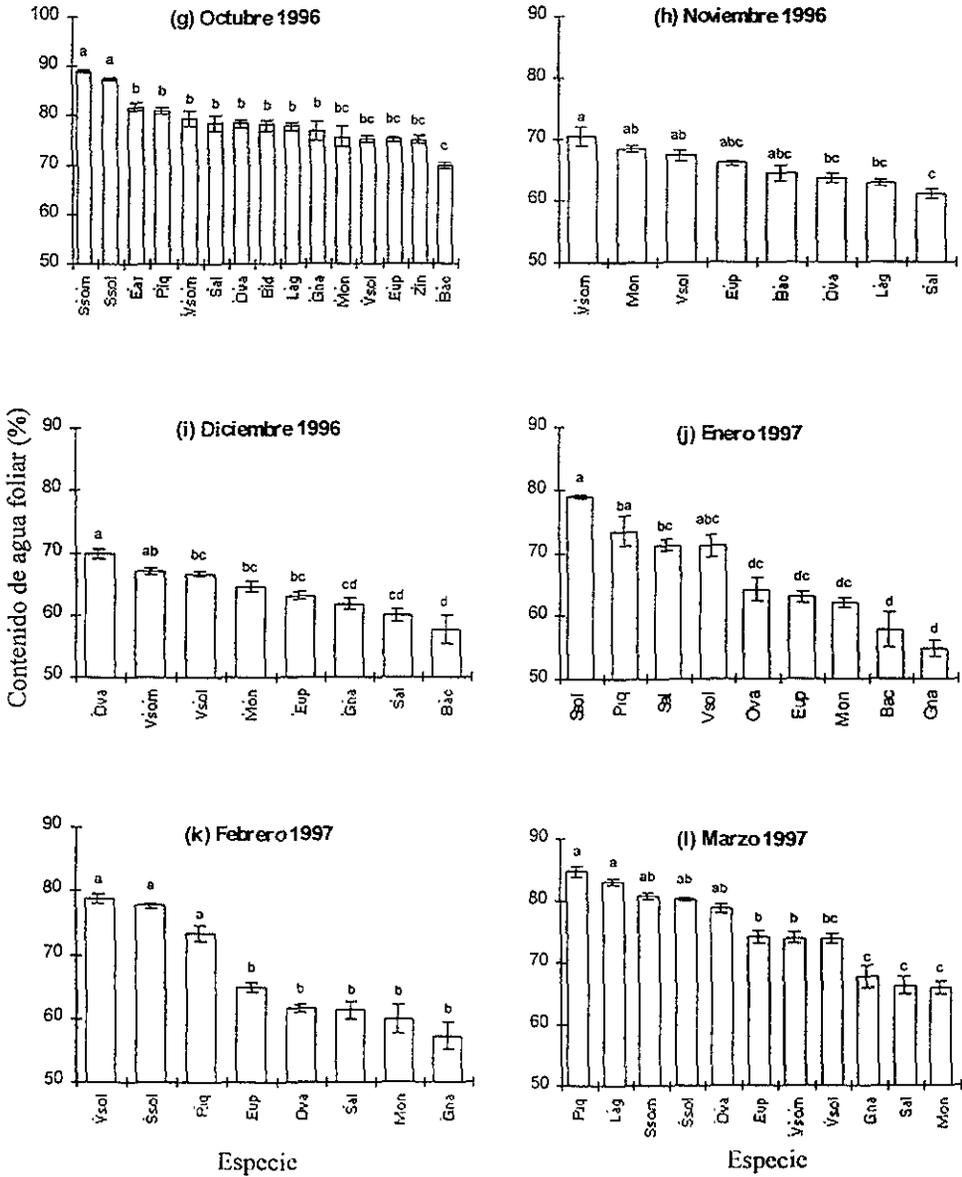


Figura 5.9. Continuación.

5.3. Contenido de nitrógeno foliar

No se observó una clara variación en el contenido de nitrógeno foliar entre plantas de ambiente soleado y sombreado (Tabla 5.9). *Dahlia coccinea* presentó un contenido foliar de nitrógeno muy similar en ambos ambientes; su promedio anual fue de 3.73% ps. *Senecio praecox* sólo presentó una diferencia notable en este componente foliar entre ambientes en el mes de marzo, cuando tuvo un valor de 4.86% en el ambiente sombreado y de 2.8% en el soleado. En *Verbesina virgata* tampoco se observa un claro efecto del ambiente sobre el contenido foliar de nitrógeno; su promedio anual fue de 2.97%.

La mayoría de las especies presentaron un patrón muy similar de variación temporal del contenido foliar de nitrógeno: alto contenido de nitrógeno en el mes de marzo (valor promedio de todas las especies estudiadas: 4.49%), cuando comienza la producción de hojas en varias especies; una disminución gradual durante los meses de la temporada de lluvias (3.18% entre mayo y agosto, 2.57% entre septiembre y octubre; valores promedio), hasta llegar a los niveles más bajos en noviembre y diciembre (promedio: 2.53%); (Tabla 5.9).

Tabla 5.9. Contenido de nitrógeno foliar de 14 especies de la familia Compositae. La colecta se realizó de mayo de 1996 a marzo de 1997. (sol) y (som) denotan los ambientes soleado y sombreado respectivamente.

Especie	May.-Jun.	Jul.-Ago.	Sep.-Oct.	Nov.-Dic.	Enc.-Feb	Marzo	Promedi o
<i>B. odorata</i>	---	---	2.61	---	---	---	2.61
<i>B. sordescens</i>	3.19	3.22	2.38	3.15	---	4.92	3.37
<i>D. coccinea</i> (sol)	---	4.6	2.69	---	---	---	3.75
<i>D. coccinea</i> (som)	---	4.56	2.88	---	---	---	3.72
<i>E. petiolare</i>	2.56	2.86	2.65	2.97	2.79	4.95	3.13
<i>E. arseneri</i>	---	---	2.06	---	---	---	2.6
<i>G. canescens</i>	3.13	2.65	2.83	---	4.17	4.91	3.68
<i>L. rubra</i>	2.21	2.31	1.58	1.47	---	4.47	2.41
<i>M. tomentosa</i>	2.84	2.91	3.04	3.45	2.4	4.38	3.17
<i>P. trinervia</i>	3.57	2.65	2.76	2.95	4.5	4.73	3.52
<i>S. praecox</i> (sol)	4.19	4.15	3.49	---	3.69	2.8	3.66
<i>S. praecox</i> (som)	3.87	4.15	3.87	---	---	4.86	4.18
<i>S. ovata</i>	3.85	2.65	1.94	2.1	1.62	4.77	2.82
<i>S. salicifolia</i>	2.47	2.01	1.97	1.62	3.03	4.6	2.61
<i>V. virgata</i> (sol)	3.81	2.54	1.73	3.66	3.18	3.96	3.14
<i>V. virgata</i> (som)	2.47	3.25	2.33	1.41	---	4.59	2.81
<i>Z. peruviana</i>	---	---	2.86	---	---	---	2.86
Promedio	3.18	3.18	2.57	2.53	3.17	4.49	3.18

En el mes de marzo el contenido de nitrógeno fue alto y muy similar entre especies; sus valores oscilaron entre 3.96 y 4.95% de peso seco, a excepción de *S. praecox* (sol) que tuvo un contenido de N de 2.8%. En cambio, en los meses de enero-febrero los valores tuvieron su mayor variación ya, que oscilaron entre 1.62% (en *S. ovata*) y 4.5% (en *P. trinervia*).

Senecio praecox (sol y sombra) fue la especie que presentó mayor contenido de nitrógeno, con valores que están dentro del intervalo comprendido entre 2.8 y 4.1%, mientras que *L. rubra* y *S. salicifolia* fueron las especies con menor contenido de nitrógeno (entre 1.4% y 3%). *Baccharis sordescens*, *E. petiolare* *G. canescens* y *M. tomentosa* presentaron un contenido intermedio, manteniendo, en todos los meses, valores que oscilaron entre 2.6 y 3.4% (Tabla 5.9). Por su parte, *P. trinervia*, *S. ovata* y *V. virgata* tuvieron una variación temporal muy alta, con altos valores en la temporada de secas y bajos en la de lluvias.

