



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

FUERZAS ASCENDENTES Y PRODUCTIVIDAD
SECUNDARIA EN *Neoscona oaxacensis* (ARANEAE:
ARANEIDAE) EN LA RESERVA ECOLOGICA DEL
PEDREGAL DE SAN ANGEL, D. F. (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

RAMON CECAIRA RICOY



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTOR DE TESIS: DR. ZENON CANO SANTANA

2004



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



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

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: "Fuerzas ascendentes y productividad secundaria en Neoscona oaxacensis (Araneae: Araneidae) en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Angel, D.F. (México)."

realizado por Ramón Cecaíra Ricoy

con número de cuenta 9854365-8 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Zenón Cano Santana.

Propietario

Dr. Julio Campo Alves.

Propietario

Dr. Francisco Javier Alvarez Sánchez.

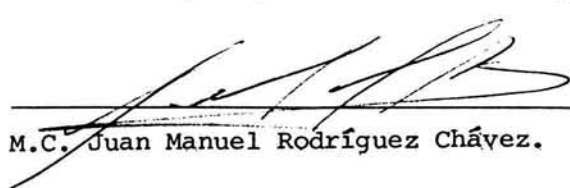
Suplente

Dra. María Teresa Valverde Valdez.

Suplente

Dr. Luis Zambrano González.

Consejo Departamental de Biología


M.C. Juan Manuel Rodríguez Chávez.

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIVERSIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA



A todos los maestros del pasado, del presente y de siempre

Aprender el camino del Buda es aprender sobre uno mismo, aprender sobre uno mismo
es olvidarse de uno mismo. Dogen.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres, Ramón y Rebeca por su amor y apoyo.

A Lila, Fernando, Olish y el Cheto, mis queridos hermanos, uno especial al Fer por su colaboración en el campo.

A Zenón por toda su dedicación, entrega, apoyo y sobre todo paciencia para la realización de esta tesis. Gracias amiguito.

A Julio Campo, Tere Valverde, Javier Álvarez y Luis Zambrano, les agradezco sus atinados comentarios para mejorar la tesis.

Una mención especial al tío Uli y a bebé Cecy, todo comienza, todo acaba.

A Marcos, Fernando, Dana, Poncho e Iván, por su valiosísima ayuda en el campo.

A mi querida Dana por toda su ayuda, moral y laboral...por su paciencia.

A Yuriana y Osvaldo del Lab. de Ecología por su ayuda en la identificación de las plantas.

A todos mis cuates que con sus platicas y compañías me ayudaron a seguir adelante en la carrera. A Coa, Rafagas, Marcos, Vania, Eulauris, Dana, Fernando "raya", Shantanu, y Pablo.

A la Doctora Li. Gracias infinitas. Amor con amor se paga.

A Margarita Puente y todo el personal del Lab. de Calor Ondas y Fluidos de la Fac. de Ciencias, por su valiosa ayuda en la realización de las mediciones calorimétricas.

A la "bandera" del Lab. de Ecología por su apoyo y disposición para ayudar...Marcos, Silvia, Lalo, Paty, Irene y los que me faltan.

A los compas y profes del taller de Ecología y Restauración les agradezco su compañía y enseñanza. Consuelo, Silvia, Dr. Jorge "Raunkaier", Zenón. Gracias Tere por tu entusiasmo.

Al Pedregal de San Ángel por su sabiduría brindada.

Al Dr. Mariano Rivera...salud.

A toda mi tribu, La Rebe, Tere, AnaLaura, Miguel, Uli, Pollo, Alesio.

A Paz, Paty M. y mi abuela Beka.

Los viejos amigos Diego, Oliver y Mehdi.

ÍNDICE

	Página
Resumen	1
CAPITULO I – INTRODUCCIÓN	
1.1. Ecología energética, productividad secundaria y arañas	3
1.2. Redes tróficas y fuerzas ascendentes y descendentes	7
1.3. Justificación	10
1.4. Objetivos e hipótesis	12
CAPITULO II – MÉTODOS	
2.1. Sitio de estudio	14
2.2. Especie de estudio	17
2.3. Materiales y métodos	
2.3.1. Estructura de la vegetación y cobertura relativa	20
2.3.2. Muestreo de arañas	20
2.3.3. Determinaciones calóricas	21
2.3.4. Productividad secundaria	21
2.3.5. Análisis estadístico	22
CAPITULO III – RESULTADOS	
3.1. Estructura de la vegetación	23
3.2. Densidad de arañas	26
3.3. Biomasa de las arañas	28
3.4. Biomasa de arañas por unidad de área	28
3.5. Contenido energético y productividad secundaria	30
CAPITULO IV – DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	
4.1. Estructura de la vegetación y cobertura relativa	32
4.2. Productividad secundaria	33
4.3. Limitaciones del estudio y perspectivas	38
LITERATURA CITADA	43
APENDICE 1	52
APENDICE 2	58

Cecaira-Ricoy, R. 2004. Fuerzas ascendentes y productividad secundaria en *Neoscona oaxacensis* (Araneae: Araneidae) en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 60 pp.

RESUMEN

En este trabajo se cuantificó la productividad secundaria de *Neoscona oaxacensis* (Araneae: Araneidae) en dos tipos de sitios con vegetación contrastante en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, México. Se intentó probar la hipótesis de que la productividad secundaria sería afectada por fuerzas de tipo ascendente (“bottom-up”); ésta se basa en la idea de que en los sitios perturbados con baja diversidad vegetal y dominados por el pasto con alto contenido en nutrientes, *Pennisetum clandestinum*, existe un efecto positivo sobre la productividad de insectos herbívoros y, por ende, sobre la productividad de depredadores, entre los cuales domina la araña *N. oaxacensis*. En contraste, se predice una baja productividad secundaria para los sitios conservados con alta diversidad vegetal y dominados por el poco apetecible pasto *Muhlenbergia robusta*. De julio a noviembre de 2001 se hicieron semanalmente muestreos de arañas en tres sitios de cada tipo, registrando la densidad y talla corporal de las arañas. Se transformaron los datos de talla corporal a peso seco; se midió el contenido calórico de sus cuerpos con una bomba calorimétrica y se calculó la productividad secundaria con la ecuación de Wiegert. En agosto de 2002 se analizó la estructura de la vegetación de ambos tipos de sitios para cuantificar su composición y cobertura relativa. En los sitios perturbados se registraron nueve especies vegetales, en tanto que en los conservados se registraron 20 especies. Los valores del índice de similitud de Sørensen (*IS*) corroboran que existe un mayor parecido entre sitios del mismo tipo de vegetación. Los *IS* entre sitios del mismo tipo variaron de 0.31 a 0.49 en los sitios conservados, y de 0.09 a 0.50 en los sitios perturbados. En contraste, los *IS* entre sitios de distinto tipo variaron de 0 a 0.11. Se corroboró que la especie dominante en los

sitios perturbados fue *P. clandestinum* con una cobertura relativa promedio de 83.6%; asimismo, en los sitios conservados dominó *M. robusta*, con una cobertura relativa promedio de 49.6%. Para la mayoría de las fechas de registro (cada semana), la densidad, el peso por individuo y el peso por unidad de área de las arañas, que son los componentes de la productividad secundaria, tuvieron valores significativamente mayores en los sitios perturbados respecto a los valores obtenidos en los sitios conservados. El contenido energético de las arañas en los sitios conservados fue de 28.92 kJ g^{-1} , mientras que en los perturbados fue de 28.42 kJ g^{-1} . La productividad secundaria en los sitios conservados fue de $0.84 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ($29.32 \text{ mg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) y en los perturbados de $2.22 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ($79.91 \text{ mg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$). Los resultados sugieren que la productividad secundaria diferencial registrada entre sitios es impulsada por un efecto de tipo ascendente. Otros factores que pueden determinar esta fuerza son: el tipo de sustrato que impacta directamente en la heterogeneidad espacial, la diversidad en la vegetación, las diferencias nutricionales entre ambas especies de pastos dominantes, la cantidad y calidad de los herbívoros y las diferencias en la facilidad de ataque por parte de los herbívoros hacia las plantas.

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Ecología energética, productividad secundaria y arañas

La energía es necesaria para el funcionamiento de todos los seres vivos. Sin energía disponible un organismo morirá al ser incapaz de activar los procesos metabólicos elementales. Vista desde cualquier nivel de organización de la vida, la energía es un componente vital. Esto es una realidad tanto para los individuos como para los ecosistemas, todos los cuales sólo pueden funcionar debido a que la energía ingresa, se transforma y fluye a través de ellos.

El sol representa la fuente principal de obtención de energía en nuestro planeta. La radiación electromagnética solar es capturada por las moléculas de clorofila en las plantas para poder reducir dióxido de carbono a carbohidratos y otros compuestos útiles. Estos compuestos orgánicos constituyen la base que sustenta la vida de todos los demás organismos. Las plantas, al poseer la capacidad de convertir elementos inorgánicos a compuestos orgánicos, se les considera como *productores primarios*, constituyendo la base (v. gr., el primer nivel) de la pirámide trófica. Todas las especies de organismos que se alimentan de las plantas constituyen el nivel de los *consumidores primarios* (v. gr., el segundo nivel de la pirámide trófica); a su vez, los organismos que se alimentan de los consumidores primarios se denominan *consumidores secundarios* (v. gr., el tercer nivel de dicha pirámide). Si existiese otro grupo de organismos alimentándose del grupo anterior se constituiría un nivel más, y así sucesivamente. En este modelo los omnívoros repartirán sus actividades alimentarias en el nivel trófico correspondiente (v. gr., 70% de actividad trófica como herbívoro y 30% como depredador; Ulanowicz, 1995). Es así como podemos ver que la energía pasa en forma de alimento de un organismo a otro.

El enfoque energético sobre el funcionamiento de las comunidades y ecosistemas se comenzó a desarrollar con los trabajos de Elton (1927) y Lindeman (1942). El primero introdujo el concepto de pirámide trófica a la ecología, resaltando la importancia del flujo de la energía alimenticia desde los productores hasta los consumidores. Lindeman (1942), por su parte, resaltó el aspecto funcional o trófico dinámico de los ecosistemas, argumentando que cada nivel trófico es un compartimiento por el cual entra y sale energía. A partir de estas ideas, se comienza a vislumbrar la posibilidad de cuantificar y seguir el curso de la energía a través del ecosistema. Durante varios años las aportaciones de muchos investigadores lograron grandes avances en este sentido. Todo este cúmulo de conocimientos, teorías y metodologías específicas consolidaron una nueva rama de la ecología: la *Ecología Energética*, la cual estudia la transferencia de energía a través de los distintos niveles tróficos (Petrusewicz y Macfadyen, 1970).

La dinámica energética de un ecosistema está regida por la primera y la segunda ley de la termodinámica (Phillipson, 1981), según se discuten a continuación. El principio de conservación de la energía o primera ley de la termodinámica sostiene que *la energía no se crea ni se destruye, sólo se transforma*. En este sentido, podemos tomar como ejemplo la energía solar que es de tipo lumínica; parte de esta radiación es captada por las plantas y almacenada en forma de carbohidratos (esto es, energía química). Asimismo, como consecuencia de la respiración de las plantas, sólo una parte de esta energía química es liberada en forma de calor, produciéndose una transformación de energía lumínica a energía química y, por último, a energía calorífica. La segunda ley de la termodinámica, por su parte, establece que *ninguna transformación energética es cien por ciento eficiente*. Así, durante cualquier cambio químico o físico, una cierta cantidad de energía se modifica a una forma aleatoria y desordenada llamada entropía, que ya no está disponible para realizar

trabajo (Smith y Wood, 1991). Para ejemplificar este concepto se puede analizar el estudio hecho en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (Cano-Santana, 1994), en donde se cuantificó la productividad primaria neta área que resulto ser de $11885 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, mientras que la productividad secundaria del chapulín *Sphenarium purpurascens*, el herbívoro más importante de la reserva, fue de sólo $20.1 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, lo que muestra que de un 100% de la energía anual fijada por las plantas, sólo un 0.16% fue fijado por los chapulines como productividad secundaria. Se espera que otra fracción más pequeña haya sido consumida por otros consumidores primarios. El resto permanece como energía no removida y heces, o bien, se disipa como calor durante la respiración.

En este sentido, también se registra que del total de la radiación incidente en un área de la tierra, sólo una fracción pequeña (del 1 al 5%) es captada por las plantas y convertida a energía química, mientras que la mayor parte es absorbida por la atmósfera en forma de calor como consecuencia de la respiración de las plantas (del 95 al 99%) (Phillipson, 1981).

Para medir la cantidad de energía se utilizan dos unidades, la *caloría* y el *joule* (también llamado *julio*). La *caloría* (cal) se define como la energía necesaria para elevar la temperatura de un gramo de agua en un grado centígrado (de 14.5° a 15.5°C), mientras que el *joule* (J) es la energía necesaria para elevar un gramo de masa en un centímetro de altura en contra de la fuerza de gravedad (Blatt, 1989). Una *caloría* equivale a 4.184 joules.

Para medir la aportación energética de los organismos a cualquier nivel dentro del sistema se calcula la *producción*, es decir la cantidad de energía o biomasa fijada por los organismos por unidad de área. Ahora bien, si se quiere conocer el cambio en la producción a través del tiempo, cuestión muy deseable para poder acceder al aspecto dinámico de los patrones energéticos, es necesario calcular la *productividad*, es decir, la tasa de fijación de

energía o biomasa en los organismos autótrofos u heterótrofos en un periodo de tiempo por unidad de área.

La *productividad secundaria* denota la tasa de fijación de energía o biomasa en tejidos corporales de organismos heterótrofos en un periodo de tiempo por unidad de área (Golley, 1968). Como ya se mencionó, del total de la energía disponible en un nivel trófico sólo una fracción será utilizada para producción, ya que el destino de la energía de un organismo o nivel trófico se usa en muchos rubros, como desperdicio, respiración y heces. (Fig. 1; Petrusewicz y Macfadyen, 1970).



Figura 1. Esquema del flujo de energía a través de un nivel trófico o población de consumidores.

