



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

Unidad Académica de los Ciclos Profesional y de
Posgrado Colegio de Ciencias y Humanidades y
Centro de Ecología

FLUJO DE ENERGIA A TRAVES DE Sphenarium
purpurascens (ORTHOPTERA: ACRIDIDAE) Y
PRODUCTIVIDAD PRIMARIA NETA AEREA
EN UNA COMUNIDAD XEROFITA

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
DOCTOR EN ECOLOGIA
P R E S E N T A
ZENON CANO SANTANA

México, D. F.

Diciembre, 1994

000 217751



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.

*Con todo mi amor a Juanita, mi
esposa, por estar a mi lado.*

*Con admiración a la Sra.
Carmen Santana Vda. de Cano,
mi mamá.*

*Con ternura a la Sra. Reyes
Badillo Vda. de Santana, mi
abuelita.*

INDICE

Resumen	1
Abstract	3
Presentación	5
I. INTRODUCCION GENERAL	7
1.1. Ecología energética	7
1.2. Energía solar y productividad primaria	7
1.3. Flujo de energía, productividad secundaria y eficiencias ecológicas	10
1.4. Herbívoros y ecosistemas	12
1.5. La Reserva del Pedregal como ecosistema	14
1.6. La importancia del herbívoro <u>Sphenarium purpurascens</u> en la Reserva del Pedregal	16
II. OBJETIVOS	19
III. SITIO DE ESTUDIO	21
IV. HISTORIA NATURAL DE <u>Sphenarium purpurascens</u>	23
V. BIOMASA AEREA NO FOLIAR Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACION PERENNE	26
5.1. Introducción	26
5.2. Materiales y Métodos	27
5.3. Resultados	31
5.4. Discusión	45
VI. PRODUCTIVIDAD PRIMARIA NETA AEREA	54
6.1. Introducción	54
6.2. Materiales y Métodos	55
6.3. Resultados	62
6.4. Discusión	98
VII. FLUJO DE ENERGIA A TRAVES DE <u>Sphenarium purpurascens</u>	107
7.1. Introducción	107
7.2. Materiales y Métodos	108
7.3. Resultados y Discusión	113
VIII. DISCUSION GENERAL	142
8.1. Topografía, sucesión y funcionamiento del Pedregal	142
8.2. Ritmos temporales en el funcionamiento del Pedregal	146
8.3. Especies importantes en el funcionamiento del Pedregal	147
8.4. <u>Sphenarium purpurascens</u> y el Pedregal	148
Literatura citada	151
Apéndice 1. Patrones de PPNA en términos de biomasa	168
Apéndice 2. Densidad y biomasa de cada estadio de desarrollo de <u>Sphenarium purpurascens</u> en 1990 y 1991	182
Apéndice 3. Cálculo de la productividad secundaria	191
Agradecimientos	195