5.4. Correlaciones entre variables

En la mayoría de los meses de colecta no se encontró una correlación significativa entre las tasas de herbivoría foliares y el contenido foliar de agua, excepto en el mes de octubre, que es cuando se encontró una correlación positiva y significativa ($r = 0.629$, g.l. = 13, $P < 0.02$) (Tabla 5.10). Así mismo, al tomar todos los datos del periodo de estudio se encontró una correlación positiva y significativa ($r = 0.243$, g.l. = 122, $P < 0.01$) (Fig. 5.10).

De la misma forma no se encontró una correlación entre las tasas de herbivoría y el contenido foliar de nitrógeno, excepto en el mes de octubre, cuando se encontró una correlación positiva y significativa ($r = 0.578$, g.l. = 13, $P < 0.05$) (Tabla 5.11). También se encontró una correlación negativa y significativa al tomar todos los datos del periodo de estudio ($r = -0.220$, g.l. = 124, $P < 0.02$) (Fig. 5.11).

El análisis de correlación entre el contenido de agua y el de nitrógeno mostró que estos componentes foliares tuvieron una correlación positiva entre sí en los meses de agosto y octubre (Tabla 5.12) y en el análisis global (Fig. 5.12). En el resto de los meses hubo una tendencia hacia una correlación positiva, excepto en marzo y diciembre.

Tabla 5.10. Coeficientes de correlación entre las tasas de herbivoría y el contenido foliar de agua de las especies de Compositae de en este estudio. N.S.= no hay relación significativa ($P > 0.05$).

Mes	<i>r</i>	g.l.	<i>P</i>
Enero	0.269	7	N.S.
Febrero	-0.271	6	N.S.
Marzo	0.135	9	N.S.
Abril	-0.293	10	N.S.
Mayo	0.084	10	N.S.
Junio	0.069	10	N.S.
Julio	-0.223	12	N.S.
Agosto	-0.198	12	N.S.
Septiembre	-0.321	12	N.S.
Octubre	0.629	13	<0.02
Noviembre	0.237	6	N.S.
Diciembre	-0.351	6	N.S.
Global	0.243	122	<0.01

Tabla 5.11. Coeficientes de correlación entre las tasa de herbivoría de las especies de Compositae y su contenido foliar de nitrógeno. N.S.= no hay relación significativa ($P > 0.05$).

Mes	<i>r</i>	g.l.	<i>P</i>
Enero	0.356	6	N.S.
Febrero	-0.705	6	N.S.
Marzo	0.424	10	N.S.
Mayo	0.167	10	N.S.
Junio	-0.007	10	N.S.
Julio	-0.506	12	N.S.
Agosto	-0.392	12	N.S.
Septiembre	0.262	12	N.S.
Octubre	0.578	13	<0.05
Noviembre	-0.273	8	N.S.
Diciembre	0.129	9	N.S.
Global	-0.220	124	<0.02

Tabla 5.12. Coeficientes de correlación entre el contenido foliar de agua y el de nitrógeno de las especies de Compositae de este estudio. N.S.= no hay relación significativa ($P > 0.05$).

Mes	<i>r</i>	g.l.	<i>P</i>
Enero	0.298	6	N.S.
Febrero	0.447	6	N.S.
Marzo	-0.172	9	N.S.
Mayo	0.552	10	N.S.
Junio	0.547	10	N.S.
Julio	0.529	12	N.S.
Agosto	0.619	12	<0.02
Septiembre	0.409	12	N.S.
Octubre	0.543	13	<0.05
Noviembre	0.316	6	N.S.
Diciembre	-0.259	6	N.S.
Global	0.267	122	<0.005

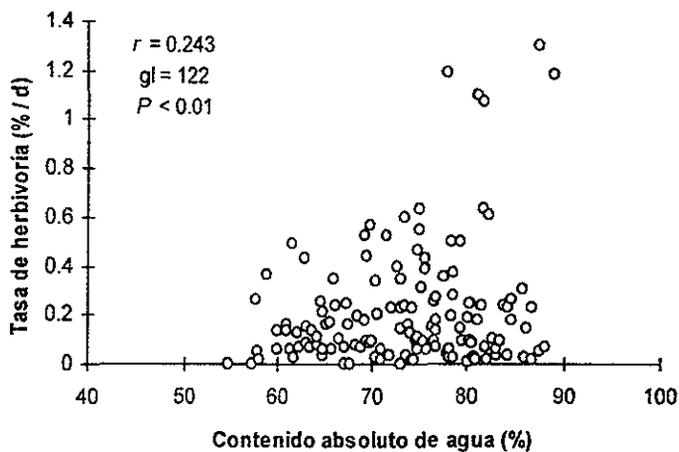


Figura 5.10. Correlación entre el contenido absoluto de agua de las hojas y la tasa de herbivoría foliar de catorce especies de plantas de la familia Compositae.

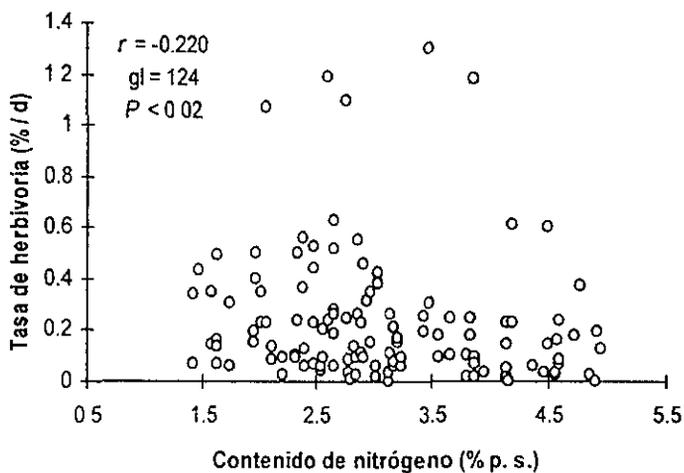


Figura 5.11. Correlación entre el contenido de nitrógeno foliar y la tasa de herbivoría foliar de catorce especies de plantas de la familia Compositae.

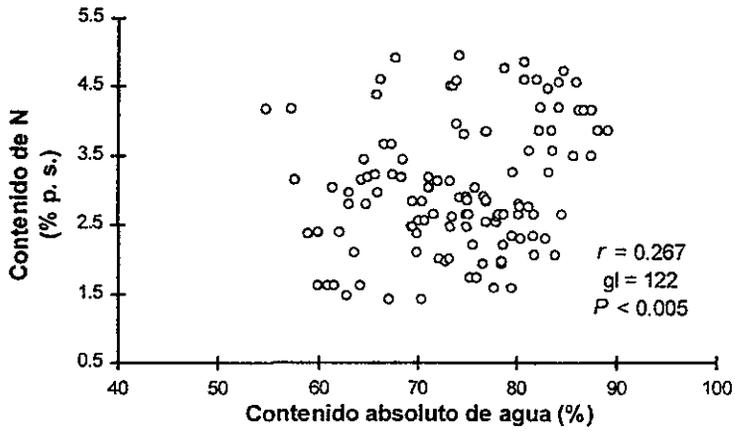


Figura 6.13. Correlación entre el contenido absoluto de agua y el contenido total de nitrógeno de hojas de catorce especies de plantas de la familia Compositae.

5.5. Niveles de herbivoría floral

Los niveles de herbivoría en flores variaron significativamente entre especies (Tabla 5.13). Las especies que florecieron durante la temporada de mayor abundancia de insectos herbívoros (agosto a noviembre) sufrieron más daño que las que florecieron durante los meses de menor abundancia de herbívoros (Fig. 14).

Tabla 5.13. Análisis de varianza para evaluar el efecto de la especie sobre los niveles de herbivoría florales de 12 especies de plantas compuestas.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	P
Especie	132896.5	11	12081.5	32.85	<0.001
Error	609278.9	1657	367.7		

Figura 5.14. Porcentaje de herbivoría por cabezuela (\pm e.e.) en 12 especies de plantas compuestas de la Reserva del Pedregal de San Angel. Se indica, en cada especie, el periodo el que se realizó la colecta de las cabezuelas. (F) denota el sexo femenino y (M) el masculino.