Las arañas representan un grupo muy importante de depredadores tanto por su abundancia y amplia distribución en casi todos los ecosistemas terrestres, por lo cual pueden considerarse como “organismo modelo” en cualquier acercamiento al estudio del funcionamiento de los mismos (Wise, 1984). Son escasos los estudios realizados sobre productividad secundaria en poblaciones de arañas. Los pocos trabajos realizados muestran los siguientes valores de productividad secundaria: $0.035 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en *Pardosa palustris* (Lycosidae) (Linnaeus) (Stelgen, 1975), $0.13 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en *Geolycosa godeffroyi* (Lycosidae) (L. Kock) (Humphreys, 1978), $0.30 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en *Pardosa lugubris* (Lycosidae) (Walckenaer) (Edgar, 1971), $0.35 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en diversas arañas (Moulder y

Reichle, 1972) y $2.26 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en Lycosidae (Van Hook, 1971) (ver Tabla 8, p. 36). En México, los estudios sobre este tema están ausentes.

1.2. Redes tróficas y fuerzas ascendentes y descendentes

El modelo de redes tróficas surge con la necesidad de explicar el intrincado funcionamiento e interconexión existente entre las especies de un ecosistema. La red trófica se define como el conjunto de interacciones consumidor-recursos entre un grupo de organismos (Pimm, 1982).

Las especies o grupos de especies agrupadas en niveles tróficos interactúan comiendo o sirviendo de alimento a otros niveles tróficos, muchas veces teniendo múltiples relaciones tróficas con otras especies del mismo nivel, de los adyacentes o los no adyacentes, generando de esta manera una topografía parecida a la de una red tridimensional de una araña, en donde cada punto de unión es una especie y los hilos conectores son las relaciones tróficas existentes con otros puntos de unión. Queda claro a partir de esta analogía que “desenmarañar la red” resulta una labor sumamente complicada desde el punto de vista teórico y metodológico (Power, 1992; Wise, 1993; Ulanowicz, 1995). Ahora bien, el enfoque de productividad al interior de las redes tróficas permite investigar acerca de la contribución relativa de cada especie en la facilitación del flujo de energía a través del ecosistema (Phillipson, 1981). Varios factores interactúan entre sí modificando los valores de la productividad y, a su vez, afectando la dinámica y estructura ecosistémica; entre éstos se encuentran la heterogeneidad de hábitat, el tipo de sucesión, la regularidad y el tipo de disturbios, la estructura de edades, la conducta adaptativa y flexible de las especies, la estructura de la comunidad vegetal, las tasas de herbivoría, las tasas de reciclaje de nutrientes, y las características metabólicas de los organismos, entre muchos

otros (Mc Naughton *et al.*, 1988; Berendse y Elberse, 1990; Wedin y Tilman, 1990; De Angelis, 1992; Hobbie, 1992; Wilson y Agnew, 1992; Persson *et al.*, 1996).

Las interacciones que se generan entre los mismos niveles tróficos y los inmediatos se reconocen como interacciones directas, tales como la herbivoría, la depredación, el mutualismo y la competencia (Wise, 1993); por otro lado, las interacciones indirectas se presentan cuando una población afecta a otra la cual no está en el mismo nivel trófico ni en el adyacente.

Dos fuerzas que pueden presentar efectos indirectos son las fuerzas descendentes (“top-down”) y ascendentes (“bottom-up”). Las fuerzas ascendentes son aquellas que ejercen las plantas y los recursos que ellas toman sobre los herbívoros y los depredadores, mientras que las fuerzas descendentes son las que los depredadores ejercen sobre los niveles tróficos inferiores (Power, 1992).

Podemos mencionar como ejemplos de fuerzas ascendentes los resultados de los estudios realizados con arañas de marismas, las cuales aumentaron su densidad al incrementar la productividad primaria (Vince *et al.*, 1981; Döbel, 1987). Asimismo, en muchos otros estudios se registra una mayor densidad de arañas en sitios con una alta cantidad de presas (Duffey y Green, 1975; Jocque, 1981; Uetz *et al.*, 1982; Rypstra, 1983, 1985; Greenstone, 1984; Benton y Uetz, 1986; Polis y Hurd, 1996).

Las fuerzas descendentes también son muy importantes. En particular, en ecosistemas con tres niveles tróficos en donde los consumidores secundarios (depredadores) liberan a las plantas de las presiones por herbivoría al reducir las densidades de los mismos, permitiendo de esta manera un incremento en la productividad primaria neta. Algunos experimentos de campo apuntan que ciertas especies de arañas pueden

beneficiar al primer nivel trófico, al liberarlo de la presión que ejercen los herbívoros (Andrzejewska *et al.*, 1967; Louda, 1982; Spiller y Schoener, 1988, 1990a, b).

Hasta el momento, se sabe que en los sistemas naturales el impacto de las fuerzas ascendentes y descendentes depende de la interacción de varios factores bióticos y abióticos en conjunción con la variabilidad espacio temporal (Hunter, 2001). Entre éstos factores podemos mencionar la variabilidad de las interacciones al interior de los niveles tróficos, la estructura de edades, los refugios físicos, la resistencia de las plantas a la herbivoría, la heterogeneidad espacio-temporal (Persson *et al.*, 1994; De Angelis, 1994), los niveles de productividad primaria, el número de niveles tróficos (Hairston *et al.*, 1960; Oksanen *et al.*, 1981; Oksanen, 1992, 2000; Forker y Hunter, 2000), el grado de conectancia existente entre niveles tróficos (Strong, 1992), la conducta de los depredadores y de las presas (Chase, 1999a, b; Beckerman *et al.*, 1997; Schmitz, 1998; Schmitz *et al.*, 1997; Zwölfer y Völkl, 1997), los patrones de historias de vida de los herbívoros (Price y Hunter, 1995; Denno y Peterson, 2000; Forkner y Hunter, 2000), los hiperparásitos (Hunter, 2001) y el tipo de sistema en cuestión, es decir, si se trata de un ecosistema terrestre o acuático (Hunter y Price, 1992; Hunter *et al.*, 1997).

Algunos estudios de campo han demostrado que las fuerzas ascendentes y descendentes actúan simultáneamente, por lo cual se dice que el funcionamiento de un ecosistema es de tipo “serpientes y escaleras” (Hunter y Price, 1992). En un estudio realizado en marismas se incrementó la productividad primaria al adicionar fertilizante, lo que trajo como consecuencia un aumento en la biomasa del herbívoro *Prokelisia marginata* así como de las arañas pertenecientes a las familias Linyphiidae, Dictynnidae, Lycosidae y Clubionidae; así mismo, se encontró evidencia de que al aumentar la biomasa de arañas, éstas ejercían una mayor presión de depredación (Vince *et al.*, 1981).

Un enfoque ampliamente aceptado es que las plantas, al ser el vínculo clave en la transformación de la energía, proveen de la misma a todas las demás especies de consumidores, formando un “templete verde” (Hunter y Pice, 1992) a partir del cual se sostienen todas las demás interacciones del ecosistema. Así, el nivel trófico basal presenta un efecto ascendente que siempre afecta a los niveles tróficos superiores, los cuales pueden o no ejercer un efecto de tipo descendente (Hunter y Pice, 1992; Roininen *et al.*, 1996; Stiling y Rossi, 1997). En los ecosistemas terrestres se cree que este “templete verde” tiene aún más fuerza debido al papel central que desempeña la vegetación como hábitat de los herbívoros (Hunter y Price, 1992), a la estrecha conexión evolutiva entre herbívoros y plantas, y a la mayor resistencia de las plantas terrestres a la herbivoría (Chase, 2000).

1.3. Justificación

La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel representa uno de los últimos reductos del ecosistema que surgió a partir de la erupción del volcán Xitle ocurrida hace alrededor de 2000 años (Cano-Santana y Meave, 1996), dando lugar a un ecosistema altamente heterogéneo donde confluyeron flora y fauna de la regiones biogeográficas neártica y neotropical (Alvarez *et al.*, 1982). Con el crecimiento desmedido de la Ciudad de México en el siglo pasado, este ecosistema se fue fragmentando en pequeñas porciones, una de las cuales quedó acotada al espacio de Ciudad Universitaria, declarada como reserva en 1983.

Dentro de la Reserva, la población de arañas de la especie *Neoscona oaxacensis* Keyserling (Araneae: Araneidae) parece ser un depredador muy importante dadas las densidades que presenta durante la época de lluvias (Ibarra, 1979; Martínez-Jasso, 2002). Su principal recurso alimenticio lo constituye el chapulín *Sphenarium purpurascens* Charpentier (Orthoptera: Pyrgomorphidae) (Martínez-Jasso, 2002), cuya población

representa poco más del 95% de la biomasa de artrópodos epífitos de la Reserva durante la temporada de lluvias (Rios-Casanova, 1993), por lo cual se puede sugerir que *N. oaxacensis* constituye una fuerza controladora de la población de este herbívoro.

Estudios realizados sobre *N. oaxacensis* en dos tipos de sitios contrastantes, uno localizado en zonas conservadas del interior de la reserva donde domina *Muhlenbergia robusta* Hitchc. (Gramineae) y otro en el borde de los caminos, rellenos de basura y cascajo que atraviesan la zona poniente de la Reserva donde domina el pasto introducido *Pennisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov. (Gramineae), muestran que las arañas que habitan las zonas de pasto introducido tienen significativamente mayor tamaño corporal y mayor densidad que en las zonas del interior de la reserva (Martínez-Jasso, 2002). Esto puede estar asociado a que la densidad y el tamaño corporal de *Sphenarium purpurascens* pueden ser más altos en los sitios dominados por *P. clandestinum*. Castellanos-Vargas (2001), por ejemplo, encontró que en estos sitios las ootecas (*i.e.*, las agregaciones de huevos) de *S. purpurascens* tienen más huevos y los huevos son más grandes que en las zonas conservadas. *Pennisetum clandestinum* constituye un alimento apetecible para este insecto desde sus primeros estadios ninfales (Castellanos-Vargas, 2001) y es considerado como un pasto altamente nutritivo por su bajo contenido de sílice, su gran cantidad de fibra y su alto contenido de nitrógeno (3%), fósforo (0.28%) y calcio (0.42%) (Fulkerson *et al.*, 1998). Se ha reportado que el nitrógeno constituye el elemento limitante más común de la productividad primaria en ecosistemas terrestres templados (Vitousek y Howarth, 1991) y es posiblemente un factor determinante de los gradientes de productividad de herbívoros terrestres, tales como los ortópteros y los homópteros (Mattson, 1980; White, 1984; Ritchie y Tillman, 1993; Ritchie y Olf, 1999; Ritchie, 2000).

En contraste, *M. robusta* presenta un alto contenido de sílice (Castellanos-Vargas, 2001) y un contenido energético relativamente bajo (17.9 kJ/g; Cano-Santana, 1994).

Es posible que el alto valor nutricional de *P. clandestinum*, así como la alta dominancia de este pasto en los sitios perturbados, propicie un mejor desempeño de los herbívoros, en particular los chapulines, lo cual posiblemente se refleja en un mayor crecimiento corporal (Martínez-Jasso, 2002) así como un incremento en los tamaños de las ootecas (Castellanos-Vargas, 2001), todo lo cual puede incrementar la productividad secundaria de las arañas.

Estos efectos ascendentes de los productores primarios hacia los consumidores primarios podrían continuarse hacia los consumidores secundarios, en este caso las arañas. En este trabajo se aborda precisamente este tema, como se detalla a continuación.

1.4. Objetivos e hipótesis

El objetivo general de este trabajo es determinar la productividad secundaria en términos de biomasa y energía, de la población de *N. oaxacensis* en dos sitios contrastantes por su estado de conservación y dominancia florística de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, así como probar que las posibles diferencias en la productividad secundaria están muy estrechamente relacionadas a un efecto de tipo ascendente (“bottom-up”).

Los objetivos particulares derivados de dicha pregunta central son:

1. Conocer la variación temporal en la densidad de las arañas de esta especie.
2. Conocer la variación temporal de la biomasa por unidad de superficie de *N. oaxacensis* en los dos sitios contrastantes.
3. Conocer el patrón temporal de crecimiento corporal de estas arañas en ambos tipos de sitios.

4. Determinar el contenido energético de los cuerpos de *N. oaxacensis*.
5. Comparar la estructura de la vegetación entre ambos tipos de sitios.

En este estudio se predice que, debido a la existencia de una mayor calidad de recursos para los herbívoros, en particular para los chapulines, en los sitios perturbados dominados por *P. clandestinum* que en los sitios conservados donde domina *M. robusta*, la productividad secundaria de *N. oaxacensis* será mayor en los sitios dominados por *P. clandestinum*, mediante un posible efecto de fuerzas ascendentes mediado en buena parte por una mayor calidad y cantidad de chapulines *Sphenarium purpurascens* en este tipo de sitios.

II. MÉTODOS

2.1. Sitio de estudio

El presente trabajo se llevó a cabo en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel enclavada en la Ciudad de México dentro del *campus* principal de la Universidad Nacional Autónoma de México (19° 17' N, 99° 11' O, 2250-2600 m s.n.m). El clima del sitio de acuerdo al sistema de Köppen modificado por García (1964) corresponde a un templado subhúmedo con régimen de lluvias en verano, Cb(w₁)(w) (Soberón *et al.*, 1982). La temperatura media anual es de 16.1°C con oscilaciones térmicas que van desde los -5°C hasta los 33°C (Camacho *et al.*, 1993b, c, d). Las temperaturas más elevadas se registran de abril a agosto (Camacho *et al.*, 1993c) La precipitación media anual es de 835.2 mm con una variación que va de los 610 a los 1125 mm (Camacho *et al.*, 1993a). Se presentan dos estaciones muy marcadas al año: una seca de noviembre a mayo y una de lluvias de junio a octubre (Rzedowski, 1954), registándose en junio, julio y agosto los niveles más altos de precipitación (Camacho *et al.*, 1993a).