RESUMEN

En este trabajo se determinó la biomasa aérea, la estructura de la vegetación, la productividad primaria neta aérea (PPNA) y el flujo de energía a través del herbívoro Sphenarium purpurascens (Orthoptera: Acrididae) en el matorral xerófilo de la Reserva del Pedregal de San Angel, en el periodo comprendido entre abril de 1990 y abril de 1992. Estas características se compararon entre sitios con topografía contrastante: sitios "planos" y sitios "abruptos", bajo la suposición de que la topografía afecta tanto la distribución de las plantas como la del insecto. La vegetación se estratificó en cuatro componentes: (i) estrato arbóreo, (ii) estrato arbustivo, (iii) estrato de plantas con tejidos aéreos perennes < 30 cm, y (iv) estrato de herbáceas. Para las plantas de las categorías (i), (ii) y (iii) la PPNA se determinó con un método basado en el análisis alométrico de las plantas, en tanto que a las del estrato (iv) ésta se determinó con un método de cosechas sucesivas. El flujo de energía a través del insecto fue analizado mediante muestreos de campo y mediciones de respiración, defecación y desperdicio realizados en laboratorio. En los sitios planos los valores de biomasa, cobertura y PPNA de árboles fueron menores, pero los de PPNA de herbáceas y de perennes < 30 cm fueron mayores que en los sitios abruptos. Los sitios abruptos presentaron una mayor PPNA de Eupatorium petiolare y Brickellia veronicaefolia que los planos, en tanto que Verbescina virgata y Echeveria gibbiflora presentaron una mayor PPNA en los sitios planos. La biomasa aérea no foliar de las plantas perennes fue de 674 g/m². Los datos indican que la biomasa leñosa en el estrato arbóreo se está incrementando a una tasa estimada de 71.8 g m⁻² año⁻¹ en los sitios abruptos, y de 19.5 g m⁻² año⁻¹ en los sitios planos. La biomasa máxima de plantas herbáceas ocurrió en octubre en los sitios planos y en septiembre en los sitios abruptos; y llegó a 257.6 y 329.2 g/m² en los primeros, y a 106.6 y 111.3 g/m² en los segundos (1990 y 1991, respectivamente). El contenido energético menor se encontró para los tallos de Opuntia tomentosa (11.1 kJ/g), y el mayor en las inflorescencias de Loeselia mexicana (23.8 kJ/g). Los tallos leñosos presentaron más contenido calórico que los no leñosos, mientras que los tallos de los árboles < 150 cm presentaron menos contenido calórico que los tallos de los árboles > 150 cm. La PPNA total estimada para los sitios planos fue 11,910 kJ m⁻² año⁻¹ en 1990 y de 13,261 kJ m⁻² año⁻¹ en 1991 (643 y 718 g m⁻² año⁻¹, respectivamente). Mientras que para los sitios abruptos fue de 9,923 kJ m⁻² año⁻¹ en 1990 y de 11,768 kJ m⁻² año⁻¹ en 1991 (517 y 621 g m⁻² año⁻¹, respectivamente). El promedio ponderado de estos valores, considerando la proporción de sitios planos/sitios abruptos (59.7%/40.3%), fue de 11,885 kJ m⁻² año⁻¹ (636 g m⁻² año⁻¹). Las especies que contribuyeron más a la PPNA fueron Verbescina virgata (16.3%), Muhlenbergia robusta (15.4%), Buddleia cordata (11.3%), y Dahlia coccinea (9.2%). S. purpurascens consumió 99.5 y 60.9 kJ m⁻² año⁻¹ en los sitios planos y 101.7 y 55.5 kJ m⁻² año⁻¹ en los sitios abruptos (1990 y 1991, respectivamente), lo cual representó de un 0.5% a un 1.0% de la PPNA. Promediando los valores de los dos años y ponderando la disponibilidad de cada tipo de sitio se encontró que de los 96.2 kJ m⁻² año⁻¹ que este herbívoro

removió de la vegetación, sólo consumió $79.6 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y desperdició $16.6 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. De lo que consumió, eliminó por defecación $46.8 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, y asimiló $32.8 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. De este último valor, perdió por respiración $12.8 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y almacenó en tejidos, como productividad secundaria, $20.1 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, lo cual indica que S. purpurascens presentó altos niveles de productividad y altas eficiencias de producción comparado con otros acridoideos. Los valores de consumo menores en 1991 y, en general, para todo los parámetros del flujo de energía, se atribuyeron a una alta mortalidad sufrida por las ninfas a principios de su temporada de crecimiento. Esta fue causada, probablemente, por los altos niveles de precipitación ocurridos tempranamente en 1991. Los resultado de este estudio sugieren que la topografía es un rasgo importante que determina varias características del ecosistema: (i) la tasa de acumulación de suelo, (ii) la velocidad sucesional, (iii) el desarrollo del estrato arbóreo, (iv) el microclima, (v) la distribución espacial de las especies vegetales, (vi) la estructura de la vegetación, (vii) los patrones de distribución de biomasa (entre diferentes estratos de la vegetación), (viii) los patrones de PPNA, y (ix) los patrones de flujo de energía.