Especie	% Herbivoría	Meses									
		A	S	O	N	D	E	F	M	A	
<i>D. coccinea</i>	18.0 \pm 2.8	-----									
<i>M. tomentosa</i>	6.2 \pm 1.5	-----									
<i>Z. peruviana</i>	9.0 \pm 1.2		-----								
<i>S. salicifolia</i>	5.1 \pm 1.3			-----							
<i>S. ovata</i>	14.0 \pm 2.4			-----							
<i>E. arsenei</i>	21.0 \pm 2.9			-----							
<i>P. trinervia</i>	35.8 \pm 3.3			-----							
<i>L. rubra</i>	7.3 \pm 1.2				-----						
<i>V. virgata</i>	29.5 \pm 3.1				-----						
<i>B. sordescens</i> (F)	8.1 \pm 1.8					-----					
<i>B. sordescens</i> (M)	2.1 \pm 0.7					-----					
<i>E. petolare</i>	0.06 \pm .04							-----			
<i>S. praecox</i>	0.15 \pm .07									-----	

Las especies que sufrieron más daño fueron *P. trinervia* (35.8%), *V. virgata* (29.5%) y *E. arsenei* (21%). Estas especies junto con *D. coccinea*, *M. tomentosa*, *S. salicifolia*, *S. ovata* y *L. rubra* fueron consumidas principalmente por *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae). Este chapulín se alimenta de la parte externa de la flor a la interna, por lo que el daño se concentra principalmente en las lígulas, corola y estambres; sin embargo, en muchas ocasiones removió el 100% de la flor y de inflorescencia, sobretodo en las especies con inflorescencias pequeñas como las de *E. arsenei*, *S. salicifolia*, *S. ovata* y *P. trinervia*. Se observó que *S. purpurascens* se alimenta mayormente de flores durante su estado adulto. Esto puede estar relacionado con los altos niveles de daño que sufren las especies que florecen en octubre y noviembre.

Las inflorescencias de *Zinnia peruviana* y *Baccharis sordescens* son consumidas principalmente por larvas de díptero (no identificadas). Los dípteros ovipositaron en la inflorescencia inmadura (en estado de botón). La larva que emerge se alimenta de los óvulos y de los frutos inmaduros. En ambas especies de plantas se encontraron de una a cinco larvas por inflorescencia siendo la moda dos, al parecer *Z. peruviana* es parasitada por una sola especie de larva, mientras que *B. sordescens* es parasitada por dos o tres especies. Se observó que una sola larva puede alimentarse de aproximadamente un cuarto del total de ovarios o semillas de la inflorescencia de *Z. peruviana* (4 ovarios) y de un tercio del total de ovarios de *B. sordescens* (9 ovarios). *Zinnia peruviana* presentó un porcentaje de infestación por estas larvas del 43%, mientras que *B. sordescens* tuvo un porcentaje infestación de 9% para las flores masculinas y de 41% para las femeninas.

Aparte de estos insectos, sólo se observó a una especie de geométrido (no identificado) alimentándose de las flores de *E. petiolare* y al escarabajo *Euphoria basalis* (Melolonthidae) alimentándose de las flores de *D. coccinea*. La larva del geométrido causó daño principalmente en lígulas, pétalos y estambres; en cambio el escarabajo causó daño en toda la flor.

En la Tabla 6.1 se observa que el nivel de herbivoría promedio que se calculó para las Compositae en este trabajo fue dos veces mayor al que encontraron Oyama *et al.* (1995) para doce especies de nueve familias, esto indica que el daño que sufren las Compositae puede sobrestimar el daño que sufre la comunidad vegetal del Pedregal.

Algunos autores han sugerido que los niveles de herbivoría son afectados por la abundancia de herbívoros (Aide, 1993; Filip *et al.*, 1995). Por lo que se hizo una correlación entre las tasas de herbivoría promedio mensuales del gremio de especies de Compositae y datos de densidad (No./m²) y biomasa (mg/m²) de insectos epífitos que se tienen del Pedregal de San Ángel (Rios-Casanova, 1993). Se encontró que las tasas de herbivoría tuvieron una relación positiva y altamente significativa con la biomasa de insectos epífitos de sitios planos y abruptos del Pedregal ($r = 0.645$, g.l. = 135, $P < 0.001$ y $r = 0.514$, g.l. = 135, $P < 0.001$; respectivamente; Fig. 6.2), pero no hubo relación con la densidad de insectos.

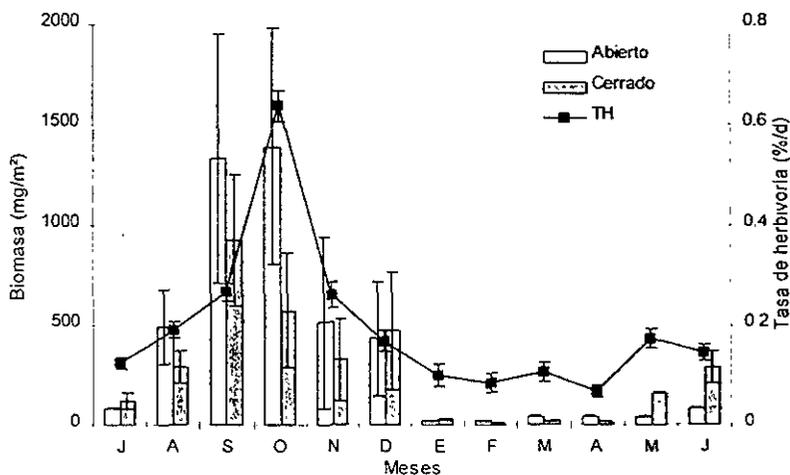


Figura 6.1. Variación temporal de (a) la biomasa de insectos en dos tipos de ambiente y (b) de las tasas de herbivoría de las compuestas en el Pedregal de San Ángel. Las barras indican e.e. Los datos de biomasa corresponden a los años de 1991 y 1992 y fueron tomados de Rios-Casanova (1993).

Las mayores densidades de insectos en el Pedregal se presentan en los meses de mayo a julio, indicando que en estos meses eclosionan muchos insectos (Rios-Casanova, 1993). En los meses siguientes hay un decremento de la densidad y un aumento de la biomasa de insectos, lo que sugiere que los insectos fueron aumentando de peso, es decir crecieron. Esto muestra que la biomasa de los insectos está determinada por su abundancia y edad. Así los mayores niveles de herbivoría se presentaron cuando hubo una mayor abundancia de insectos herbívoros adultos. Por ejemplo, *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) eclosiona en los meses de junio y julio, y alcanza su estado adulto en el mes de octubre (Cano-Santana, 1994). En este mes también alcanza su mayor biomasa, la cual corresponde al 95% de la biomasa total de artrópodos (Rios-Casanova, 1993). Esto sugiere que puede ser el principal causante del daño foliar durante la temporada de lluvias. Esta observación es apoyada por los resultados de Cano-Santana (1994) quien al hacer un análisis del flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens*, encontró que este chapulín presenta su mayor actividad forrajeadora en los meses de septiembre y octubre en los sitios planos, y en octubre y noviembre en los abruptos.

Algunos autores han sugerido que el desarrollo de las plantas puede determinar el desarrollo y número de organismos asociados a ellas (Harper, 1977; Tanaka y Tanaka, 1982; Strong *et al.*, 1984; Wolda, 1988). En el Pedregal no se sabe si la eclosión de muchos insectos durante el comienzo de la temporada de lluvias es determinado por la precipitación o por el desarrollo de la vegetación, pero al parecer puede haber un acoplamiento entre el ciclo de vida de algunos insectos y los cambios fenológicos de las plantas. Por efecto de la precipitación en los meses de mayo a junio comienza el desarrollo vegetativo de muchas especies de plantas (Rzendoski, 1954). La precipitación o el desarrollo de la vegetación ocasiona la eclosión de muchos insectos (Rios-Casanova, 1993). Durante los siguientes meses aumenta el número de especies vegetales que reanudan su desarrollo así como el volumen total de la vegetación; hasta el mes de octubre cuando la vegetación alcanza su mayor biomasa (Cano-Santana, 1994). El mismo patrón sigue la actividad de los herbívoros; según la variación temporal de las tasas de herbivoría y la biomasa de insectos. Las ventajas que puede tener para los herbívoros este patrón es asegurar que los estadios inmaduros puedan alimentarse de hojas jóvenes con una alta calidad nutritiva y pocas defensas, y que durante su estado adulto haya alimento en abundancia.