De manera general podemos mencionar que el suelo es escaso y de poca profundidad, no se reconocen horizontes edafológicos, y se ha sugerido que su acumulación es desigual (Rzedowski, 1954; Cano-Santana y Meave, 1996), siendo mayor en ciertas zonas con presencia de grietas y hoyos, y menor en los sitios con planchas más o menos planas de basalto. La presencia de gran cantidad de fisuras, grietas, hoyos y hondonadas generan una topografía bastante irregular (Álvarez *et al.*, 1982). Su suelo es de tipo arenoso-limoso, ligeramente ácido (pH 6), con alta acumulación de materia orgánica, donde abunda el calcio y el potasio (Schmitter, 1954); además, se registra una baja concentración de nitrógeno y fósforo aprovechable (Rzedowski, 1954).

La vegetación de la Reserva corresponde a un matorral xerófilo donde domina un matorral de *Senecio praecox* (Rzedowski, 1954) establecido en el límite más bajo del derrame volcánico. En las zonas conservadas la comunidad vegetal está dominada por *Verbesina virgata* Cav. (Compositae), *Muhlenbergia robusta* Hitchc. (Gramineae), *Buddleia cordata* H.B.K (Loganiaceae), *Dahlia coccinea* Cav. (Compositae), *Echeveria gibbiflora* DC. (Crassulaceae), *Manfreda brachystachya* (Cav.) Rose (Amaryllidaceae), *Senecio praecox* DC. (Compositae) y *Cissus sicyoides* L. (Vitaceae) (Cano-Santana, 1994). Los sitios perturbados, por su parte, están ubicados en los bordes de algunos caminos que cruzan la zona poniente de la Reserva, que antes de 1983 se usaron como tiraderos de basura y cascajo. En estos se registra la dominancia del pasto introducido *Pennisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov (Poaceae), así como *Mirabilis jalapa* L. (Nyctaginaceae) en menor medida .

Se seleccionaron seis sitios de estudio permanentes de 24 × 36 m, tres al interior de la Reserva en zonas donde predomina una topografía plana, asentada sobre planchas de basalto. En estos sitios se registra un suelo de tipo migajón-arenoso con una estructura poco desarrollada, con la presencia de algunos agregados subángulares, pequeños y frágiles; la concentración de materia orgánica es de 15%, la humedad edáfica de 15% y el porcentaje de limos de 25.5% (Castellanos-Vargas, 2001). En estos sitios predominan las plantas herbáceas y arbustivas sobre los estratos arbóreos (Cano-Santana, 1994), como es el caso del zacatón, *Muhlenbergia robusta*.

Muhlenbergia robusta es una gramínea perenne con un intervalo de distribución altitudinal que va de los 2250 a los 3200 m s.n.m, y se distribuye desde Nayarit y San Luis Potosí hasta Guatemala (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2001). Se asocia a vegetación de tipo pastizal, matorral, y bosque de pino-encino (Calderón de Rzedowski y

Rzedowski, 2001). Dentro de la Reserva, su mayor actividad vegetativa se desarrolla durante la época de lluvias y su floración se registra en junio, julio y agosto (César-García, 2002).

Los tres sitios restantes se ubicaron en los bordes de los caminos de la Reserva, en donde se registra un suelo de tipo migajón arenoso, con una estructura débilmente desarrollada con presencia de agregados poliédricos de caras planas, paredes muy finas y delicadas (Castellanos-Vargas, 2001). La concentración de materia orgánica es de 13%, la humedad edáfica de 11% y el porcentaje de limos es de 20% (Castellanos-Vargas, 2001). En estos sitios se observa una topografía casi plana con presencia de algunos promontorios no mayores de un metro (obs. pers.); algunos elementos arbóreos aislados están presentes y se registra un desarrollo muy conspicuo del pasto introducido *Pennisetum clandestinum*.

El quicuyo, *P. clandestinum*, es una gramínea perenne, rastrera y cespitosa, cuya reproducción se basa en estolones, rizomas e inflorescencias (Ackerman, 1983). Nativa de África, esta especie introducida se utiliza en diversas partes de la República Mexicana y Sudamérica para fines ornamentales y para la ganadería debido a su alto contenido nutricional (Ackerman, 1983). Este pasto es capaz de asimilar carbohidratos muy eficientemente y, por tanto, crecer aceleradamente durante las épocas de calor y radiación solar elevada (Elmore *et al.*, 1997). Es común encontrar dentro de los terrenos baldíos de la ciudad a este pasto en una fase vegetativa, estéril, caracterizada por presentar hojas muy largas (Ackerman, 1984); en la Reserva, durante la época de lluvias, se presenta este crecimiento vegetativo (obs. pers.).

2.2. Especie de estudio

Neoscona oaxacensis Keyserling (Araneae: Araneidae) (Fig. 2) dentro de la reserva desarrolla su etapa activa de vida durante la época de lluvias. Ibarra (1979) describe en detalle la morfología externa de la araña, según se describe a continuación. Tiene un caparazón amarillo con tres franjas longitudinales de color pardo canela; el esternón es de color negro con una línea longitudinal amarilla; los quelíceros, el labio y los enditos son de color pardo canela oscuro; los pedipalpos son amarillos con un anillo negro en el extremo distal de las patelas. El dorso del opistosoma presenta en el área cardíaca un color amarillo, con algunas líneas negras en disposición longitudinal y transversal. El opistosoma es alargado y oval y en el epiginio se presenta un escapo esclerosado y fusionado en su base con forma de lengua que se dirige hacia la parte trasera.



Figura 2. Morfología externa de *Neoscona oaxacensis*.

Neoscona oaxacensis se distribuye ampliamente en los Estados Unidos, en California, Utah y Kansas, así como en México, Centroamérica y posiblemente hasta el Perú, incluyendo Hawaii y las islas Galápagos (Berman y Levi, 1971).

Dentro de la Reserva *N. oaxacensis* presenta un ciclo de vida corto de junio a noviembre, a finales de junio se registran las primeras ninfas, para septiembre se comienzan a diferenciar sexualmente (Martínez-Jasso, 2002). A principios de octubre los machos abandonan su red y comienzan una búsqueda activa de hembras, y ya, para finales de octubre las hembras preñadas están listas para ovipositar (Martínez-Jasso, 2002).

En la Reserva del Pedregal *N. oaxacensis* presenta una de las densidades más grandes de arácnidos epífitos durante la época de lluvias (Ibarra, 1979), pudiendo alcanzar 3 ind. m⁻² (Martínez-Jasso, 2002). Su principal recurso alimenticio lo constituye el artrópodo *Sphenarium purpurascens* (Martínez-Jasso, 2002) (ver Fig. 3); cuya población representa más del 95% de la biomasa de artrópodos epífitos de la Reserva (Rios-Casanova, 1993). Martínez-Jasso (2002) encontró que de acuerdo al régimen de alimentación de la araña para octubre de 2000 en los sitios conservados, ésta se alimentó un 67% de *S. purpurascens* y un 33% de *Apis mellifera*, así mismo para los sitios perturbados en septiembre de 1999 el régimen de alimentación muestra que la dieta de la araña consistió en un 72% de un cicadélido no identificado, un 15% de *S. purpurascens*, un 8% de *Apis mellifera* y un 5% de un díptero no identificado.



Figura 3. Morfología externa de ninfas y adultos de *Sphenarium purpurascens*.

El chapulín *Sphenarium purpurascens* Charpentier (Orthoptera: Pyrgomorphidae), presenta dentro de la Reserva cinco estadios de desarrollo (Castellanos-Vargas, 2001). Las ninfas eclosionan a finales de mayo y principios de junio, los adultos aparecen en septiembre, y para diciembre concluye su ciclo de vida, cuando las hembras depositan sus huevos (Márquez, 1968; Cano-Santana y Oyama, 1992). Se ha registrado que la alimentación del chapulín es de tipo generalista, ya que encuentra alimento en al menos 43 especies de plantas (Mendoza y Tovar, 1996). Estudios de laboratorio apuntan que existe una preferencia de oviposición sobre zonas cubiertas con *P. clandestinum* debido a su tipo de estolones, que pueden facilitar la aeración de los huevos (Castellanos-Vargas, 2001).

2.3. Materiales y métodos

2.3.1. Estructura de la vegetación y cobertura relativa. Con el fin de conocer la estructura de la vegetación de los seis sitios seleccionados, en agosto del 2002 se trazó una línea de Canfield (Mueller-Dombois y ElleMBERG, 1974) de 50 m en cada sitio, registrando las especies presentes y su cobertura lineal. Con estos datos se obtuvo la riqueza específica de cada sitio, así como la cobertura de cada especie. La composición de especies fue comparada con un índice de similitud de Sørensen entre los seis sitios estudiados.

2.3.2. Muestreo de arañas. Se realizaron muestreos semanales en los seis sitios de estudio en cuadros permanentes de 24 × 36 m del 7 de julio al 18 de noviembre de 2001; tres de ellos se localizaron en sitios conservados y tres en sitios perturbados.

Cada sitio se dividió en seis subzonas, en cada una de las cuales se seleccionaron tres cuadros de 1 m² de manera aleatoria de acuerdo al siguiente procedimiento. En cada subzona se marcó un punto central fijo con una distancia de 12 m entre cada punto, con cada punto correspondiendo a cada una de las seis subzonas. Dicho punto se consideraba como centro de una circunferencia de 6 m de diámetro a partir del cual se seleccionaba una orientación mediante una tabla de números al azar, así como una distancia entre 2 y 6 m. De esta manera, una vez localizada la coordenada se procedía a muestrear con una red aérea un área de 1 m² delimitada en sus cuatro lados por una estaca de 1 m de altura. Por cada muestra se registraba el número de arañas, así como la longitud total de cada ejemplar colectado.

El peso (P , en g) de los individuos se calculó a partir de las longitudes (L , en mm) de las arañas mediante la siguiente ecuación: $P = 1.09 \times 10^{-5} (L^{3.5163})$ ($r^2 = 0.9042$, $F_{1,75} = 78.21$, $P < 0.001$) derivada de los datos obtenidos por Martínez-Jasso (2002) a partir de mediciones de ejemplares de distinto tamaño ($n = 270$).

2.3.3. Determinaciones calóricas. Se colectaron 18 individuos adultos de manera aleatoria en cada uno de los dos tipos de sitios para hacer registros del contenido energético de sus cuerpos. Las muestras colectadas se secaron a 75°C hasta alcanzar un peso constante y posteriormente se molieron para formar pastillas de 1 g cada una. Se realizó la determinación calórica en una bomba calorimétrica adiabática Parr 1341, utilizando 20 atm de presión (Paine, 1971; Lieth, 1975). Se calibró la bomba con pastillas de ácido benzoico y se realizaron correcciones por concepto de termómetro y alambre. La corrección por generación de ácidos se desestimó de acuerdo al método seguido por Humphreys (1977).

2.3.4 Productividad secundaria. La productividad secundaria anual (P) se calculó mediante la ecuación de Wiegert (1965):

$$P = S + \sum_{i=2}^n [(N_i + N_{i-1}) / 2] [W_i - (W_{i-1})]$$

donde S es igual a la biomasa por unidad de área al tiempo $i=1$, N es la densidad de organismos al tiempo i , y W es el peso por organismo al tiempo i . Para aplicar esta fórmula se requiere que conforme avanza el periodo de desarrollo del organismo la densidad disminuya y el peso por organismo se incremente ($N_i > N_{i-1}$ y que $W_i > W_{i-1}$), si esto no ocurre la productividad secundaria tendría signo negativo. Para ajustar los datos al requerimiento anterior (Wiegert, 1965), las densidades se sometieron a un ajuste de regresión lineal, mientras que los datos de peso por individuo fueron tratados con una regresión semilog.

Se transformaron los datos de productividad en biomasa a unidades de energía mediante los datos obtenidos en 2.3.3.

2.3.5. Análisis estadístico. Se comparó la densidad, el tamaño corporal y el peso por unidad de área de las arañas con una ANDEVA de dos vías para determinar el efecto de la fecha de colecta y del tipo de sitio. Los datos de densidad fueron corregidos como $\sqrt{x + 0.5}$ por tratarse de datos discretos. Para aplicar el ANDEVA a la biomasa de las arañas se eliminaron las tres últimas fechas por contar con un solo dato en alguno de los sitios. Posteriormente, se aplicaron pruebas de Tukey para determinar las fechas en las que se registraron diferencias entre los sitios.

III. RESULTADOS

3.1. Estructura de la vegetación

En los sitios conservados la especie más dominante por su cobertura fue *Muhlenbergia robusta* Hitchc. (Gramineae), que contribuyó con el 44 al 56% de la cobertura de dichos sitios. Otras especies importantes en estos tres sitios fueron *Manfreda brachystachya* (Cav.) Rose (Amaryllidaceae) (9-19%), *Dodonea viscosa* Jacq. (Sapindaceae) (6-18%) *Dahlia coccinea* Cav. (Compositae) (13-32%) y *Verbesina virgata* Cav. (Compositae) (6-11%) (Fig. 4). En el sitio conservado 1 (C1) se registraron 21 especies, en el 2 (C2) 19 especies y en el 3 (C3) 20, respectivamente (Tabla 1 y Apéndice 1).

En los sitios perturbados, en contraste, la especie más dominante fue *Pennisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov (Gramineae) con el 61 al 95% de la cobertura. En el sitio perturbado 1 (P1) codominó *Mirabilis jalapa* L. (Nyctaginaceae) con el 34% de la cobertura (Fig. 5). En el sitio perturbado 1 (P1) se registraron nueve especies, en el 2 (P2) siete especies y en el 3 (P3) dos especies (Tabla 1 y Apéndice 1).

Se registró un mayor parecido entre sitios del mismo tipo con respecto a su composición florística (9 al 50% entre sitios perturbados y 31 al 49% entre sitios conservados) que entre sitios de distinto tipo (0 al 3%) (Tabla 2). Sólo el sitio conservado 3 (C3) compartió una especie con el sitio perturbado 1 (P1) (*M. jalapa*) y dos especies con el perturbado 2 (P2) [*M. jalapa* y *Commelina coelestis* Clarke (Commelinaceae); ver Apéndice 1].