ABSTRACT

The above-ground phytomass, vegetation structure, above-ground net primary productivity (ANPP), and energy flow through the herbivore Sphenarium purpurascens in the xeric community of "El Pedregal de San Angel" reserve were determined for the period between April 1990 and April 1992. These characteristics were compared between two types of sites with contrasting topography: "flat" (FS) and "rough" (RS) sites. The vegetation was classified in four categories: (i) tree stratum, (ii) shrub stratum, (iii) plants with perennial above-ground tissues < 30 cm, and (iv) herb stratum. For categories (i), (ii), and (iii) the ANPP was determined by means of a dimension analysis, and through sequential harvesting for the herb stratum. To estimate the energy flow through S. purpurascens field sampling and laboratory determinations of respiration, defecation and wasting were conducted. FS had lower tree phytomass, cover and productivity and higher herb and perennial plant < 30 cm ANPP than RS. FS had lower dominance of plant species than RS. Eupatorium petiolare and Brickellia veronicaefolia had higher ANPP in RS than FS, whereas Verbesina virgata and Echeveria gibbiflora had higher ANPP in FS. The above-ground phytomass of perennial plants (leaves excluded) was 674 g/m². Woody phytomass of tree stratum is growing at rates of 71.8 g m⁻² yr⁻¹ in RS and at 19.5 g m⁻² yr⁻¹ in FS. The maximum herb phytomass occurred in October on FS, and in September on RS (FS: 257.6 and 329 g/m²; RS: 106.6 and 111.3 g/m²; 1990 and 1991, respectively). The lowest energetic content was registered in Opuntia tomentosa cladodes (11.1 kJ/g), and the highest in Loeselia mexicana inflorescences (23.8 kJ/g). Woody stems had higher energetic content than non-woody stems, and stems of tree species < 150 cm had lower energetic content than stems of tree species > 150 cm. Total ANPP was 11,910 kJ m⁻² yr⁻¹ (643 g m⁻² yr⁻¹) in 1990, and 13,261 kJ m⁻² yr⁻¹ (718 g m⁻² yr⁻¹) in 1991 in FS. In RS, it was 9,923 kJ m⁻² yr⁻¹ (517 g m⁻² yr⁻¹) in 1990, and 11,768 kJ m⁻² yr⁻¹ (621 g m⁻² yr⁻¹) in 1991. Weighted mean ANPP was 11,885 kJ m⁻² yr⁻¹ (636 g m⁻² yr⁻¹) based on 59.7%/40.3% FS/RS ratio. Verbesina virgata (16.3%), Muhlenbergia robusta (15.4%), Buddleia cordata (11.3%), and Dahlia coccinea (9.2%) were the most important plant species with regard to their relative contributions to ANPP. The consumption of S. purpurascens was 99.5 and 60.9 kJ m⁻² yr⁻¹ in FS, and 101.7 and 55.5 kJ m⁻² yr⁻¹ in AS (1990 and 1991, respectively), representing between 0.5% and 1.0% of the ANPP. This herbivore removed 96.2 kJ m⁻² yr⁻¹, wasted 16.6 kJ m⁻² yr⁻¹, and consumed 79.6 kJ m⁻² yr⁻¹. It lost via egestion 46.8 kJ m⁻² yr⁻¹, assimilated 32.8, and 12.8 was lost via respiration. The secondary productivity was 20.1 kJ m⁻² yr⁻¹. S. purpurascens showed higher secondary productivity and production efficiencies than other Acridoidea reported in similar studies. Energy flow values in 1990 were higher than in 1991, perhaps due to higher mortality of nymphs in 1991 as a consequence of higher precipitation levels. The results from this study provide support for the notion that topography is an important factor influencing several ecosystem traits, such as: (i) soil accumulation rate, (ii) tree stratum development, (iii) succession rate, (iv) microclimate, (v) differential distribution of plant species, (vi) vegetation structure, (vii) biomass

distribution patterns (among vegetation strata), (viii) ANPP patterns, and (ix) energy flow patterns.

PRESENTACION

Este estudio consiste en un análisis descriptivo de la estructura de la vegetación y de los patrones de almacenamiento y flujo de energía del ecosistema conformado por la Reserva del Pedregal de San Angel, ubicada en el campus de la Universidad Nacional Autónoma de México, al SW de la Ciudad de México. Los aspectos estudiados fueron: (1) la estructura de la vegetación, (2) la biomasa aérea de la vegetación perenne, (3) la productividad primaria neta aérea (PPNA), y (4) el flujo de energía a través de uno de los herbívoros más importantes de la Reserva, el insecto acridido Sphenarium purpurascens. La hipótesis central de este estudio es que la topografía del Pedregal de San Angel afecta la PPNA y la distribución del herbívoro en esta comunidad.