Estas evidencias apoyan la hipótesis de que los niveles de herbivoría están relacionados con los patrones de historia de vida de los insectos (Dirzo y Domínguez, 1995). En cambio, el hecho de que el contenido de nitrógeno foliar decline conforme avanza el desarrollo de las plantas indica que los altos niveles de herbivoría de los meses de septiembre a noviembre no pueden ser explicados por la calidad del follaje. Asimismo, las evidencias sobre una mayor abundancia de depredadores de insectos (arañas) durante los meses de mayo a septiembre (Rios-Casanova, 1993) sugieren que los depredadores no determinan los niveles de herbivoría en el Pedregal; sin embargo, no existe información sobre otros depredadores importantes como las aves insectívoras (Arizmendi *et al.*, 1994).

Existieron algunas especies de plantas que se alejaron un poco del patrón de variación temporal que se encontró a nivel de gremio como *Stevia salicifolia* que presentó TH muy similares durante toda la temporada de lluvias y *Stevia ovata* que tuvo TH semejantes durante casi todos los meses de colecta. El caso de *S. salicifolia* puede ser explicado por la variación de las preferencias alimenticias de *S. purpurascens*, su principal herbívoro defoliador durante la temporada de lluvias, ya que los primeros estadios ninfales de este chapulín se alimentan ampliamente de esta planta, pero conforme avanza en su desarrollo es menor el número de chapulines que se congregan sobre ella (obs. pers.). De esta forma, el nivel de herbivoría se mantiene en el tiempo, por las diferencias en consumo y las preferencias alimenticias de los diferentes estadios de desarrollo, ya que las ninfas consumen menos alimento que los adultos. Esta observación concuerda con los resultados de Mendoza y Tovar (1996) quienes encontraron que durante los meses de julio y agosto *S. salicifolia* es más preferida como alimento por *S. purpurascens* que en los meses de octubre y noviembre. En el caso de *S. ovata* no tenemos observaciones que nos permitan explicar su patrón de variación.

6.2. Variación temporal del contenido de nitrógeno y agua de las hojas

La variación temporal del contenido foliar de nitrógeno está relacionada con el desarrollo de las plantas. En la mayoría de las especies los valores más altos de nitrógeno se presentaron al comienzo de la temporada de crecimiento, en el mes de marzo, cuando las plantas comenzaron su producción de hojas. Posteriormente, durante el transcurso de la temporada de crecimiento, los valores de N descendieron un poco, pero se mantuvieron con valores más o menos altos.

finalmente, durante el fin de la temporada de crecimiento, el cese de la **producción** de hojas y el comienzo de la floración las concentraciones de nitrógeno disminuyeron manifestando sus valores mas bajos del año. Este patrón coincide con el reportado por **Matson (1980)**, Hagen *et al.* (1984) y Hunter y Lechowicz (1992). Por otra parte, los contenidos de nitrógeno encontrados en las diferentes especies se encuentran dentro del intervalo reportado por Scriber y Slansky (1985) para los arbustos (1.5-9.7% p.s.).

Al parecer, el patrón de variación temporal del contenido de agua está relacionado con la variación mensual en la precipitación, como lo indica una correlación **positiva** encontrada entre estas variables ($r = 0.495$, g.l. = 136, $P < 0.001$). De esta forma, las hojas de las Compositae estudiadas presentaron altos valores de contenido de agua durante los meses lluviosos y bajos durante los meses secos. Los valores de contenido foliar de agua que presentaron las compuestas del Pedregal se encuentran dentro del intervalo reportado por Scriber y Slansky (1981) para las hojas de arbustos anuales y perennes (75-95%).

El hecho de que el patrón de variación temporal del nitrógeno fuera muy distinto. casi opuesto, al patrón de las tasas de herbivoría propició que la correlación global entre ambas variables tuviera un signo negativo. Este dato no implica que los herbívoros hayan preferido alimentarse de plantas con bajo contenido de nitrógeno, ya que en ningún mes de colecta se encontró una correlación negativa entre ambas variables, asimismo, en octubre se encontró una correlación positiva entre éstas. De la misma forma, la similitud encontrada entre los patrones de variación temporal de contenido de agua y de las tasas de herbivoría favoreció que la correlación global entre ambas variables fuera positiva.

Se encontró una correlación positiva y significativa entre los datos globales de contenido de agua y contenido de nitrógeno en las hojas, tal como se ha encontrado en otros estudios (Scriber y Fecny, 1979; Scriber y Slansky, 1993).

6.3. Variación ambiental de las tasas de herbivoría

Las tasas de herbivoría foliar tuvieron una variación significativa entre ambientes en *Senecio praecox* y *Verbesina virgata* pero no en *Dahlia coccinea*.

En un estudio previo realizado en el Pedregal de San Ángel se observó que las plantas de *D. coccinea* que crecían en ambiente soleado sufrían significativamente mayores tasas de

herbivoría que las que crecían en ambiente sombreado (Alcalá, 1994). Este resultado contrasta con el obtenido en el presente estudio; no obstante, la tendencia se conserva y las tasas reportadas en ambos estudios es posible que no difieran significativamente. Alcalá (1994) reportó una tasa de 0.12% día⁻¹ para las plantas de sol y de 0.03% día⁻¹ para las de sombra, mientras que aquí se reporta una tasa de 0.09% día⁻¹ para las plantas de sol y de 0.03% día⁻¹ para las de sombra. Esta diferencia es pequeña y se puede considerar como normal ya que los niveles de herbivoría generalmente varían muy poco entre años. Esta pequeña variación puede ser consecuencia de las fluctuaciones en el ambiente, que a su vez afectan a las poblaciones de plantas y animales (Filip *et al.*, 1995). La causa de que en el presente estudio no se encontraran diferencias entre ambientes en esta especie es la alta varianza que presentaron sus porcentajes de remoción foliar.

Por otra parte, las tasas de herbivoría que sufrió *D. coccinea* fueron muy bajas, lo cual podría estar asociado en primera instancia a que crece de manera rápida y en una temporada de baja abundancia de herbívoros, por lo que escapa completamente de algunos herbívoros y por otros sólo es consumida por sus estadios ninfales. Es posible que debido a su fenología esta planta escape de los herbívoros especialistas, ya que éstos difícilmente pueden completar su desarrollo antes de que las hojas de esta especie caigan. Asimismo, *D. coccinea* presentó las tasas de herbivoría más bajas entre todas las especies durante los meses de julio y agosto (los únicos meses de colecta de esta especie) lo cual indica que probablemente tiene un buen mecanismo de defensa antiherbívoro. Es posible que las hojas jóvenes escapen temporalmente por medio de una tasa de expansión elevada, como se ha visto que ocurre en varias especies de plantas de bosques templados (Coley y Aide, 1991). Esto puede estar apoyado por el alto contenido de nitrógeno que presentan las hojas y que es necesario para poder tener un crecimiento acelerado, y por su bajo contenido de compuestos secundarios (ver Alcalá, 1994), ya que se ha visto que existe una correlación negativa entre la tasa de expansión de las hojas y el contenido de compuestos secundarios (Coley y Barone, 1996); sin embargo, habría que hacer un estudio específico para comprobarlo. Las hojas maduras de esta especie están defendidas principalmente por compuestos fenólicos y dureza foliar (Alcalá, 1994) La dureza foliar puede ser un mecanismo de defensa importante en *D. coccinea*, ya que durante los meses de julio y agosto en el Pedregal, *S. purpurascens* se encuentra en estado ninfal de desarrollo y como se mencionó, las

preferencias alimenticias de los dos primeros estadios de este ortóptero presentan una correlación negativa con la dureza foliar (Mendoza y Tovar 1996).