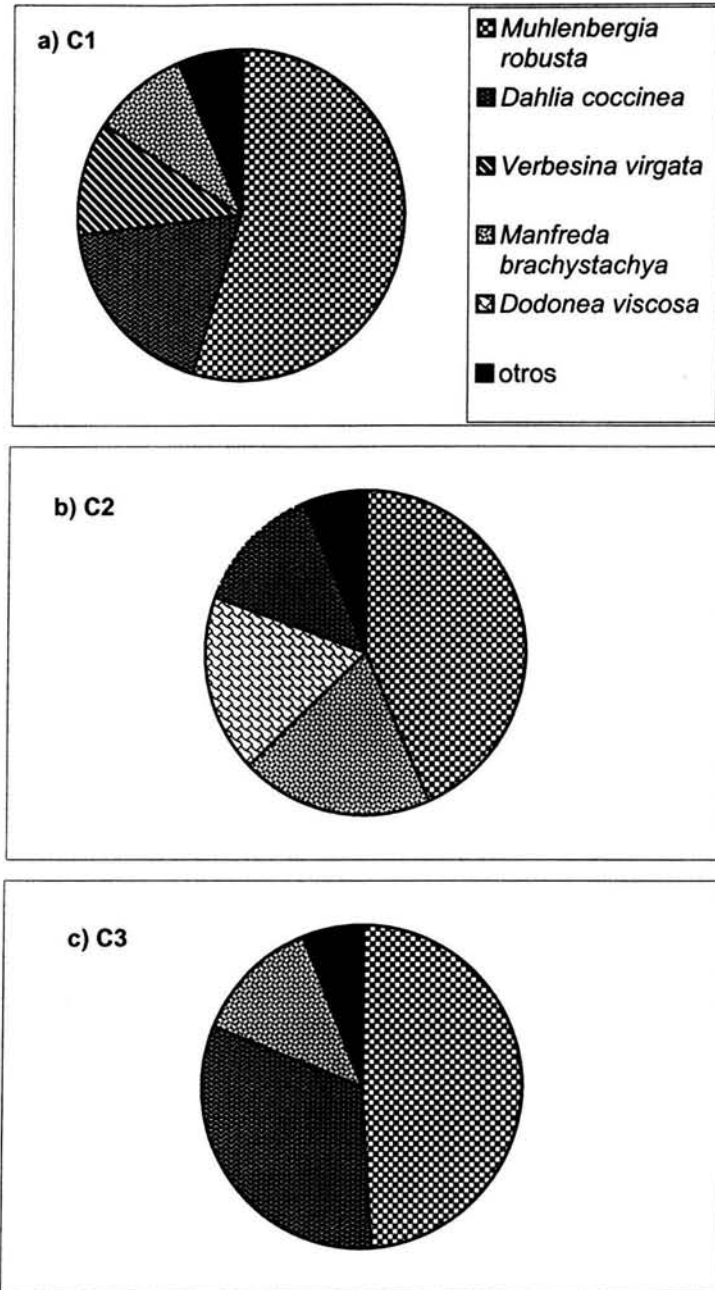


Figura 4. Composición y cobertura relativa de la vegetación en tres sitios conservados (C1, C2 y C3) de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel utilizados para muestrear arañas de la especie *N. oaxacensis*. Muestreo del 19 de agosto de 2002 en una línea de Canfield de 50 m por sitio.

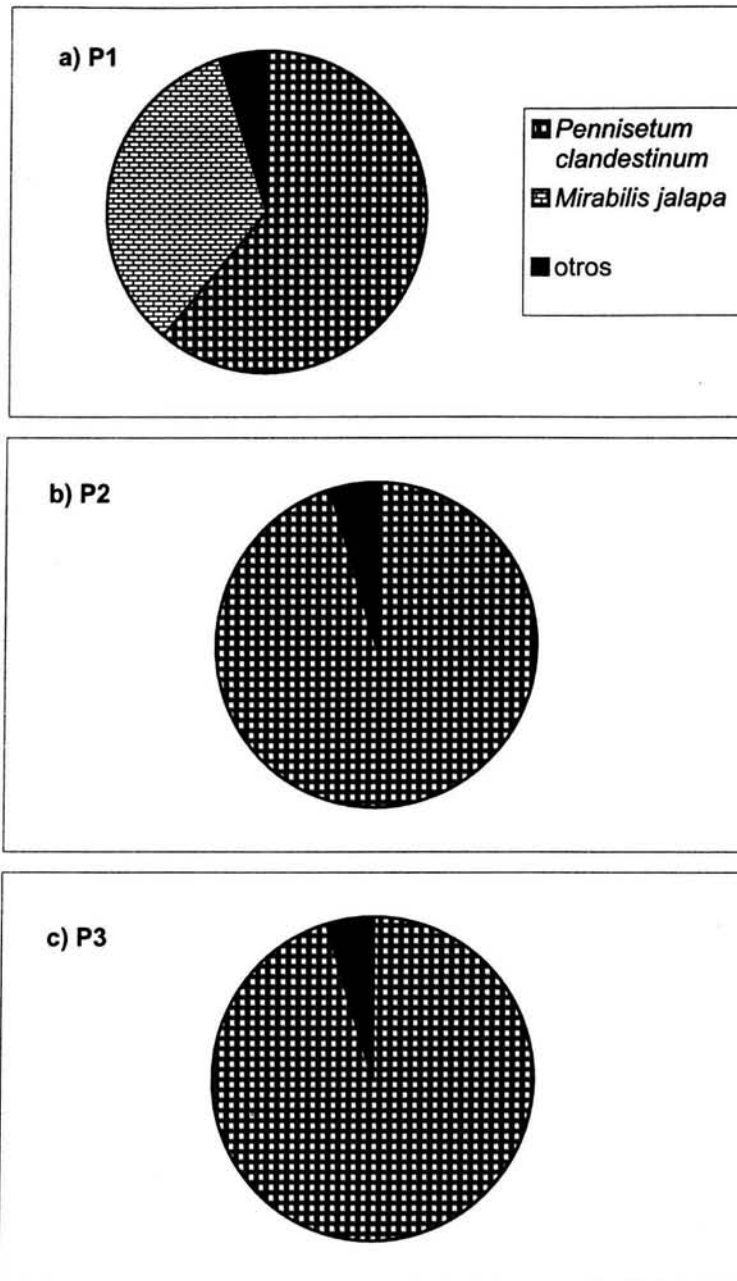


Figura 5. Composición y cobertura relativa de la vegetación en tres sitios perturbados (P1, P2 y P3) de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel utilizados para muestrear arañas de la especie *N. oaxacensis*. Muestreo del 19 de agosto de 2002 en una línea de Canfield de 50 m.

Tabla 1. Riqueza de especies vegetales (*S*) en tres sitios conservados (C1, C2 y C3) y tres perturbados (P1, P2 y P3) en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, utilizados para muestrear arañas de la especie *N. oaxacensis*. Muestreo del 19 de agosto de 2002.

SITIO	S
C1	21
C2	19
C3	20
P1	9
P2	7
P3	2

Tabla 2. Matriz de índices de similitud de Sørensen para tres sitios conservados (C) dominados por *M. robusta* y tres perturbados (P) dominados por *P. clandestinum* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Datos del 19 de agosto de 2002.

	P2	P3	C1	C2	C3
P1	0.50	0.09	0	0	0.03
	P2	0.11	0	0	0.03
		P3	0	0	0
			C1	0.45	0.49
				C2	0.31

3.2. Densidad de arañas

Se encontró un efecto significativo del sitio y de la fecha de muestreo pero no de la interacción sitio \times fecha sobre la densidad de *N. oaxacensis* (Tabla 3). La densidad de arañas en sitios conservados varió de 0.019 a 0.56 ind m⁻², en tanto que en los perturbados ésta varió de 0.037 ind m⁻² a 0.63 ind m⁻² (Fig. 6). En los sitios perturbados la densidad de

arañas fue significativamente más alta que en los conservados. En general, la densidad fue disminuyendo conforme avanzó la temporada (Fig. 6).

Tabla 3. Análisis de Varianza de dos vías para determinar el efecto del tipo de sitio y la fecha sobre la densidad de *Neoscona oaxacensis* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

Fuente	SC	gl	CM	F	P
Sitio (S)	15.25×10^{-4}	1	15.25×10^{-4}	18.52	<0.001
Fecha (F)	2.12×10^{-5}	19	40.30×10^{-5}	4.90	<0.001
Interacción S × F	5.80×10^{-6}	19	11.10×10^{-5}	1.34	0.14
Error	3.80×10^{-8}	2120	82.00×10^{-6}	-	-

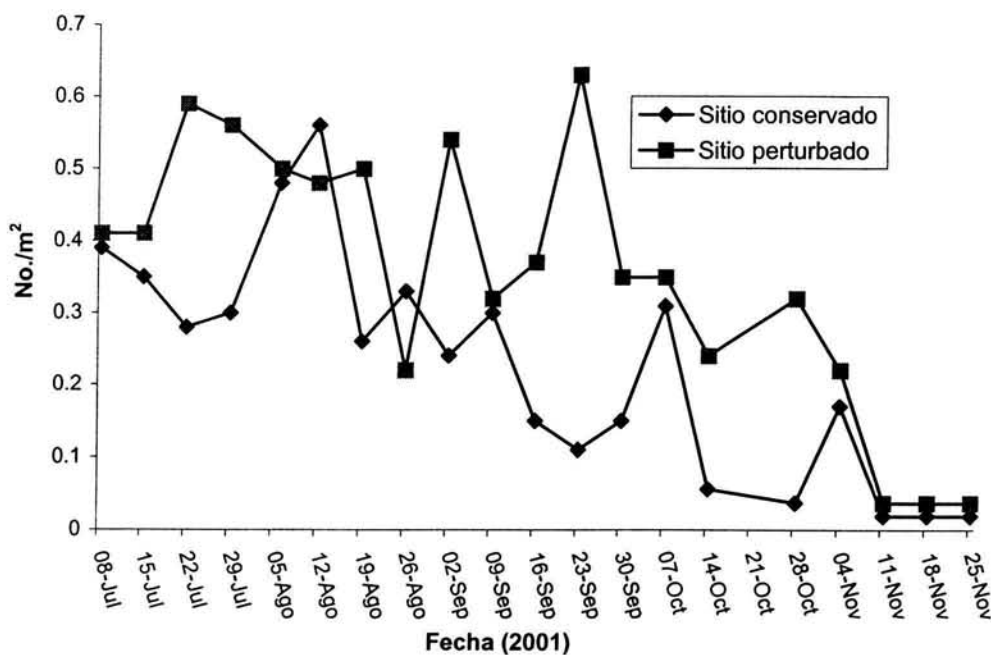


Figura 6. Variación temporal de la densidad (No. m⁻²) de *Neoscona oaxacensis* en sitios conservados y perturbados dentro de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel en 2001.

3.3. Biomasa de las arañas

Se encontró un efecto significativo del sitio y de la fecha de muestreo pero no de la interacción sitio \times fecha sobre el peso por individuo de *N. oaxacensis* (Tabla 4). El peso de las arañas en sitios conservados varió de 1.28 a 161.11 mg ind⁻¹, en tanto que en los perturbados éste varió de 2.69 a 180.79 mg ind⁻¹ (Fig. 7). En los sitios perturbados la biomasa por individuo fue más alta que en los conservados. Asimismo, de manera general, la biomasa por individuo fue aumentando conforme avanzó la temporada (Fig. 7).

Tabla 4. Análisis de varianza de dos vías para determinar el efecto de los sitios y fechas sobre el peso (mg ind. ⁻¹) de *Neoscona oaxacensis* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

Fuente	SC	gl	CM	F	P
Sitio (S)	15.33×10^{-3}	1	15.33×10^{-3}	13.11	<0.001
Fecha (F)	50.48×10^{-3}	16	3.15×10^{-3}	43.17	<0.001
Interacción S \times F	1.32×10^{-3}	16	8.25×10^{-5}	1.13	0.32
Error	1.16×10^{-3}	572	2.02×10^{-6}	-	-

3.4. Biomasa de arañas por unidad de área

Se encontró un efecto significativo del sitio, de la fecha y de la interacción sitio \times fecha sobre el peso por unidad de área de *N. oaxacensis* (Tabla 5). El peso por unidad de área en los sitios conservados varió de 0.48 a 26.84 mg m⁻², en tanto que en los perturbados éste varió de 1.09 a 50.51 mg m⁻² (Fig. 8). El 23 de septiembre y 14 de octubre se registró significativamente mayor biomasa por unidad de área de los sitios perturbados que en los conservados (Prueba de Tukey, $P < 0.05$). En general, el peso por unidad de área fue mayor para los sitios perturbados. Asimismo, de manera general, el patrón general de cambio de la biomasa por unidad de área tuvo una forma de campana sesgada a la derecha (Fig. 6).