Por el enfoque abordado, este es el primer trabajo realizado en un ecosistema terrestre mexicano que describe el flujo de energía a través de un herbívoro. También es el primero en el que se registra la PPNA de un ecosistema xerófito del país y uno de los primeros que aborda el análisis de ecosistemas desde un punto de vista energético. El Pedregal de San Angel es de interés para muchos científicos de la U.N.A.M., quienes han hecho de éste un laboratorio natural para llevar a cabo estudios de diversos tipos. Conocer la PPNA es de gran valor descriptivo, porque mide la fijación de la energía (y de la biomasa) por parte de las plantas, y es el sostén para el funcionamiento de los demás seres vivos.

La presente tesis doctoral se divide en ocho capítulos. En el primero de ellos se hace una introducción del tema de esta tesis dentro del campo de la ecología energética, señalando los principales conceptos de energética y las leyes que la rigen. Se señala la importancia de la energía solar como fuente principal de energía de los ecosistemas terrestres, y cómo su utilización por las plantas la hace disponible para los demás seres vivos. Se define a la productividad primaria neta como la medida de la tasa de fijación de energía (y de biomasa) por parte de las plantas. Se enfatiza el papel que cumplen los herbívoros en el funcionamiento de los ecosistemas, y la importancia de estudiarlos desde este punto de vista. Por último, se hace un planteamiento del problema a desarrollar, señalando la importancia que tienen las áreas cubiertas por el matorral xerófilo, y algunas características de la Reserva del Pedregal de San Angel como ecosistema.

En el segundo capítulo se señalan los objetivos generales del trabajo: (1) conocer la PPNA de la Reserva, (2) determinar la fracción de ésta que es consumida por S. purpurascens, y (3) conocer cómo afecta la topografía a éstos dos aspectos del funcionamiento del Pedregal de San Angel. También se plantean algunos objetivos particulares derivados de éstos.

En el tercer capítulo se detallan algunos aspectos descriptivos de la Reserva. Se definen las características de los dos tipos de sitios topográficos: los planos y los abruptos.

En el Capítulo IV se describen algunas características de la historia natural de S. purpurascens, indicando algunos datos obtenidos para identificar los estadios de desarrollo de este insecto.

En los siguientes tres capítulos se describe la biomasa aérea y estructura de la vegetación (Capítulo V), la PPNA (Capítulo VI), y el flujo de energía a través de S. purpurascens (Capítulo VII). En cada capítulo se enfatizan las diferencias de estas características del ecosistema en función de la topografía, así como las diferencias ocurridas entre ambos años de estudio (1990 y 1991).

En el Capítulo VIII se integra toda la información y se propone un modelo de funcionamiento del ecosistema dependiente de la topografía. Allí mismo se discute el papel que tiene S. purpurascens como herbívoro y el papel que tienen algunas especies de plantas importantes como fijadoras de energía y biomasa en este ecosistema.

I. INTRODUCCION GENERAL.

1.1. ECOLOGIA ENERGETICA

El funcionamiento de los ecosistemas está condicionado por los movimientos de materia y energía que en ellos ocurren. Los ciclos de materia que se presentan en un ecosistema dependen sobre todo de la energía solar, la cual, al ser captada por las plantas es transmitida a los siguientes niveles tróficos (Lindeman, 1942). Los mecanismos de captación, uso y transformación de la energía en un ecosistema constituyen el objeto de estudio de la ecología energética (Phillipson, 1966; Wiegert, 1976).