Senecio praecox presentó mayores tasas de herbivoría en el ambiente soleado, mientras que *Verbesina virgata* tuvo más daño en el ambiente sombreado. El contenido de nitrógeno no tuvo una variación notable entre ambientes en ambas especies, por lo que no es posible explicar la variación de las tasas de herbivoría a partir de este componente foliar. El contenido de agua sí varió entre ambientes. En ambas especies las plantas de sombra tuvieron mayor contenido foliar de agua que las de sol, por lo que, este componente foliar podría explicar, en parte, porqué *V. virgata* presenta más daño en ambiente sombreado. Asimismo, se podría esperar que *S. praecox* presentara más daño en ambiente sombreado, sin embargo, la variación del contenido de agua en *S. praecox* entre ambiente pudo no afectar las tasas de herbivoría de ambos ambientes, debido a que el contenido foliar de agua fue superior al 80% en los dos ambientes y, como ya se mencionó, los herbívoros pueden tener un buen desarrollo cuando se alimentan con hojas con un contenido de agua superior al 75% (Scriber y Slansky, 1981). De esta forma, el contenido foliar de agua difícilmente puede explicar la variación de las TH entre ambientes que presentan ambas especies. Probablemente la causa principal de esta variación son los herbívoros asociados a cada especie. Los principales herbívoros de *V. virgata* son dos especialistas: *Apatelodes* sp. (Lepidoptera: Apatelodidae) y una especie no identificada de lepidóptero con larvas gregarias (obs. pers.). Ambas especies se distribuyen principalmente en sitios sombreados, probablemente por la calidad del alimento y por las condiciones del microambiente. Las plantas de sombra pueden tener menor contenido de compuestos secundarios y menor dureza foliar. Por ejemplo, Dudt y Shure (1994) examinaron los cambios en el contenido foliar de compuestos fenólicos en dos especies de plantas de un bosque templado bajo cinco diferentes condiciones de luz, y encontraron que el contenido de compuestos fenólicos estaba positivamente correlacionado con la disponibilidad de luz. Por otro lado, se ha visto que, en general, las plantas que crecen en sombra tienden a tener menor dureza foliar. Alcalá (1994) encontró que *D. coccinea* presenta mayor dureza foliar en plantas de sol que en plantas de sombra; asimismo, observó que bajo condiciones de laboratorio *S. purpurascens* tenía un mejor desarrollo cuando se alimentaba de hojas de sombra que cuando lo hacía con hojas de sol.

En el ambiente sombreado las dos especies de lepidópteros pueden encontrar un refugio contra los cambios drásticos de temperatura, contra los vientos y posiblemente contra los parasitoides y depredadores; sin embargo, no se conocen las temperaturas óptimas de desarrollo de estas especies, así como tampoco existen datos sobre los niveles de depredación o parasitoidismo que presentan.

Senecio praecox es consumido principalmente por *S. purpurascens* (obs. pers). Este chapulín ha sido considerado el herbívoro generalista más importante del Pedregal, por la cantidad de plantas de las que se alimenta (Mendoza y Tovar, 1996), por su abundancia y biomasa (Rios-Casanova, 1993) y por la energía que fluye a través de él (Cano-Santana, 1994). Sin embargo, su distribución durante la temporada de lluvias es preferentemente en sitios soleados (Cano-Santana, 1994), lo cual puede explicar los mayores niveles de daño en plantas de sol de *S. praecox*. Se ha sugerido que *S. purpurascens* se distribuye preferentemente en sitios soleados debido a la mayor diversidad de especies vegetales en estos sitios y a que requiere de alta incidencia de luz para termorregular (Mendoza y Tovar, 1996). *S. purpurascens* también se alimenta de *V. virgata*, sin embargo, lo hace con mayor intensidad durante los meses de noviembre y diciembre (Mendoza y Tovar, 1996), probablemente porque muchas especies vegetales tiran sus hojas o mueren en esa temporada, por lo que la comida es más escasa, pero también porque en noviembre *V. virgata* florece, y las flores de esta especie son altamente consumidas por este chapulín (obs. pers.).

De esta forma, para determinar las causas de la variación de los niveles de daño entre ambientes es necesario evaluar el efecto del ambiente sobre la distribución de los insectos herbívoros y sobre el contenido de defensas de las plantas.

6.4. Comparación de las tasas de herbivoría entre especies

En general, los contenidos de agua y nitrógeno foliar no afectaron considerablemente la variación de las tasas de herbivoría entre especies; sin embargo, en el mes de octubre las tasas de herbivoría tuvieron una correlación positiva con ambos componentes foliares, indicando que en ese mes los herbívoros buscaron alimentarse de plantas con alto contenido de agua y nitrógeno, o de uno de estos componentes (ya que están correlacionados). En octubre el contenido de agua explicó el 39.6% de la variación, mientras que el nitrógeno explicó el 33.4%, lo que sugiere que

el contenido de agua afectó en mayor medida a las TH. Sin embargo, existen algunas características que ponen en duda la importancia del contenido de agua sobre las TH. La primera es que en el mes de octubre la mayoría de las especies no presentaron diferencias significativas en su contenido foliar de agua; las únicas especies que difirieron significativamente del resto fueron *Senecio praecox* y *Baccharis sordescens*. La segunda es que, al parecer, en octubre el agua no es un factor limitante, ya que a excepción de *B. sordescens* todas las especies presentaron un contenido de agua superior al 75% y este contenido de agua puede ser suficiente para que los herbívoros tengan un buen desarrollo (Scriber y Slansky, 1981). Por último, se ha reportado que el chapulín *Sphenarium purpurascens* no muestra, en el campo, una preferencia sobre las plantas con mayor contenido de agua (Mendoza y Tovar, 1996), por lo que siendo éste el principal causante del daño foliar durante la temporada de lluvias, se podría esperar que el contenido de agua no tuviera un gran efecto sobre los niveles de herbivoría que sufren las plantas. Por su parte, el nitrógeno parece ser un recurso escaso en el mes de octubre ya que sólo tres especies tuvieron un contenido superior al 3% de su peso seco, por lo que podría jugar un papel importante en las TH que manifiestan las plantas. No obstante, la variación del contenido de nitrógeno entre especies no parece ser muy alta. Asimismo, no se puede descartar la posibilidad de que la calidad del nitrógeno esté afectando las TH, pero no es posible reconocer su efecto con los datos que aquí se presentan.

Es evidente que para explicar la variación del daño entre especies es necesario contemplar una gama más amplia de atributos de las plantas como su distribución espacial y sus características defensivas. Por ejemplo, *Gnaphalium canescens* sufrió poco daño debido probablemente a que sus hojas son densamente pubescentes (obs. pers.); asimismo, la dureza de las hojas de *Lagascea rubra* pudo ser la causa de sus bajas TH al comienzo de las lluvias, ya que se ha visto que existe una correlación negativa entre las preferencias alimenticias de los dos primeros estadios ninfales de *Sphenarium purpurascens* y la dureza foliar de varias especies de plantas (Mendoza y Tovar, 1996). *Dahlia coccinea* escapó temporalmente de los herbívoros, ya que produjo sus hojas en una temporada de baja biomasa de herbívoros. Por su parte *Senecio praecox* (sombra) y *V. virgata* (sol) escaparon espacialmente de sus herbívoros, ya que ambas especies presentaron significativamente menor daño en un ambiente que en otro. Finalmente, las especies que presentaron más daño en su promedio anual fueron *Bidens odorata*. *Eupatorium*

arsenei y *Piqueria trinervia* que es probable que estén poco defendidas dado su estado sucesional y su alta tasa de crecimiento (Coley *et al.*, 1985).

6.5. Herbivoría floral

La causa principal de la diferencia en los niveles de herbivoría floral entre especies que florecieron durante la temporada de lluvias y las que lo hicieron durante la de secas fue la variación en la abundancia de insectos herbívoros.

La fenología floral es una característica biológica que esta sujeta a la selección natural, por lo que, es probable que el florecer en la temporada de baja abundancia de herbívoros sea una adaptación de las plantas para evadir depredadores; sin embargo, con estos datos no podemos afirmar que este fenómeno ocurrió con algunas especies de este estudio como *S. praecox* y *E. petiolare*, ya que la herbivoría floral es sólo una de las muchas variables que tienen la capacidad de afectar la fenología floral de las plantas.

La alta variación de los niveles de herbivoría floral entre plantas que florecieron durante la temporada de lluvias sugiere que existen otras variables, además de la abundancia de herbívoros, que pueden afectar los niveles de daño que sufren las flores.