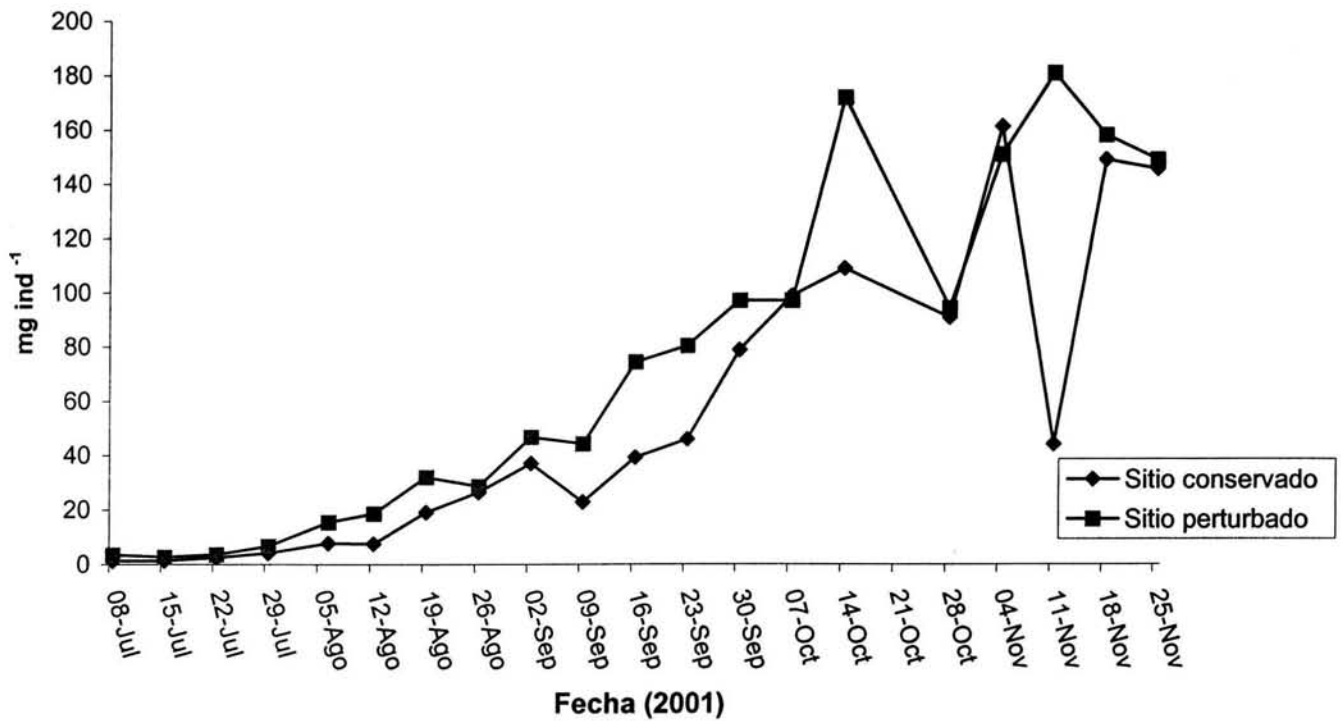


Figura 7. Variación temporal del peso (mg ind^{-1}) de *Neoscona oaxacensis* en tres sitios conservados y tres perturbados dentro de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel en 2001.

Tabla 5. Análisis de varianza de dos vías para determinar el efecto de los sitios y fechas sobre el peso promedio por m^{-2} (mg m^{-2}) de *Neoscona oaxacensis* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

Fuente	SC	gl	CM	F	P
Sitio (S)	79.93×10^{-3}	1	79.93×10^{-3}	45.59	<0.001
Fecha (F)	10.03×10^{-3}	19	5.27×10^{-4}	5.72	<0.001
Interacción S \times F	5.00×10^{-3}	19	2.63×10^{-4}	2.85	<0.001
Error	1.75×10^{-3}	2120	8.25×10^{-7}	-	-

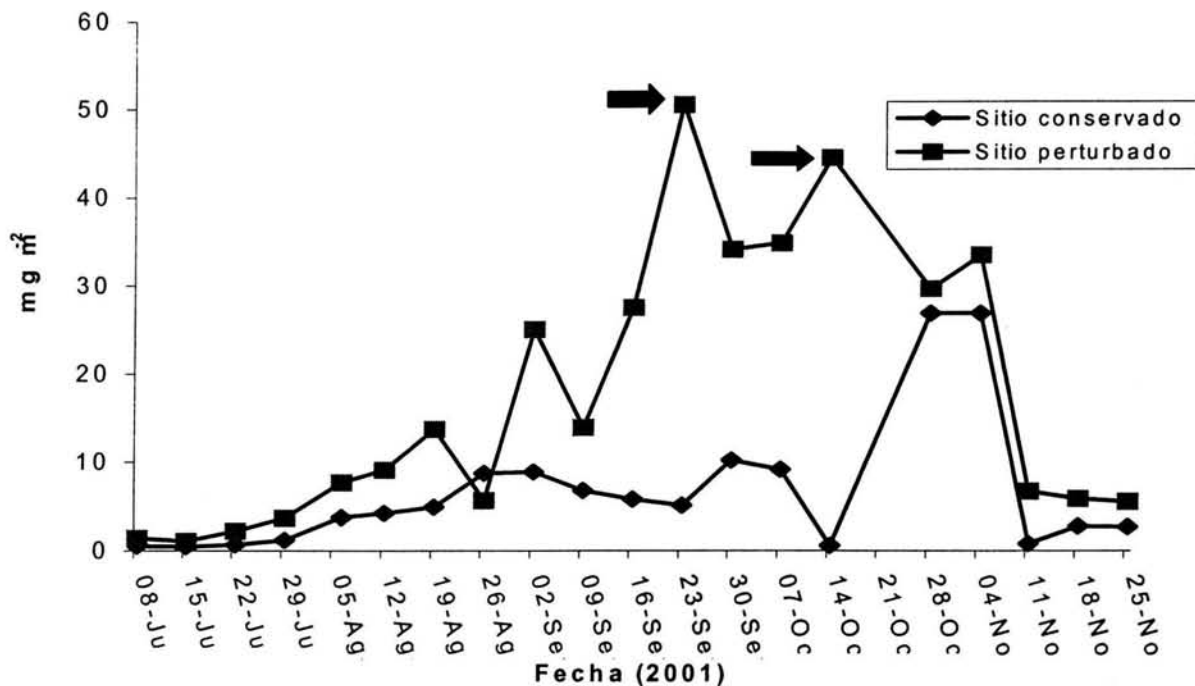


Figura 8. Variación temporal de la biomasa (mg m^{-2}) de *Neoscona oaxacensis* en tres sitios conservados y tres perturbados dentro de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel en 2002. La flecha denota la fecha en que se registraron diferencias significativas entre sitios (prueba de Tukey).

3.5. Contenido energético y productividad secundaria

El contenido energético en los cuerpos de *N. oaxacensis* fue muy similar para ambos sitios observándose una diferencia de tan solo 0.51 kJ g^{-1} entre ellos. Para los sitios conservados el contenido energético fue de 28.92 kJ g^{-1} , mientras que en los sitios perturbados éste fue de 28.42 kJ g^{-1} .

La productividad secundaria anual en los sitios perturbados fue 2.6 veces más alta que la registrada en los sitios conservados (Tabla 6; Apéndice 2). Los mayores valores mensuales de productividad se registraron en septiembre y octubre en los sitios perturbados, de hecho, en los cinco meses de estudio en los sitios perturbados se registró mayor productividad de arañas *N. oaxacensis* que en los conservados (Fig. 9).

Tabla 6. Valores de productividad secundaria obtenidas en el año 2001 para tres sitios conservados dominados por *M. robusta* y tres perturbados dominados por *P. clandestinum* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

Sitio	Productividad secundaria	
	mg m ⁻² año ⁻¹	kJ m ⁻² año ⁻¹
Conservado	29.32	0.84
Perturbado	79.91	2.22
% de incremento	272.55	261.18

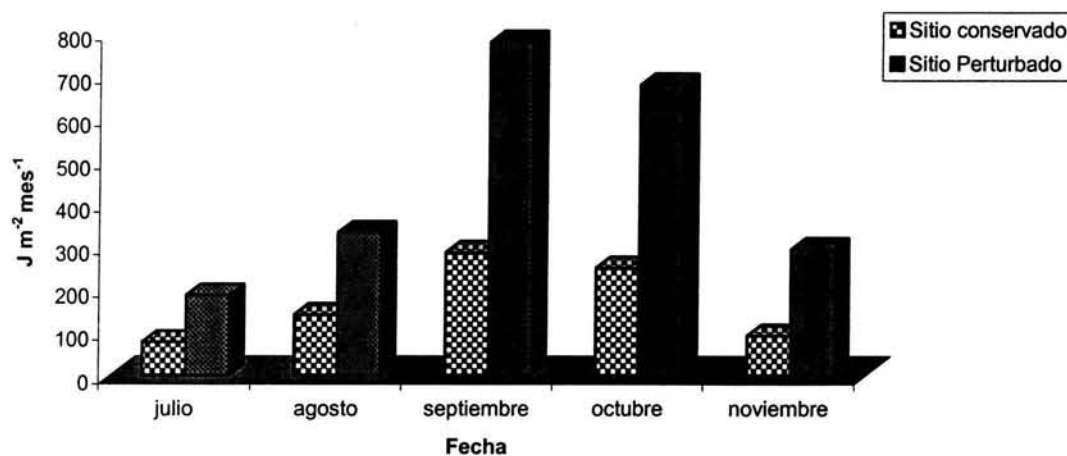


Figura 9. Variación mensual de la productividad secundaria (J m⁻² mes⁻¹) en *N. oaxacensis* en sitios conservados dominados por *M. robusta* y perturbados dominados por *P. clandestinum* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel durante 2001.

IV. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

4.1. Estructura de la vegetación y cobertura relativa

Con el análisis de la vegetación se caracterizaron los sitios de estudio y se comprobó que de manera natural forman unidades distintas entre sí, con una riqueza y diversidad de especies contrastantes. Los sitios conservados asentados sobre roca volcánica presentan una topografía accidentada con presencia de grietas, hoyos, hondonadas y planchas de roca (obs. pers.), generando una variedad de micrositos en los cuales la acumulación de materia orgánica, humedad, la incidencia de luz y la temperatura son distintos (Alvarez *et al.*, 1982; Castellanos-Vargas, 2001) permitiendo con esto el crecimiento de una amplia gama de especies de plantas y, por tanto, una dominancia vegetal reducida (Cano-Santana, 1994). En estos sitios registramos una riqueza promedio de 20 especies (Tabla 1) y la especie que presentó la cobertura relativa más alta fue *M. robusta* con 49.6% en promedio (Fig. 2). Por otro lado, en los sitios perturbados asentados en un sustrato derivado de desecho de cascajo y basura generan una topografía mucho más homogénea, casi plana por lo cual la incidencia de luz y la temperatura es más homogénea dentro de estos sitios. Es posible que esta homogeneidad topográfica de lugar a la dominancia de pocas especies adaptadas para explotar dichas condiciones, generando una diversidad vegetal más baja (Tabla 2).

Pennisetum clandestinum, al ser un pasto perenne de rápido crecimiento, se acopla muy eficazmente a la estacionalidad presente en la Reserva. Este pasto fue la especie dominante en estos sitios, presentando una alta cobertura relativa correspondiente al 83.6% en promedio (Fig. 3; Apéndice 1). Esta alta dominancia estuvo estrechamente relacionada

con que la riqueza específica acumulada en estos sitios fuese de tan solo nueve especies (Tabla 1).

En el mismo sentido, los valores obtenidos mediante los índices de similitud de Sørensen muestran que los sitios conservados y perturbados conforman unidades de vegetación perfectamente definibles y diferenciables unos de otros (Tabla 2).

Con estos elementos nos fue posible afirmar que existe una diferencia marcada en ambos sitios de estudio y que los pastos en cuestión son especies muy conspicuas en ambos sitios.

4.2. Productividad secundaria

El encontrar diferencias significativas para los componentes de la productividad entre sitios nos habla indirectamente de que existe un comportamiento distinto en ambos tipos de sitio, reflejándose en los valores contrastantes de la productividad de *N. oaxacensis* (Tabla 6).

La productividad secundaria diferencial encontrada en ambos sitios se debe a un conjunto de factores interconectados entre sí de los cuales abordamos los siguientes como factores de gran peso: el tipo de sustrato (Figs. 10, 11 y 12) y la heterogeneidad espacial y vegetacional (Tabla 1 y 2) que desencadenan condiciones específicas para las interacciones depredador (*N. oaxacensis*)-presa (*S. purpurascens*) (ver Tabla 7). En primer lugar, las características de cada sitio facilitan la dominancia relativa de *M. robusta* en los sitios conservados y de *P. clandestinum* en los perturbados. Asimismo, la alta diversidad de plantas en los sitios conservados dificulta el ataque de los herbívoros sobre la vegetación, ya que estos tienen que lidiar con una gama mayor de defensas mecánicas y químicas de cada especie de plantas (Feeny, 1976; Edmunds y Alstad, 1981; Kraft y Denno, 1982), lo cual seguramente reduce la eficiencia en el forrajeo y, por tanto, el desempeño en términos

de crecimiento y supervivencia de los herbívoros. Aunado a esto, se agrega que *M. robusta* es un pasto poco apetecible para los insectos, sólo comestible para los chapulines en la temporada de floración cuando produce sus espigas (Rios-Casanova, 1993; Mendoza y Tovar, 1996). De esta manera, en estos sitios el esfuerzo de forrajeo de los herbívoros tiene que ser mayor pues tienden a desplazarse a distintas zonas de vegetación para su alimentación. En contraste, en los sitios perturbados se generan condiciones de parches casi monoespecíficos, facilitando el forrajeo de los herbívoros (Feeny, 1976; Edmunds y Alstad, 1981; Kraft y Denno, 1982). Estas facilidades se intensifican por el hecho de que la especie dominante es altamente nutritiva (Fulkerson *et al.*, 1998) y presenta un crecimiento acelerado en los meses más calientes del año (Elmore *et al.*, 1997), aumentando de esta manera la oferta de alimento para los herbívoros.



Figura 10. Vista aérea de las zonas perturbadas al borde de los caminos, en contraste a las zonas conservadas (al fondo) de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.



Figura 11. Sitio perturbado al borde de los caminos, dominada por *Pennisetum clandestinum*.



Figura 12. Sitio conservado al interior de la Reserva dominado por *Muhlenbergia robusta*.

Todas las bondades de los sitios perturbados arriba mencionadas favorecen muy probablemente el desarrollo y crecimiento poblacional de los chapulines *S. purpurascens*,

ofreciéndoles un sitio muy adecuado de forrajeo y oviposición (Castellanos-Vargas, 2001). Es posible que estas condiciones determinen que *N. oaxacensis* encuentre en estos sitios mayor cantidad de presas y de mayor tamaño, tal como lo sugieren los datos de Martínez-Jasso (2002) disminuyendo así su esfuerzo de captura, ya que posiblemente pueden mantenerse en su red de manera casi permanente en un determinado sitio. Esto puede dar lugar a una alta tasa de crecimiento de las arañas y, por lo tanto, una elevada productividad secundaria en estos sitios (Fig. 4). Todo lo anterior se ve reforzado debido a la estrecha sincronía temporal de los ciclos de vida de la araña y el chapulín que coinciden con los meses de mayor calor y lluvia los cuales favorecen el crecimiento de *P. clandestinum*. Las temperaturas máximas dentro de la Reserva se registran de abril a agosto, y los niveles máximos de precipitación de junio a agosto (Camacho *et al.*, 1993 a, b, c). Estas condiciones de temperatura y humedad sin duda favorecen el crecimiento de *M. robusta* y *P. clandestinum* (Ackerman, 1984; Elmore *et al.*, 1997; César-García, 2002). La población de chapulines que emerge a finales de mayo, y los herbívoros en general encuentran una oferta muy alta de pasto nutritivo en los sitios perturbados, favoreciendo su crecimiento. A su vez, las ninfas de arañas al comenzar a alimentarse en estos sitios a finales de junio tienen a su disposición una cantidad, calidad y diversidad de presas mayor que en los sitios conservados (Martínez-Jasso, 2002).