El uso de la energía por los seres vivos fue reconocido por Lavoisier (1777), quien demostró que los organismos consumen energía como alimento y la pierden en forma de calor. Siglo y medio después, Tansley (1935) definió el término de ecosistema, nivel de organización con el que algunos biólogos ya habían trabajado pero no habían definido explícitamente (ver Pomeroy *et al.*, 1988). Del mismo modo, aunque a principios de este siglo ya se había estudiado la energética de algunas poblaciones y comunidades (ver Wiegert, 1988), sólo a partir del trabajo de Lindeman (1942), quien desarrolló el concepto clásico de dinámica de los ecosistemas basado en la transferencia de energía de un nivel trófico a otro, se tuvo un marco conceptual donde dicho funcionamiento puede ser medido. Esta medición incluye no solamente el registro de cantidades de materia y energía contenidas en diferentes elementos del ecosistema, sino además medidas de tasas de transformación y de transferencia, así como de eficiencia de uso de energía. La importancia sintetizadora e integradora del trabajo de Lindeman hace de él el padre de la ecología energética. El modelo de funcionamiento propuesto por él y las predicciones derivadas del mismo todavía son tema de discusión y controversia (Wiegert, 1988; Burns, 1989; Strayer, 1991).

La importancia de los estudios con un enfoque energético radica en que las funciones de los seres vivos, incluido el hombre, dependen, ante todo, del uso de la energía (Phillipson, 1966). Por otro lado, la unidad de energía funciona como una medida de comparación entre poblaciones animales y vegetales de diferente tamaño (Southwood, 1978), de modo que la importancia de cada población dentro de un ecosistema (en términos de su funcionamiento) dependerá de la cantidad de energía que almacene, utilice y transmita a otros componentes del ecosistema, más que de su biomasa o densidad (Odum y Smalley, 1959; Phillipson, 1966).

1.2. ENERGIA SOLAR Y PRODUCTIVIDAD PRIMARIA

El sol, con mucho, la fuente de energía más importante en la Tierra, y de ella depende el funcionamiento de los sistemas vivos. La primera ley de la termodinámica establece la conservación de la energía, gracias a la cual es posible construir presupuestos energéticos de los ecosistemas, en tanto que la segunda ley establece que la conversión de un tipo de energía a otro no puede

ser 100% eficiente. La energía solar que llega a la superficie terrestre e incide sobre los tejidos fotosintéticos no es aprovechada en su totalidad. Sólo una pequeña fracción de esta energía es transformada a materia orgánica por las plantas verdes mediante el proceso de fotosíntesis. La energía total fijada por fotosíntesis constituye la productividad primaria bruta (PPB). Parte de esta energía se pierde a través de la respiración vegetal (R). A la energía remanente, almacenada en forma de materia orgánica, y disponible para los demás niveles tróficos, se le denomina productividad primaria neta (PPN) (i.e. $PPN = PPB - R$). Existe un ejemplo de este balance, proveniente de un pastizal situado a 120 km al N de Tokio. Allí, Akiyama et al. (1984) encontraron que la radiación solar anual fue de 4098 MJ/m², de ésta, 40.5% fue radiación fotosintéticamente activa (1658 MJ/m²) (Fig. 1.1A). La energía que almacenaron las plantas como PPN en lugares sometidos a forrajeo ligero fue de 22.1 MJ m² año⁻¹, es decir el 0.54% de la radiación total que llegó a esos sitios. En otro estudio más detallado realizado por Gosz et al. (1978), se encontró que en el bosque templado localizado en Hubbard Brook (New Hampshire, EE.UU.), la radiación solar anual fue de 2009 MJ/m². La luz reflejada por el follaje fue de 301 MJ m² año⁻¹, mientras que por calor se perdieron 827 MJ m² año⁻¹, y por evapotranspiración 837 MJ m² año⁻¹ (Fig. 1.1B). Así, la PPB fue de 43.5 MJ m² año⁻¹, de los cuales 23.9 MJ m² año⁻¹ se perdieron por respiración de las plantas y solamente se almacenaron 19.6 MJ m² año⁻¹ en tejidos vegetales como PPN (i.e. el 0.98% de la radiación solar que llegó a la superficie).

La productividad es una tasa, y las unidades en las que se mide son: (a) cantidad de CO₂ (o carbono) asimilado por las plantas, (b) cantidad de materia orgánica producida, o (c) cantidad de energía producida por las plantas. Cualquiera de estas unidades se expresa por unidad de superficie por unidad de tiempo (Wiegert, 1976). Así, mientras el término productividad denota una velocidad de fijación de energía o materia, el término producción denota cantidad de energía o materia producida en un período determinado (Odum, 1971).