Como se mencionó *S. purpurascens* es un de los principales antófagos de las Compositae del Pedregal ya que se alimentó de las flores de ocho de las especies incluidas en este estudio. Las inflorescencias de las especies que fueron consumidas por *S. purpurascens* variaron en su tamaño y número de flores, pero todas tienen cabezuelas liguladas y flores con corola amplia; en cambio las especies que fueron consumidas en menor grado por este chapulín (*Baccharis sordescens* y *Zinnia peruviana*) tienen cabezuelas compactas, con flores con corola reducida y gran cantidad de vilano. Esto puede sugerir que las características anatómicas de las flores afectaron el daño por *S. purpurascens*; evidentemente, si no hay otras variables importantes como defensas químicas. Por otra parte, este chapulín y otros herbívoros se distribuyen diferencialmente en el Pedregal (Rios-Casanova, 1993; Cano-Santana, 1994) por lo que la distribución de las plantas es probable que pueda afectar los niveles de daño. Por ejemplo, Figueroa, (1997) observó que las flores de *D. coccinea* normalmente presentaron más daño en las plantas que crecen en sitios soleados que en sombreados.

Rhoades y Cates (1976) y Rhoades (1979) sugirieron que las flores pueden presentar defensas químicas antiherbívoros más eficientes que las que contienen las hojas, debido al gran valor que poseen las flores para la planta en términos de su adecuación. En este sentido, se ha observado en condiciones de laboratorio que *Sphenarium purpurascens* presenta reacciones de intoxicación cuando consume altas cantidades de flores de *Piqueria trinervia* (E. Camacho, obs. pers.), por lo que, es probable que las flores de *P. trinervia* y otras especies estén defendidas por metabolitos secundarios.

Las flores de *Baccharis sordescens* y *Zinnia peruviana* fueron consumidas principalmente por larvas de dípteros. Estas larvas se alimentaron de óvulos y semillas. Al parecer la principal especie de díptero que parasita a *Z. peruviana* no es la principal especie que parasita a *B. sordescens* (obs. pers.), pero no se sabe si estas especies de plantas comparten algún díptero parásito. Según los resultados de infestación de *B. sordescens* los dípteros supieron diferenciar entre sexos, ovipositando preferentemente sobre las flores femeninas. Sería interesante saber como es que reconocen el sexo de las flores dado que ovipositan sobre la flor cuando esta en botón (obs. pers.). Por otra parte, es probable que la elección de hospedero por estos dípteros pueda ser afectada por el número de flores, óvulos o semillas por inflorescencia y por sus competidores. El número de óvulos o semillas en la inflorescencia indica la abundancia de recurso para estos herbívoros dado que permanecen en ella durante todo su desarrollo larvario. De esta forma si no hay recursos suficientes se puede ver afectado el desempeño de estas larvas. Con respecto a esto, en varios trabajos se ha visto que las flores grandes con mayor número de semillas tienden a sufrir más daño por herbívoros (que se alimentan de óvulos y semillas) que las flores con pocas semillas (Zimmerman, 1980; Molau *et al.*, 1989; Brody, 1992; Ehrlen, 1996), y que si en una flor hay un exceso de larvas, estas pueden morir por causas densodependientes (competencia y canibalismo) (Zimmerman, 1980; Brody, 1992). Por otra parte, el daño en las flores por otros herbívoros puede prevenir a los dípteros para ovipositar sobre ellas (Evans *et al.*, 1989). También, el daño por otros herbívoros puede acabar con los recursos y el hábitat de estas larvas (Evans *et al.*, 1989).

Cabe señalar que los niveles de herbivoría florales que aquí se reportan dan una idea de la presión que ejercen los herbívoros sobre las plantas; pero no dan información sobre la reducción en la producción de semillas, ya que esto depende de que parte de la flor fue dañada.

6.6. Conclusiones y perspectivas

Una conclusión clara de este trabajo es que los mayores niveles de herbivoría foliar de las Compositae del Pedregal de San Ángel se presentaron al final de la temporada de lluvias de esta comunidad, en los meses de septiembre, octubre y noviembre. Dado que estos meses concuerdan con el fin de la temporada de crecimiento de la mayoría de las plantas sería interesante conocer si el daño que se produce en esta temporada afecta la asignación de recursos hacia la reproducción o si las plantas pueden compensar el daño.

El contenido de nitrógeno y agua de las hojas no explicaron la variación de las tasas de herbivoría entre especies, por lo que para explicar esta variación es necesario considerar una gama más amplia de características de las plantas que pueden afectar: (1) las preferencias de consumo de los herbívoros como las defensas antiherbívoro sobre todo la dureza foliar, y (2) la facilidad de encuentro de los herbívoros con las plantas como la distribución espacial de las plantas. Asimismo, sería importante reconocer a los herbívoros asociados a cada especie.

Las tasas de herbivoría son afectadas por el ambiente; sin embargo, para determinar las causas de esta variación es necesario conocer a los herbívoros asociados a las plantas y ver si varía su distribución entre ambientes. Asimismo, habría que evaluar si las plantas presentan diferencias en su contenido de defensas por efecto del ambiente, y de ser este el caso sería útil conocer experimentalmente el efecto del balance entre la calidad nutricional y el contenido de defensas sobre las tasas de consumo y la eficiencia de uso del alimento por los herbívoros.

La abundancia de los herbívoros fue el principal determinante de la variación de los niveles de herbivoría floral entre especies que florecieron durante la temporada de lluvias y las que florecieron durante los meses secos. Dados los altos niveles de daño floral de algunas especies y la variación en los tejidos florales removidos surgen una variedad de preguntas que pueden ser abordadas en estudios futuros: ¿el daño en lígulas y corola reduce la eficiencia de la polinización?; ¿la remoción de flores promueve el aborto de otras flores en la inflorescencia?; ¿los insectos destruyen la misma proporción de flores a través de la temporada de floración?; ¿las plantas pueden compensar la pérdida de flores por herbivoría?; ¿la disminución en la producción de semillas reduce el reclutamiento de plántulas?; ¿el daño en flores afecta los patrones de floración? Finalmente, sería interesante hacer un estudio detallado de la interacción de *B. sordescens* y *Z. peruviana* con sus depredadores, reconociendo su nivel de especialización, la existencia de interacciones múltiples y sus implicaciones evolutivas.

LITERATURA CITADA

- Aide, M. T. 1988. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. **Nature** 336: 574-75.
- Aide, M. T. 1992. Dry season leaf production: an escape from herbivory. **Biotropica** 24: 532-37.
- Aide, M. T. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. **Ecology** 74: 455-466.
- Alcalá, R. E. 1994. Evaluación experimental de la teoría de la defensa en plantas: un estudio con *Dahlia coccinea* Cav. (Asteraceae) en condiciones contrastantes de luz. Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias, U.N.A.M., México. 72 pp.
- Alvarez, F. J., J. Carabias, J. Meave, P. Moreno-Casasola, D. Nava, F. Rodríguez, C. Tovar, y A. Valiente. 1982. Proyecto para la creación de una Reserva en el Pedregal de San Ángel. Lab. de Ecología, Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México. 49 pp.
- Arizmendi, M. C., A. Espinosa y Ornelas, F. 1994. Las aves del Pedregal de San Ángel. En: Rojo, A.(comp.). Reserva ecológica "El Pedregal" de San Ángel: **Ecología, Historia Natural y Manejo**. U.N.A.M., México. Pp. 91-106.
- Auerbach, M. J. y D. R. Strong. 1981. Nutritional ecology of *Heliconius* herbivores experiments with plant fertilization and alternative host. **Ecol. Monogr.** 51: 63-83.
- Augspurger, C. K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). **Ecology** 62: 775-788.
- Bazzaz, F. A., N. R. Chiariello, P.D. Coley y L.F. Pitelka. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. **BioScience** 1: 58-67.
- Beattie, A. J., D. E. Breedlove y P. R. Ehrlich. 1973. The ecology of the pollinators and predators of *Frasera speciosa*. **Ecology** 54: 81-91.
- Bentley, B. y D. Nelson. 1991. Plants as food for herbivores: the roles of nitrogen fixation and carbon dioxide enrichment. En: Price, P., T. Lewinsohn, G. Wilson y W. Benson (eds.). **Plant-animal interactions, evolutionary ecology in tropical and temperate regions**. John Wiley & Sons, Inc., N. Y. Pp. 80-105.
- Bergelson, J.M., y J. H. Lawton. 1988. Does foliage damage influence predation on the insects herbivores of the birch. **Ecology** 69: 434-445.
- Bernays, E. A., 1990. Water regulation. En: Chapman, R. y A. Joern (eds.). **Biology of grasshoppers**. John Wiley & Sons, N Y. Pp. 129-142.