De esta manera, se sugiere que es aceptable la hipótesis planteada acerca de la acción de un efecto de tipo ascendente (bottom-up) en el cual las posibles diferencias nutricionales de los pastos y la heterogeneidad de la vegetación afectan directamente a los insectos herbívoros, sobre todo a *S. purpurascens*, e indirectamente a la productividad secundaria de las arañas depredadoras (Tabla 6). Sin embargo, es necesario en este tipo de

estudios monitorear las poblaciones de herbívoros para probar plenamente esta hipótesis, así como hacer un análisis bromatológico de los pastos dominantes.

Tabla 7. Factores importantes que contribuyen a la productividad secundaria diferencial de *Neoscona oaxacensis* en dos tipos de sitios en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, México, D.F.

	Sitios conservados	Sitios perturbados	Referencias
Sustrato	Roca volcánica y suelo somero de origen eólico	Desechos de construcciones y basura doméstica	Este estudio
Heterogeneidad espacial	Alta	Baja	Figs. 11 y 12
Especie vegetal dominante	<i>Muhlenbergia robusta</i>	<i>Pennisetum clandestinum</i>	Figs. 4 y 5
Especies vegetales codominantes	<i>Verbesina virgata</i> , <i>Dodonea viscosa</i> , <i>Manfreda brachystachya</i> y <i>Dahlia coccinea</i>	A veces, <i>Mirabilis jalapa</i>	Figs. 4 y 5
Riqueza nutricional de la especie dominante	Baja	Alta	Fulkerson (1998) ¹ , Mendoza y Tovar (1996) ²
Diversidad vegetal	Alta	Baja	Tabla 1
Facilidad de ataque por los herbívoros, especialmente <i>Sphenarium purpurascens</i>	Baja	Alta	Feeny (1976); Edmunds y Alstad (1981), Kraft y Denno (1982) ³
Cantidad, calidad y diversidad de presas	Baja	Alta	Castellanos-Vargas (2001) ⁴ y Martínez-Jasso (2002) ⁵
Productividad secundaria de <i>N. oaxacensis</i>	Baja	Alta	Tabla 6

¹ Comenta que el pasto es rico en contenido de nitrógeno, fósforo y calcio

² Tiene alto contenido de Sílice que impide el ataque de *S. purpurascens*.

³ Aunque no hay datos publicados para este sistema, en esta literatura se discute que la heterogeneidad de la vegetación dificulta el ataque por parte de los herbívoros.

⁴ Registra un mayor cantidad de huevos, y de mayor tamaño por ooteca.

⁵ Registra que en los sitios perturbados *N. oaxacensis* se alimenta de un mayor diversidad de insectos (*S. purpurascens*, un cicadélido no identificado, *Apis mellifera* y un díptero no indentificado), que en el interior (*S. purpurascens* y *Apis mellifera*).

La respuesta positiva de las arañas al incremento de la productividad primaria parece ser un fenómeno común (Duffey y Green, 1975; Jocque, 1981, Vince *et al.*, 1981;

Uetz *et al.*, 1982; Rypstra, 1983, 1985; Greenstone, 1984; Benton y Uetz, 1986; Döbel, 1987; Polis y Hurd, 1996 a y b; Polis y Hurd, 1998) y en este sistema en particular creemos que juega un papel central. De los ejemplos anteriores podemos mencionar un estudio conducido en varias islas de Baja California (Polis y Hurd, 1998), en las cuales se cuantificó un incremento muy marcado en la densidad de arañas como respuesta al incremento de la productividad primaria debida al fenómeno de “El Niño” de 1991-1992. Por otro lado en un estudio realizado en marismas saladas (Vince *et al.*, 1981) se detectó un incremento en la densidad del homóptero *Prokelisia marginata* como respuesta a la adición de fertilizante sobre la vegetación, así como un incremento en la densidad de arañas.

Los valores de productividad secundaria obtenidos para *N. oaxacensis* en ambos sitios, entran dentro de los intervalos de valores obtenidos para otros estudios realizados con arañas, aunque entre los valores más altos registrados, sobre todo el obtenido en el pastizal de *P. clandestinum* (Tabla 8).

4.3 Limitaciones del estudio y perspectivas

Varios autores han sugerido que el estudio en el campo del control relativo que las fuerzas ascendentes y descendentes ejercen sobre la estructura y composición de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas requiere metodologías que incorporen variables tanto bióticas como abióticas, así como una larga duración temporal (Polis *et al.*, 1998; Meserve *et al.*, 1999; Ritchie, 2000; Hunter, 2001), ya que de esta manera se logran cuantificar los efectos en el estudio de la variación espacio-temporal (Polis *et al.*, 1998), así como la contribución de la depredación, la limitación de recursos y sus combinaciones en la determinación de la dinámica ecosistémica. Retomando el estudio de Polis *et al.* (1998),

realizado durante cinco años en varias islas del Golfo de California, se llegó a la conclusión de que la dinámica poblacional de varias especies de arañas tejedoras de redes era producto de la interrelación de la productividad primaria (fuerzas ascendentes), la variación en el tamaño de las islas, la variación anual (años con fenómeno de El Niño vs. años secos) y de la intensidad de la depredación (fuerzas descendentes).

Tabla 8. Valores de productividad secundaria en arañas.

Especie	Hábitat	Prod. Secundaria (kJ m⁻² año⁻¹)	Referencia
<i>Lycosa</i> spp.	Cultivo abandonado	2.26	Van Hook (1971)
<i>Neoscona oaxacensis</i>	Pastizal de <i>P. Clandestinum</i>	2.22	Este estudio
<i>Neoscona oaxacensis</i>	Matorral xerófilo	0.85	Este estudio
Diversas especies	Bosque de Liriodendros	0.35	Moulder y Reichle (1972)
<i>Pardosa lugubris</i>	Cultivo abandonado	0.30	Edgar (1971)
<i>Geolycosa godeffroyi</i>	Llanura boscosa	0.13	Humphreys (1978)
<i>Pardosa palustris</i>	Cultivo abandonado	0.035	Stelgen (1975)

El presente estudio no cumple con las dos características antes señaladas (larga duración temporal y análisis de los factores bióticos y abióticos): sin embargo, el diseño experimental de campo aunado a un conocimiento relativo de la historia natural de este sistema en la Reserva Ecológica nos permite sustentar las conclusiones obtenidas, tal como ha sido sugerido por Bender *et al.* (1984).

Puede haber duda sobre el posible efecto de la depredación y la competencia sobre los resultados obtenidos. Se cree que la competencia y la depredación en arañas es importante (Polis *et al.*, 1989), acentuándose en arañas “vagabundas” (Riechert, 1978,1979; Wise, 1983; Hoffmaster, 1986; Wise, 1993). Sin embargo, en las arañas tejedoras de red la evidencia muestra que existe poca competencia inter e intraespecífica, posiblemente debido a que factores como la depredación, el parasitismo, la insolación, la desecación y el frío mantienen las densidades de arañas en niveles por debajo de los valores competitivos (Wise, 1993). En un estudio realizado en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, las arañas muestreadas presentaron ciclos de vida desacoplados temporalmente, por lo que se supuso que la competencia interespecífica y la intraespecífica es reducida (Martínez-Jasso, 2002).

Las arañas tejedoras de red por lo general no se alimentan de otras arañas pero pueden sufrir el ataque de otras arañas como las “pirata” (Mimetidae y Theridiidae) y varias especies de Salticidae (Riechert, 1979, 1978; Wise, 1983; Hoffmaster, 1986). Este efecto de la depredación pudiera estar modificando los valores de la productividad de *N. oaxacensis* en los sitios conservados que presentan una mayor diversidad de arañas asociada a una estructura vegetacional más compleja (Greenstone, 1984). En los sitios perturbados la homogeneidad espacial y la baja diversidad en la vegetación reduciría la diversidad de

arañas y la depredación interespecífica en *N. oaxacensis*. En este estudio se observó una baja diversidad de arañas en el sitio perturbado (tres morfoespecies) (obs. pers.)

Otros depredadores y parasitoides importantes de arañas son los escorpiones, las avispas, las moscas, los lagartos y las aves (Polis *et al.*, 1998); desgraciadamente, el efecto de depredadores de este tipo no fue cuantificado en los sitios de estudio. Por otro lado, se espera que una mayor diversidad y estructura en la vegetación brindaría condiciones que favorecerían el desempeño de las arañas tejedoras, tales como la protección contra depredadores (Gunarson, 1990), el viento, la insolación, la desecación, el frío y la lluvia, así como la disponibilidad de un andamiaje más desarrollado para adherir la red (Greenstone, 1984; Wise, 1994). Parece ser que a pesar de lo anterior, el efecto ascendente propuesto determina que no haya una mayor densidad de arañas en los sitios conservados.

Una lectura lo más objetiva acerca de la importancia relativa de las fuerzas ascendentes y descendentes en la regulación del sistema pastos-chapulines-arañas, abogaría por una interconexión de ambas actuando de manera intermitente de acuerdo a las condiciones espaciales y temporales (Polis y Hurd, 1998; Forkner y Hunter, 2000; Meserve, 2000; Ritchie, 2000; Hunter, 2001). Sin embargo, las fuerzas de fondo (plantas y recursos) establecen el mecanismo que en última instancia permitiría una cascada descendente. Es este “templete verde” el que conforma una fuerza que por su intensidad permea todos los niveles superiores de la red trófica, y es precisamente la que determina el impacto en retroalimentación de las fuerzas descendentes (Hartvigsen, 1995; Stilling y Rossi, 1997; Fraser y Grime, 1998; Polis y Hurd, 1998; Forker y Hunter, 2000; Meserve, 2000).

Con la presente experiencia puedo concluir que la utilización de la productividad secundaria para estudiar fenómenos ecosistémicos es muy útil, ya que además de brindarnos información acerca de la importancia de las especies en cuestión en el flujo de la

energía, puede utilizarse para acercarnos a otros aspectos de las redes tróficas como son las fuerzas ascendentes y descendentes.

Un estudio que involucre la cuantificación de la productividad primaria, así como la productividad secundaria de herbívoros y arañas, nos permitiría acceder a un panorama más completo del funcionamiento de las fuerzas ascendentes y descendentes de los ecosistemas, así como de su efecto particular en la dinámica ecosistémica de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

La conclusión general de este trabajo es que la productividad secundaria de la población de arañas de *N. oaxacensis*, su densidad y su biomasa en ambos sitios son diferentes, siendo éstas mayores en los sitios perturbados posiblemente debido a las favorables condiciones que desencadenan los atributos diferenciales del suelo, la diversidad de plantas, la calidad nutricional del pasto dominante para el desarrollo y el crecimiento poblacional del chapulín *S. purpurascens*, y otros herbívoros el cual impacta diferencialmente en la población de arañas.

LITERATURA CITADA

- Ackerman, A.B. 1983. *Las Gramíneas de México*. Cotecoca, México. 210 pp.
- Álvarez F., J. Carabias, J. Meave, P. Moreno, D. Nava, F. Rodríguez, C. Tovar y A. Valiente-Banuet. 1982. Proyecto para la creación de una Reserva en el Pedregal de San Ángel. En: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica el Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. UNAM (1994), México, 343-370.
- Andrzejewska, L., A. Breymeyer, A. Kajak y Z. Wojcik. 1967. Experimental studies on trophic relationships of terrestrial invertebrates. En: Pettrusewicz, K. (ed). *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*. Warsaw Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Varsovia, 477-495.
- Beckerman, A.P., M. Uriarte y O.J. Schmitz. 1997. Experimental evidence for a behavior-mediated trophic cascade in a terrestrial food chain. *Proceedures of the Natural Academy of Sciences* 94:10735-10738.
- Bender, E.A., T.J. Chase y M.E. Gilpin. 1984. Perturbation experiments in community ecology: theory and practice. *Ecology* 65:1-13.
- Benton, M. y G. Uetz. 1986. Variation in life-history characteristics over a clinal gradient in three populations of a communal orb-weaving spider. *Oecologia* 68:395-399.
- Berman, J.D. y H.W. Levi. 1971. The orb weaver genus *Neoscona* in North America (Araneae: Araneidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 141: 486-489
- Berendse, F. y W.T. Elberse. 1990. Competition and nutrient availability in heartland and grassland ecosystems. En: Grace J.D. y D. Tilman (eds.). *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, Nueva York, 93-116.
- Blatt, F.J. 1991. *Fundamentos de Física*. Prentice Hall, México. 877 pp.
- Camacho, J.F., F. Hernández y S.T. Pacheco. 1993a. *Boletín Meteorológico. Precipitación Pluvial 1963-1992*. Facultad de Filosofía y Letras, UNAM, México.
- Camacho, J.F., F. Hernández y S.T. Pacheco. 1993b. *Boletín Meteorológico. Temperatura Media 1963-1992*. Facultad de Filosofía y Letras, UNAM, México.
- Camacho, J.F., F. Hernández y S.T. Pacheco. 1993c. *Boletín Meteorológico. Temperatura Máxima 1963-1992*. Facultad de Filosofía y Letras, UNAM, México.
- Camacho, J.F., F. Hernández y S.T. Pacheco. 1993d. *Boletín Meteorológico. Temperatura Mínima 1963-1992*. Facultad de Filosofía y Letras, UNAM, México.