- Bernays, E. A., y M. Graham, 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. **Ecology** **69**: 886-892.
- Bernays, E. A. y S. J. Simpson. 1991. Nutrition. En: Chapman, R. y A. Joern (eds.). **Biology of grasshoppers**. John Wiley & Sons, N.Y. Pp. 45-67.
- Bernays, E.A., K. Bright, N. Gonzalez y J. Angel. 1994. Dietary mixing in a generalist herbivore: test of two hypotheses. **Ecology** **75**: 1997-2006.
- Biere, A., S. J. Honders. 1996. Impact of flowering phenology of *Silene alba* and *S. dioica* on susceptibility to fungal infection and seed predation. **Oikos** **77**: 467-480.
- Breedlove, D. E. y P. R. Rhrlich. 1968. Plant-herbivore coevolution: Lupines and Lycaenids. **Science** **162**: 671-672.
- Brody, A. K. 1982. Oviposition choices by a pre-dispersal seed predator (*Hylemya* sp.). I. Correspondence with hummingbird pollinators, and the role of plant size, density and floral morphology. **Oecologia** **91**: 56-62.
- Brown, V. K. y A. C. Gange. 1992. Secondary plant succession: how is it modified by insects herbivory? **Vegetatio** **101**: 3-13.
- Cano-Santana, Z., 1994. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófila. Tesis Doctoral. Centro de Ecología / UACPyP-CCH, U.N.A.M., México. 198 pp.
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama, 1992. Variation in leaf trichomes and nutrients of *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) and its implications for herbivory. **Oecologia** **92**: 405-409.
- Cano-Santana, Z y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. **Ciencias** **41**: 58-68.
- Coley, P. D. 1980. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. **Nature** **284**: 545-546.
- Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a Lowland Tropical Forest. **Ecol. Monogr.** **53**: 209-223.
- Coley, D. P., J. P Bryant, y S. F. III. Chapin. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. **Science** **230**: 895-99.
- Coley, P. D. y M. T. Aide, 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. En: Price, P., T. Lewinsohn, G. Wilson y W. Benson (eds.). **Plant-animal interactions, evolutionary ecology in tropical and temperate regions**. John Wiley & Sons, Inc., N. Y. Pp 25-50.

- Coley, P.D. y J. A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forest. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 27: 305-35.
- Chandra, S. y G. Williams. 1983. Frequency-dependent selection by acridids and others insects. **Coll. Inter. C. N. R. S.** 265: 133-149.
- Chappell, R. y Whitman, P. 1990. Grasshoppers termoregulation. En: Chapman R. y A. Joern. (eds.). **Biology of grasshoppers**. John Wiley & Sons, N.Y. Pp. 143-172.
- Chapman, R. F., 1990. Food selection. En: Chapman R. F. y A. Joern (eds.). **Biology of grasshoppers**. John Wiley & Sons, N.Y. Pp. 39-72.
- Crawley, M. J. 1986. **Plant ecology**. Blackwell Science, U.S. 717 pp.
- Crawley, M. J. 1989. Insect herbivores and plant population dynamics. **Ann. Rev. Entomol.** 34: 531-64.
- De la Cruz, M. y R. Dirzo. 1987. A survey of the standing levels of herbivory in seedlings from a Mexican rain forest. **Biotropica** 19: 98-106.
- Dirzo, R. 1983. Sobre el significado del "co" en co-evolución. **Bol. Soc. Bot. Méx.** 44:91-94.
- Dirzo, R. 1984a. Herbivory: a phytocentric overview. En: Dirzo, R. y J. Sarukhán (eds.). **Perspectives on plant population ecology**. Sinauer, Sunderland, Mass. Pp. 141-165.
- Dirzo, R. 1984b. Insect-plant interactions: some ecophysiological consequences of herbivory. En: Medina, E. A., H. A. Mooney y C. Vázquez-Yañez (eds.). **Physiological ecology of plant in wet tropics**. Dr. Junk Publishers, La Haya. Pp. 209-224.
- Dirzo, R. 1985. The role of the grazing animals. En: Harper, J. L. (ed.). **Studies on plant demography**. Academic Press, Londres. Pp. 343-55.
- Dirzo, R. y J. L. Harper. 1982a. Experimental studies on slug-plant interactions. III. Differences in the acceptability of individuals plants of *Trifolium repens* to slugs and snails. **Journal of Ecology** 70: 101-117.
- Dirzo, R. y J. L. Harper. 1982b. Experimental studies on slug-plant interactions. IV. The performans of cyanogenic and acyanogenic morphs of *Trifolium repens* in the field. **Journal of Ecology** 70: 119-138.
- Dirzo, R. y C. A. Domínguez. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. En: Bullock, S.H., H.A. Mooney y E. Medina (eds.). **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge University Press, N.Y. Pp. 304-325.

- Dudt, J.F. y J. S. Shure. 1994. The influence of light and nutrients on foliar phenolics and insects herbivory. **Ecology** **75**: 86-98.
- Eastop, V. 1981. Coevolution of plant and insects. En: Forey, P. (ed.). **The evolving biosphere**. Cambridge, N.Y. Pp. 179-189.
- Ehrlen, J. 1996. Spatiotemporal variation in predispersal seed predation intensity. **Oecologia** **108**: 708-713.
- Ehrlich, P. R. y D. H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study on coevolution. **Evolution** **18**: 586-608.
- Enciso de la Vega, S., 1979. Las lavas del Pedregal de San Angel. **Ciencia y Desarrollo** **25**: 89-93.
- English-Loeb, G. M. y R. Karban. 1992. Consequences of variation in flowering phenology for seed head herbivory and reproductive success in *Erigeron glaucus* (Compositae). **Oecologia** **89**: 588-595.
- Evans, E. W., C. C. Smith y R. P. Gendron. 1989. Timing of reproduction in prairie legume: seasonal impacts of insects consuming flowers and seeds. **Oecologia** **78**: 220-230.
- Feeny, P. 1976. Plant aparency and chemical defense. **Recent Adv. Phytochem.** **10**:1-40.
- Figueroa, D. 1997. Análisis comparativo de la biología floral de cinco especies de compuestas del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México. 111 pp.
- Filip, V., R. Dirzo, J. M. Maass y J. Sarukhán. 1995. Within-and among-year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican tropical deciduous forest. **Biotropica** **27**: 78-86.
- Fitter, A. y R. Hay. 1987. **Environmental physiology of plants**. Academic Press, N.Y. 423 pp.
- García, E 1964. **Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)**. García, México. 217 pp.
- Hainsworth, F., L. Wolf y T. Mercier. 1984. Pollination and pre-dispersal seed predation: net effects on reproduction and inflorescence characteristics in *Ipomopsis aggregata*. **Oecologia** **63**: 405-409.
- Hagen, K. S., R. H. Dadd y J. Reese, 1984. The food of insects. En: Huffaker, C. B. y R. L. Rabb (eds.). **Ecological entomology**. John Wiley & Sons, N.Y. Pp. 79-112.

- Harper, J. L. 1969. The role of predation in vegetational diversity. **Brookhaven Symposia in Biology 22**: 48-62.
- Harper, J. L., 1977. **Population biology of plants**. Academic Press, N.Y. 892 pp.
- Heinrich, B., 1993. How avian predators constrain caterpillar foraging. En: Stamp N.E. y T. M. Casey (eds.). **Caterpillars, ecological and evolutionary constraints on foraging**. Chapman & Hall, N.Y. Pp. 224-247.
- Hendrix, S. D. 1988. Herbivory in flowers. En: Lovett, J. y L. Lovett (eds). **Plant reproductive ecology. Patterns and Strategies**. Oxford University Press, N.Y. Pp. 246-263.
- Hunter, A.F. y M. Lechowicz. 1992. Foliage quality changes during canopy development of some northern hardwood trees. **Oecologia 89**: 316-323.
- Hunter, M. y P. Price. 1992. Natural variability in plants and animals. En: Hunter, M., T. Ohgushi y P. Price (eds.). **Effects of resource distribution on animal-plant interactions**. Academic Press, N.Y. Pp. 1-12.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. **Ann. Rev. Ecol. Syst. 2**: 465-492.
- Janzen, D. H., 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. **Biotropica 13**: 271-282
- Janzen, D. H., 1993. Caterpillar seasonality in Costa Rica dry forest. En: Stamp N.E., y T. M. Casey (eds.). **Caterpillars, ecological and evolutionary constraints on foraging**. Chapman & Hall, N.Y. Pp. 170-202.
- Janzen, D. H., y P. G. Waterman. 1984. A seasonal census of phenolics, fibre and alkaloids in foliage of forest trees in Costa Rica: some factors influencing their distribution and relation to host selection by Sphingidae and Saturniidae. **Biological Journal of the Linnean Society 21**: 439-454.
- Kursar, T. y P. Coley. 1991. Nitrogen content expansion rate of young leaves of rain forest species: implications for herbivory. **Biotropica 2**: 141-450.
- Lieberman, D. y M. Lieberman. 1984. Causas y consecuencias of synchronous flushin in a dry tropical forest. **Biotropica 16**: 193-201.
- Louda, S. M. y M. Potvin. 1995. Effect of inflorescence-feeding insects on the demography and lifetime fitness of a native plant **Ecology 76**: 229-245.
- Mattson, W. J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. **Annu. Rev. Syst. 11**: 119-161.

- McKenzie, H. A. y H. S. Wallace. 1954. The Kjeldahl determination of nitrogen; a critical study of digestion conditions temperature, catalyst and oxidizing agent. **Aust. J. Chem.** 7: 55-70.
- McNaughton, S. J. 1983. Physiological and ecological implications of herbivory. En: Lange, O. L., C. B. Osmond, P. S. Nobel y H. Ziegler (eds.). **Encyclopedia of plant physiology Vol 12: Functional responses to the chemical and biological environment.** Springer-Verlag, N.Y. Pp. 657-77.
- McNeill, S. y Southwood. T. R. 1978. The role of nitrogen in the development of insect/plant relationships. En: Harborne, J. B. (ed.) **Biochemical aspects of plants and animal coevolution.** Academic Press, Londres. Pp. 77-98.
- Meave, J., J. Carabias, V. Arriaga y A. Valiente-Banuet. 1994. Observaciones fenológicas. En: Rojo, A.(comp.). **Reserva ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo.** U.N.A.M., México. Pp. 91-106.
- Mendoza, C. y E. Tovar. 1996. Ecología de forrajeo de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) en la Reserva del Pedregal de San Ángel, D. F. México. Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias, U.N.A.M., México. 97 pp.
- Molau, U., B. Eriksen y J. T. Knudsen. 1989. Predispersal seed predation in *Bartsia alpina*. **Oecologia** 81: 181-185.
- Montllor, C. B. y E. Bernays, 1993. Invertebrate predators and caterpillar foraging. En: Stamp N.E., y T. M. Casey (eds.). **Caterpillars, ecological and evolutionary constraints on foraging.** Chapman & Hall, N.Y. Pp. 170-202.
- Murali, K. S. y R. Sukumar. 1993. Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, southern India. **Oecologia** 94: 114-119.
- Oyama, K., Z. Cano-Santana y S. Careaga. 1994. Estudios sobre la interacción herbívoro-planta en el Pedregal de San Angel, D. F. En: Rojo, A. (comp.). **Reserva ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo.** U.N.A.M., México. Pp. 301-12.
- Poorter, H. y M. Bergkotte. 1992. Composition of 24 wild species differing in relative growth rate. **Plant Cell Environ** 15: 221-229.
- Rhoades, D. F. 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. En: Rosenthal, G. y D. H. Janzen (eds.). **Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites.** Academic Press, N. Y. Pp. 3-54.
- Rhoades, D. F. y R. G. Cates. 1976. A general theory of plant antiherbivore chemistry. **Recent Adv. Phytochem.** 10: 168-213.

- Rios-Casanova, L. 1993. Análisis espacial y temporal de la comunidad de artrópodos epífitos del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias, U.N.A.M., México. 73 pp.
- Ronald, W. 1993. En: Stamp N.E., y T. M. Casey (eds.). **Caterpillars, ecological and evolutionary constraints on foraging**. Chapman & Hall, N.Y. Pp. 202-225.
- Rowell, C.H. 1985. The feeding biology of a species-rich genus of a rainforest grasshoppers. (*Rachicreaga*, Orthoptera: Acrididae). I. Food plant use and food plant acceptance, **Oecologia** 68: 87-98.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (D.F., México). **An. Esc. Cien. Biol. I.P.N. Méx.** 8: 59-129.
- Schupp, E. 1986. *Azteca* protection of *Cecropia*: Ant occupation benefits juvenile trees. **Oecologia** 70: 379-385.
- Scriber, J. M. y P. Feeny. 1979. Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and to the growth form of their food plants. **Ecology** 60: 829-850.
- Scriber, J. M. y F. Slansky, Jr. 1981. The nutritional ecology of immature insects. **Ann. Rev. Entomol.** 26: 183-211.
- Simpson, S.J., 1990. The pattern of feeding. En: Chapman, R. F. y A. Joern (eds.). **Biology of grasshoppers**. John Wiley & Sons, N.Y. Pp. 73-104.
- Slansky, F., Jr. 1993. Nutritional Ecology. En: Stamp N.E., y T. M. Casey (eds.). **Caterpillars, ecological and evolutionary constraints on foraging**. Chapman & Hall, N.Y. Pp. 29-91.
- Slansky, F., Jr. y P. Feeny. 1977. Stabilization of the rate of nitrogen accumulation by larvae of the cabbage butterfly on wild and cultivated food plants. **Ecol. Monogr.** 47: 209-228.
- Soberón, J., M. C. Rosas y G. Jiménez. 1991. Ecología hipotética de la Reserva del Pedregal de San Ángel. **Ciencia y Desarrollo** 99: 25-38.
- Stamp, N. y M. Bowers. 1990. Variation in food quality and temperature constrain foraging of gregarious caterpillars. **Ecology** 3: 1031-1039.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate and ultimate functions. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 12: 253-279.
- Strauss, S., J. K. Conner y S. L. Rush, 1996. Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness to pollinators: implications for male and female plant fitness. **Am. Nat.** 147: 1098-1107.

- Strong, D. R., J.H. Lawton y R. Southwood. 1984. **Insects on plants. Community patterns and mechanisms.** Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Tabasnhnik, B.E. y Slansky, J. 1987. Nutritional ecology of forb foliage-chewing insects. En: Slansky, J. y J. G. Rodríguez (eds.). **Nutritional ecology of insects, mites, spiders and related invertebrates.** Wiley, N.Y. pp. 71-103.
- Taiz, S. y P. Zeiger. **Plant physiology.** Academic Press. N.Y. 732 pp.
- Tanaka, L. K. y S. K. Tanaka. 1982. Rainfall and seasonal changes in arthropods abundance on a tropical Oceanic Island. **Biotropica 14:** 114-123.
- Technicon Industrial Systems (TIS). 1977a. Industrial Method No. 334-74 W/B. Individual simultaneous determination of nitrogen and / or phosphorus in BD acid digest.
- Technicon Industrial Systems (TIS). 1977b. Industrial Method No. 369-75 A/B. Digestion and sample preparation for the analysis of total Kjeldhal nitrogen and / or total phosphorus in food and agricultural products using the Technicon BD-20 block digester.
- Valiente-Banuet, A. y E. de Luna. 1990. Una lista florística actualizada para la Reserva del Pedregal de San Angel, México, D.F. **Acta Bot. Mex. 9:** 13-30.
- Waldbauer, G. P. y S. Friedman. 1991. Self-selection of optimal diets by insects. **Annu. Rev. Entomol. 36:** 43-63.
- Weseloh, R. M. 1993. Potential effects on parasitoids on the evolution of caterpillars foraging behavior. En: Stamp N.E., y T. M. Casey (eds). **Caterpillars, ecological and evolutionary constraints on foraging.** Chapman & Hall, N.Y. Pp. 203-223.
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: why?. **Ann. Rev. Ecol. Syst 19:** 1-18.
- Zar, J. H. 1974. **Biostatistical analysis.** Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J 718 pp.
- Zimmerman, M. 1980. Reproduction in *Polenium*: predispersal seed predation. **Ecology 61:** 502-506.