- Cano-Santana, Z. 1994. *Flujo de energía a través de Sphenarium purpurascens (Orthoptera:Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófita*. Tesis de Doctorado. Centro de Ecología y UCYP-CCH, UNAM, México. 198 pp.
- Cano-Santana, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* 41:58-68.
- 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.
- Castellanos-Vargas, I. 2001. *Ecología de la oviposición de Sphenarium purpurascens (Orthoptera: Pyrgomorphidae) en la Reserva del Pedregal de San Ángel, México, D.F.* Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 115 pp.
- César-García, F. 2002. *Análisis de algunos factores que afectan la fenología reproductiva de la comunidad vegetal de la reserva del Pedregal de San Ángel, D.F. (México)*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 105 pp.
- Chase, J.M. 1996. Abiotic controls of trophic cascades in a simple grassland food chain. *Oikos* 77:495-506.
- Chase J.M. 2000. Are there real differences among aquatic and terrestrial food webs? *Trends in Ecology and Evolution* 15:408-412.
- DeAngelis, D.A. 1992. *Dynamics of Nutrient Cycling and Food Webs*. Chapman & Hall, Londres. 370 pp.
- Döbel, H.G. 1987. *The role of spiders in the regulation of salt marsh plant hopper populations*. Tesis de Maestría. University of Maryland, Maryland. 228 pp.
- Duffey, E. y M. Green. 1975. A linyphiid spider biting workers on a sewage-treatment plant. *Bulletin of the British Arachnological Society* 3:130-131.
- Denno, R.F y M.A. Peterson. 2000. Caught between the devil and the deep blue see, mobile plant hoppers elude natural enemies and deteriorating host plants. *American Entomologist* 46:95-109.
- Edgar, W.D. 1971. Aspects of the ecological energetics of the wolf spider *Pardosa (Lycosa) lugubris* (Walckenaer). *Oecologia* 7: 136-154.
- Edmund, G.F. y D.N. Alstad. 1981. Responses of pineleaf scales to host plant variability. En: Denno R.F. y H. Dingle (eds.). *Insect Life History Patterns: Habitat and Geographic Variation*. Springer-Verlag, Berlín, 29-39.

- Elmore, C.L., V.A. Gibeault y D.W. Cudney. 1997. Invasion resistance of tall fescue (*Festuca arudinaceae*) and perennial rye grass (*Lolium perenne*) to kikuyu grass (*Pennisetum clandestinum*). *Weed Tech* 11: 24-29.
- Elton, C. 1927. *Animal Ecology*. Sidwick and Jackson, Londres. 209 pp.
- Feeny, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances of Phytochemistry* 10: 1-40.
- Forkner, R.E. y M.D. Hunter. 2000. What goes up most come down? Nutrient addition and predation pressure oak herbivores. *Ecology* 81:1588-1600.
- Fraser, L.H. y J.P. Grime. 1998. Top-down control and its effect on the biomass and composition of three grasses at high and low soil fertility in outdoor microcosms. *Oecologia* 113:239-246.
- Fulkerson, W.J. K. Slack, D.W. Hennessy y G.M. Hough. 1998. Nutrients in ryegrass (*Lolium* spp.) white clover (*Trifolium repens*) and kikuyu (*Pennisetum clandestinum*) pastures in relation to season and stage of regrowth in a subtropical environment. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 38:227-240.
- García, E. 1964. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones climáticas de la República Mexicana)*, Instituto de Geografía, UNAM.
- Golley F.B. 1968. Secondary productivity in terrestrial communities. *American Zoologist* 8:53-59.
- Greenstone, M.H. 1984. Determinants of web spider species diversity: Vegetation structural diversity vs. prey availability. *Oecologia* 62:299-304.
- Gunnarsson, B. 1990. Vegetation structure and the abundance and size distribution of spruce-living spiders. *Journal of Animal Ecology* 59:743-752.
- Hairston N.G., F.E. Smith y L.B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 44:421-425.
- Hartvigsen, G., D.A. Wait y J.S. Coleman. 1995. Tri-trophic interactions influenced by resource availability: predator effects on plant performance depend on plant resources. *Oikos* 74:463-468.
- Hobbie, S.E. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 336-339.
- Hoffmaster, D.K. 1986. Aggression in tropical orb-weaving spiders: a quest for food? *Ethology* 72:265-276.

- Humphreys, W.F. 1977. Variables influencing laboratory energy budgets of *Geolycosa godoffroyi*. *Oikos* 28: 228-233.
- Humphreys W.F. 1978. Ecological energetics of *Geolycosa godeffroyi* (Araneae: Lycosidae) with an appraisal of production efficiency in ectothermic animals. *Journal of Animal Ecology* 47: 627-652.
- Humphreys, W.F. 1979. Production and respiration in animal population. *Journal of Animal Ecology* 48:427-453
- Hunter, M.D. 2001. Multiple approaches to estimating the relative importance of top-down and bottom-up forces on insects populations: experiments, life tables, and time-series analysis. *Basic and Applied Ecology* 2:295-309.
- Hunter, M.D. y P.W. Price. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73:724-731.
- Hunter, M.D., G.C. Varley y G.R. Gradwell. 1997. Estimating the relative roles of top-down and bottom-up forces on insect herbivore populations: A classic study revisited. *Proceedures of the Natural Academy of Sciences* 94:9176-9181.
- Ibarra-Nuñez, G. 1979. *Las arañas Labidognatha de la parte norte del Pedregal de San Ángel*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 120 pp.
- Jocque, R. 1981. On reduced size in spiders from marginal habitats. *Oecologia* 49:404-408.
- Kraft, S.J. y R.F. Denno. 1982. Feeding responses of adapted and non-adapted insects to the defensive properties of *Bacharis lalimofolia* L. (Compositae). *Oecologia* 52:156-163.
- Lieth , H. 1975. Measurement of caloric values. En: Lieth H. y R. Whittaker (eds.). *Primary Productivity of the Biosphere*. Spinger-Verlag, Berlin, 118-126.
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23:399-418.
- Louda, S.M. 1982. Inflorescence spiders: a cost-benefit analysis for the host plant, *Haplopappus venetus* Blake (Asteraceae). *Oecologia* 55:185-191.
- Martínez-Jasso, C. 2002. *Ecología e historia natural de Neosocona oaxacensis (Araneae: Araneidae) en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, México: Selección de hábitat y análisis poblacional*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 83 pp.

- Márquez, M.C. 1968. Contribución al estudio de los ortópteros de México. IV. Ortópteros del Pedregal de San Ángel, Villa Obregón, D.F. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, Ser. Zool.* 39: 107-112.
- Mattson, W.J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:119-161.
- McNaughton, S. J., R. W. Ruess y S.W. Seagle. 1998. Large mammals and process dynamics in African ecosystems. *BioScience* 38:794-800.
- Mendoza, P.C. y E. Tovar. 1996. *Ecología de forrajeo de Sphenarium purpurascens (Orthoptera: acrididae) en la Reserva del Pedregal de San Ángel, México, D.F.* Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. U.N.A.M., México. 97 pp.
- Meserve, L.P., W.B. Milstead, R.G. Julio y M.J. Fabian. 1999. The interplay of biotic and abiotic factors in a semiarid Chilean mammal assemblage: results of a long-term experiment. *Oikos* 85:364-372.
- Moulder, B.C. y D.E. Reichle. 1972. Significance of spider predation in the energy dynamics of forest-floor arthropod communities. *Ecological Monographs* 42:473-498.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology.* John Wiley & Sons, Nueva York. 547 pp.
- Oksanen, L., S.D. Fretwell, J. Arruda y P. Niemelä. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of productivity. *American Naturalist* 118:240-261.
- Oksanen L. 1992. Evolution of exploitation ecosystems. I. Predation, foraging ecology and population dynamics in herbivores. *Evolutionary Ecology* 6:15-33.
- Oksanen, L. y T. Oksanen. 2000. The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. *American Naturalist* 155:703-723.
- Paine, R.T. 1971. The measurement and application of the calorie to ecological problems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:145-164.
- Persson, L., J. Bengtsson, B. A. Menge y M. E. Power. 1996. Productivity and consumer regulation: concepts, patterns and mechanism. En: Polis, G. A. y K. O. Winemiller (eds.). *Food webs. Integration of Patterns and Dynamics.* Chapman & Hall, Boston, 396-434.
- Petrusewicz, K. y A. Macfadyen. 1970. *Productivity of Terrestrial Animals. Principles and methods.* International Biological Programme, Handbook No. 13. Blackwell Scientific Publications, Berkshire. 190 pp.
- Phillipson, J. 1981. *Ecología Energética.* Omega, Barcelona. 56 pp.

- Pimm S, L. 1982. *Food Webs*. Chapman & Hall, Londres. 219 pp.
- Polis, G.A. y S.D. Hurd. 1996a. Linking marine and terrestrial food webs: allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities. *American Naturalist* 147:396-423.
- Polis G.A. y S.D. Hurd. 1996b. Allochthonous inputs across habitats, subsidized consumers and apparent trophic cascades: examples from the ocean-land interface. En: Polis, G.A. y K. Winemiller (eds.). *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*. Chapman & Hall, Nueva York, 275-285.
- Polis, G.A., S.D. Hurd, S. T. Jackson y F. Sánchez-Piñero. 1998. Multifactor population limitation: variable spatial and temporal control of spider on Gulf California Islands. *Ecology* 79:490-502.
- Polis, G.A., C. A. Myers y R. D. Holt. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:297-330.
- Power, M.E. 1992. Top-down and bottom up forces in food webs: do plants have primacy. *Ecology* 73:733-745.
- Price, P. W. y M.D. Hunter. 1995. Novelty and synthesis in the development of population dynamics. En: Capuchino, N. y P. W. Price (eds.). *Populations Dynamics: New Approaches and Synthesis*. Academic Press, San Diego, 324-341.
- Riechert, S. E. 1978. Games spiders play: Behavioral variability in territorial disputes. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3:135-162.
- Riechert S. E. 1979. Games spiders play. II. Resource assessment strategies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6:121-128.
- Rios-Casanova, L. 1993. *Análisis espacial y temporal de la comunidad de artrópodos epífitos del Pedregal de San Ángel*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 110 pp.
- Ritchie, M.E. y H. Olf. 1999. Herbivore diversity and plant dynamics: compensatory vs. additive effects. En: Olf, H., V.K. Brown y R. Dent (eds.). *Herbivores: Between Plant and predators*. Blackwell Scientific, Oxford, 175-204.
- Ritchie, M.E. y D. Tillman. 1993. Predictions of species interactions from consumer-resource theory: experimental test with grasshoppers and plants. *Oecologia* 94:516-527.
- Ritchie, M. E. 2000. Nitrogen limitation and trophic vs. abiotic influences on insects herbivores in a temperate grassland. *Ecology* 81:1601-1612.

- Roininen, H, P.W. Price y J. Tahvanainen. 1996. Bottom-up and top-down influences in the trophic system of a willow, a galling sawfly, parasitoids and inquilines. *Oikos* 77:44-50.
- Rypstra A. L. 1983. The importance of food and space in limiting web-spider densities; a test using field enclosures. *Oecologia* 59:312-316.
- Rypstra A. L. 1985. Aggregation of *Nephila clavipes* (L.) (Araneae: Araneidae) in relation to prey availability. *Journal of Arachnology* 13:71-78.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Angel, (D.F., México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas I.P.N. Mex.* 8:59-129.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México. 432 pp.
- Schmitter, E. 1953. Investigación petrológica en las lavas del Pedregal de San Ángel. En: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica el Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia natural y Manejo*. UNAM (1994), México, 107-122.
- Schmitz, O.J. 1998. Direct and indirect effects of predation and predation-risk in old-field interaction webs. *American Naturalist* 151:327-342.
- Schmitz, O.J., A.P. Beckerman y K.M. O'Brien. 1997. Behaviorally mediated trophic cascades : effects of predation risk on food web interactions. *Ecology* 78: 1388-1399.
- Smith, C. A. y E.J. Wood. 1998. *Energía en los Sistemas Biológicos*. Addison-Wesley Iberoamericana, Boston. 166 pp.
- Soberón, J. M., M. De la Cruz Rosas M. y G. Jiménez C. 1991. Ecología hipotética de la Reserva del Pedregal de San Ángel. En: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia natural y Manejo*. UNAM (1994), México, 129-148.
- Spiller, D.A. y T.W. Schoener. 1988. An experimental study of the effect of lizards on web-spider communities. *Ecological Monographs* 58:51-77.
- Spiller, D.A. y T.W. Schoener. 1990a. Lizards reduce food consumption by spiders: mechanism and consequences. *Oecologia* 83:153-161.
- Spiller D.A. y T.W. Schoener. 1990b. A terrestrial field experiment showing the impact of eliminating top predators on foliage damage. *Nature* 347:496-472.
- Stelgen, A.I. 1975. Energetics in a population of *Pardosa palustris* (Araneae: Lycosidae) on Hardangervidda, Norway. En: Wiolgolankl, K.K. (ed.). *Animal and System Analysis*. Springer Verlag, Nueva York, 129-144

- Strong, D.R. 1992. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology* 73:747-754.
- Stiling, P. y M. Rossi. 1997. Experimental manipulations of top-down and bottom-up factors in a tri-trophic system. *Ecology* 78: 1602-1606.
- Uetz, G.W., T.C. Kane y G.E. Stratton. 1982. Variation in the social grouping tendency of a communal web-building spider. *Science* 217:547-549.
- Ulanowicz, R.E. 1995. Ecosystem Trophic Foundations: Lindeman exonerata. En: Patten, B.C. y S.E. Gørgensen (eds.). *Complex Ecology. The Part-Whole Relations in Ecosystems*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, Nueva Jersey, 549-560.
- Valiente-Banuet, A. y E. De Luna. 1990. Una lista florística para la Reserva del Pedregal de San Ángel. *Acta Botánica Mexicana* 9:13-30.
- Van Hook, R.I. 1971. Energy and nutrient dynamics of spider and orthopteran populations in a grassland ecosystem. *Ecological Monographs* 41: 1-26.
- Vince, S. W., I. Valiela y J. M. Teal. 1981. An experimental study of destruction of herbivores insects communities in a salt marsh. *Ecology* 62:1622-1678.
- Vitousek, P.M. y R.W. Howarth. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? *Biogeochemistry* 13:87-115.
- Wedding, D.A. y D. Tilman. 1990. Species effects on nutrient cycling: A test with perennial grasses. *Oecologia* 84:433-441.
- White, T.C.R. 1984. The availability of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63:71-86.
- Wiegert, R.G. 1965. Energy dynamics of the grasshopper population in old field and alfalfa field ecosystems. *Oikos* 16: 161-176.
- Wilson, J.B. y A.D.Q. Agnew. 1992. Positive-feedback switches in plant communities. *Advances in Ecological Research* 23:263-336.
- Winemiller, K.O. y G.A. Polis. 1996. Food webs: What can they tell us about the world? En: Polis, G.A. y K.O. Winemiller (eds.). *Food Webs. Integration of Patterns and Dynamics*. Kluwer Academic Publishers, Boston, 1-22.
- Wise, D.H. 1983. Competitive mechanisms in a food-limited species: relative importance of interference and exploitative interactions among labyrinth spiders (Araneae: Araneidae). *Oecologia* 58:1-9.

- Wise, D.H. 1984. The role of competition in spider communities: insights from field experiments with a model organism. En: Strong, D.R., D. Simberloff, L.G. Abele y A.B. Thistle (eds.). *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princenton University Press, Princenton, 42-53.
- Wise, D. H. 1993. *Spiders in Ecological Webs*. Cambridge University Press, Cambridge. 329 pp.
- Wootton, J.T, M.E. Power, R.T. Paine y C.A. Pfister. 1996. Effects of productivity, consumers, competitors, and El Niño events on food chain patterns in a rocky intertidal community. *Procedures of the Natural Academy of Science* 93: 13855-13858.
- Zwölfer, H. y W. Völk. 1997. Influence of behaviour patterns of adult insects on resource utilization and population dynamics: a model of population control by three mayor components. *Entomologia Generalis* 21:129-144.

APENDICE 1

Cobertura absoluta y relativa de las especies registradas en tres sitios conservados y perturbados de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, usados para muestrear arañas de la especie *N. oaxacensis*. Datos de un muestreo del 19 de agosto de 2002.

Tabla A1.1 Cobertura absoluta y relativa de las especies vegetales registradas en el sitio Conservado 1.

Espece	Cobertura (cm)	Cobertura relativa (%)
<i>Muhlenbergia robusta</i> Hitchc. (Gramineae)	2551	43.73
<i>Dahlia coccinea</i> Cav. (Compositae)	858	14.71
<i>Verbesina virgata</i> Cav. (Compositae)	522	8.95
<i>Manfreda brachystachya</i> (Cav.) Rose (Amaryllidaceae)	442	7.58
<i>Eysenhardtia polystachya</i> Sarg. (Leguminosae)	271	4.65
<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq. (Sapindaceae)	240	4.11
<i>Commelina coelestis</i> var. Bourgeau Clarke (Commelinaceae)	147	2.52
<i>Cissus sicyoides</i> L. (Vitaceae)	126	2.16
<i>Opuntia tomentosa</i> Salm-Dyck (Cactaceae)	120	2.05
<i>Buddleia cordata</i> H.B.K. (Loganiaceae)	90	1.54
<i>Polypodium plebejum</i> Cham et Schl. (Polypodiaceae)	79	1.35
<i>Notholaena bonariensis</i> C. Chr. (Polypodiaceae)	60	1.02
<i>Loeselia mexicana</i> Brand. (Polemoniaceae)	55	0.94
<i>Dioscorea galeottiana</i> Kunth (Dioscoreaceae)	53	0.91
<i>Passiflora subpeltata</i> Ort. (Passifloraceae)	51	0.87
<i>Bouvardia ternifolia</i> Schl. (Rubiaceae)	47	0.08
<i>Gnaphalium brachypterum</i> DC. (Compositae)	47	0.08
<i>Polypodium subpetiolatum</i> Hook (Polypodiaceae)	33	0.57
<i>Stevia serrata</i> Cav. (Compositae)	20	0.34
<i>Mammillaria magnimamma</i> Haworth (Cactaceae)	12	0.21
<i>Calochortus barbatus</i> Painter (Liliaceae)	10	0.17
Total	5834	100

Tabla A1.2. Cobertura absoluta y relativa de las especies vegetales registradas en el sitio Conservado 2.

Especie	Cobertura (cm)	Cobertura relativa (%)
<i>Muhlenbergia robusta</i> Hitchc. (Gramineae)	1983	34.29
<i>Manfreda brachystachya</i> (Cav.) Rose (Amaryllidaceae)	892	15.4
<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq. (Sapindaceae)	818	14.15
<i>Dahlia coccinea</i> Cav. (Compositae)	601	10.39
<i>Oxalis latifolia</i> H.B.K. (Oxalidaceae)	270	4.66
<i>Verbesina virgata</i> Cav. (Compositae)	266	4.59
<i>Eysenhardtia polystachya</i> Sarg. (Leguminosae)	188	3.25
<i>Aegopogon tenellus</i> Trin. (Gramineae)	130	2.25
<i>Opuntia tomentosa</i> Salm-Dyck (Cactaceae)	128	2.21
<i>Commelina coelestis</i> var. Bourgeau Clarke (Commelinaceae)	121	2.09
<i>Pyracantha koidzumii</i> Rehd. (Rosaceae)	90	1.56
<i>Echeveria mucronata</i> Schl. (Crassulaceae)	88	1.52
<i>Cissus sicyoides</i> L. (Vitaceae)	79	1.36
<i>Wigandia urens</i> (Ruíz et Pavón) HBK. (Hydrophyllaceae)	40	0.69
<i>Baccharis sordescens</i> DC. (Compositae)	30	0.52
<i>Lagascea rigida</i> (Cav.) Stuessy (Compositae)	26	0.45
<i>Salvia mexicana</i> L. (Labiatae)	14	0.24
<i>Dioscorea galeottiana</i> Kunth (Dioscoreaceae)	14	0.24
<i>Zephyranthes concolor</i> Benth. et Hook (Amaryllidaceae)	5	0.09
Total	5783	100

Tabla A1.3. Cobertura absoluta y relativa de las especies vegetales registradas en el sitio Conservado 3.

Especie	Cobertura (cm)	Cobertura relativa (%)
<i>Muhlenbergia robusta</i> Hitchc. (Gramineae)	2112	39.75
<i>Dahlia coccinea</i> Cav. (Compositae)	1391	26.18
<i>Manfreda brachystachya</i> (Cav.) Rose (Amaryllidaceae)	554	10.43
<i>Buddleia cordata</i> H.B.K. (Loganiaceae)	255	4.8
<i>Stevia serrata</i> Cav. (Compositae)	220	4.41
<i>Commelina coelestis</i> var. <i>Bourgeaui</i> Clarke (Commelinaceae)	199	3.75
<i>Dioscorea galeottiana</i> Kunth (Dioscoreaceae)	85	1.6
<i>Baccharis sordescens</i> DC. (Compositae)	71	1.34
<i>Tagetes lucida</i> Cav. (Compositae)	67	1.26
<i>Verbesina virgata</i> Cav. (Compositae)	62	1.17
<i>Eupatorium petiolare</i> Moc. (Compositae)	56	0.94
<i>Rubus liebmannii</i> Focke (Rosaceae)	55	1.03
<i>Foeniculum vulgare</i> L. (Umbeliferae)	42	0.79
<i>Bouvardia ternifolia</i> Schl. (Rubiaceae)	30	0.56
<i>Rinchelytrum repens</i> (Willd.) C.E. Hubb. (Gramineae)	30	0.56
<i>Eysenhardtia polystachya</i> Sarg. (Leguminosae)	30	0.56
<i>Stevia ovata</i> Willd. (Compositae)	25	0.47
<i>Notholaena bonariensis</i> C. Chr. (Polypodiaceae)	20	0.38
<i>Mirabilis jalapa</i> L. (Nyctaginaceae)	10	0.19
<i>Polypodium plebejum</i> Cham. (Polypodiaceae)	5	0.09
Total	5313	100

Tabla A1.4. Cobertura absoluta y relativa de las especies vegetales registradas en el sitio **Perturbado 1.**

Especie	Cobertura (cm)	Cobertura relativa (%)
<i>Pennisetum clandestinum</i> Hochst. ex Chiov (Gramineae)	3293	59.38
<i>Mirabilis jalapa</i> L. (Nyctaginaceae)	1830	32.99
<i>Solanum nigrum</i> L. (Solanaceae)	158	2.84
<i>Saracha umbellata</i> Don. (Solanaceae)	125	2.25
<i>Trisetum virlettii</i> Fourn. (Gramineae)	75	1.35
<i>Muhlenbergia macroura</i> Hitchc. (Gramineae)	20	0.36
<i>Phytolacca icosandra</i> L. (Phytolaccaceae)	20	0.36
<i>Commelina tuberosa</i> L (Commelinaceae)	15	0.27
Sp. 1 (Cucurbitaceae)	10	0.18
Total	5546	100

Tabla A1.5. Cobertura absoluta y relativa de las especies vegetales registradas en el sitio **Perturbado 2.**

Especie	Cobertura (cm)	Cobertura relativa (%)
<i>Pennisetum clandestinum</i> Hochst. ex Chiov (Gramineae)	4320	85.2
<i>Commelina coelestis</i> var. <i>bourgeaui</i> Clarke (Commelinaceae)	220	4.33
<i>Mirabilis jalapa</i> L. (Nyctaginaceae)	165	3.25
<i>Portulaca mexicana</i> P. Wilson (Portulacaceae)	135	2.66
Sp. 1 (Rubiaceae)	120	2.36
Sp. 2 (Rubiaceae)	80	1.57
<i>Aegopogon tenellus</i> Trin. (Gramineae)	30	0.59
Total	5070	100

Tabla A1.6 Cobertura absoluta y relativa de las especies vegetales registradas en el sitio **Perturbado 3**.

Especie	Cobertura (cm)	Cobertura relativa (%)
<i>Pennisetum clandestinum</i> Hochst. ex Chiov (Gramineae)	3190	99.69
<i>Trisetum virlettii</i> Fourn. (Gramineae)	10	0.31
Total	3200	100

APÉNDICE 2

Densidades (ind. m⁻²), peso promedio por individuo (mg), peso por unidad de área (mg m⁻²) y productividad secundaria (kJ m⁻² año⁻¹) de la población de *Neoscona oaxacensis* en la Reserva ecológica del Pedregal de San Ángel, en sitios conservados y perturbados. Datos de 2001.

Tabla A2.1. Densidades (ind m^{-2}), peso por individuo (mg), peso por unidad de área (mg m^{-2}) y productividad secundaria ($\text{mg m}^{-2} \text{año}^{-1}$) y ($\text{kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$) de la población de *Neoscona oaxacensis* en la Reserva ecológica del Pedregal de San Ángel, en los sitios conservados. Año 2001. Los datos de densidad fueron ajustados con un modelo lineal y los pesos por individuo fueron ajustados con un modelo semilog. Fig. 6 y 7, respectivamente (ver Métodos).

Fecha	No. m^{-2} N_i	mg ind^{-1} W_i	Biomasa inicial (mg m^{-2})	mg m^{-2} semana $^{-1}$	J m^{-2} semana $^{-1}$
08-Jul-01	0.39	2.39	0.55	0	0
15-Jul-01	0.35	3.06		0.8	0.023
22-Jul-01	0.28	3.92		0.82	0.024
29-Jul-01	0.30	5.02		0.87	0.025
06-Ago-01	0.48	6.43		1.1	0.032
12-Ago-01	0.56	8.24		1.5	0.043
19-Ago-01	0.26	10.55		1.5	0.043
26-Ago-01	0.33	13.51		1.4	0.041
02-Sep-01	0.24	17.30		1.6	0.047
09-Sep-01	0.30	22.16		1.9	0.054
16-Sep-01	0.15	28.38		1.9	0.056
23-Sep-01	0.11	36.35		1.6	0.045
30-Sep-01	0.15	46.56		1.9	0.054
07-Oct-01	0.31	59.63		3.6	0.103
14-Oct-01	0.06	76.37		3.6	0.104
28-Oct-01	0.04	97.81		1.5	0.045
04-Nov-01	0.17	125.26		3.4	0.098
11-Nov-01	0.020	160.43		0	0
18-Nov-01	0.020	205.47		0	0
25-Nov-01	0.019	263.16		0	0
Productividad Anual				29.32	0.84

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

Tabla A2.2. . Densidades (ind m^{-2}), peso por individuo (mg), peso por unidad de área (mg m^{-2}) y productividad secundaria ($\text{mg m}^{-2} \text{año}^{-1}$) y ($\text{kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$) de la población de *Neoscona oaxacensis* en la Reserva ecológica del Pedregal de San Ángel, en los sitios perturbados. Año 2001. Los datos de densidad fueron ajustados con un modelo lineal y los pesos por individuo fueron ajustados con un modelo semilog. Fig. 6 y 7, respectivamente (ver Métodos).

Fecha	No. m^{-2} N_i	mg ind. $^{-1}$ W_i	Biomasa inicial (mg m^{-2})	mg m^{-2} semana $^{-1}$	J m^{-2} semana $^{-1}$
08-Jul-01	0.41	4.75	1.43	0	0
15-Jul-01	0.41	5.93		1.9	0.054
22-Jul-01	0.59	7.41		2.2	0.062
29-Jul-01	0.56	9.25		2.5	0.071
06-Ago-01	0.50	11.55		2.7	0.075
12-Ago-01	0.48	14.42		2.8	0.081
19-Ago-01	0.50	18.01		3.2	0.091
26-Ago-01	0.22	22.48		3	0.086
02-Sep-01	0.54	28.07		3.6	0.101
09-Sep-01	0.32	35.05		4.4	0.126
16-Sep-01	0.37	43.77		4.4	0.126
23-Sep-01	0.63	54.65		6.9	0.195
30-Sep-01	0.35	68.25		8	0.230
07-Oct-01	0.35	85.21		7.4	0.209
14-Oct-01	0.24	106.4		7.7	0.218
28-Oct-01	0.32	132.86		8.8	0.251
04-Nov-01	0.22	165.90		10.35	0.294
11-Nov-01	0.04	207.15		0	0
18-Nov-01	0.04	258.66		0	0
25-Nov-01	0.04	322.98		0	0
Productividad Anual				79.91	2.22