La PPN representa la energía disponible para todos los demás seres vivos de un ecosistema, y por lo tanto determina su existencia. La estimación de este parámetro requiere de una metodología especial, la cual varía dependiendo de las características de la vegetación del ecosistema. La mayoría de los métodos se basan en la estimación de los incrementos de biomasa de la vegetación, tomando en cuenta las pérdidas de biomasa por muerte o por remoción por herbívoros. En el mismo sentido, la biomasa vegetal en pie es una característica importante de los ecosistemas, ya que ésta indica la cantidad de carbono que está almacenada y, de manera indirecta, la cantidad de recursos disponibles a los consumidores en un momento dado.

Debido a los problemas prácticos de excavar y separar las partes subterráneas de la vegetación, la productividad primaria neta de estas partes es difícil de evaluar (Bray, 1963; Dahlman y

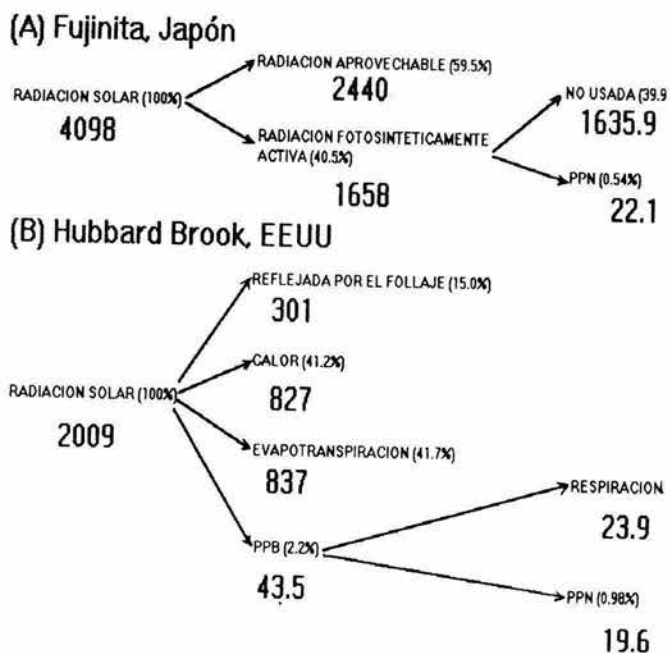


Figura 1.1. Destino y usos de la energía solar ($\text{MJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$) en (A) Fujinita, Japón (Akiyama *et al.*, 1984), y (B) Hubbard Brook, EEUU (Gosz *et al.*, 1978). Los datos entre paréntesis indican el porcentaje de la radiación solar total.

Kucera, 1965; Whittaker y Marks, 1975). Por ello la PPN se divide, por un lado, en la aportación que tienen los órganos subterráneos, denominada productividad primaria neta hipógea o bajo el suelo (PPNB) y, por otro, en la aportación que hacen los órganos que se desarrollan por encima de la superficie del suelo; a esta última se le denomina productividad primaria neta epígea o aérea (PPNA). Estos componentes corresponden a la energía disponible para los herbívoros subterráneos y aéreos, respectivamente, aunque una gran fracción de la PPNA regresa al suelo en forma de hojarasca y ramas muertas, haciéndola disponible para los descomponedores del suelo.

1.3. FLUJO DE ENERGÍA, PRODUCTIVIDAD SECUNDARIA Y EFICIENCIAS ECOLÓGICAS

El flujo de energía es el proceso de paso de energía a través de una población o nivel trófico (Fig. 1.2), el cual puede ser descrito mediante la siguiente ecuación (Petrušewicz y McFayden, 1970; Wiegert y Petersen, 1983):

$$C = P + R + F$$

donde **C** es el contenido de energía del alimento ingerido, **P** es la energía almacenada en el tejido o productividad secundaria, **R** es la energía que se pierde por respiración, y **F** es la pérdida de energía por egestión (heces + orina). La energía asimilada (**A**) es aquella que es consumida y no desechada en forma de heces u orina (i. e.: $A = P + R$)

La productividad secundaria, entonces, se puede definir como la tasa de fijación de energía (o materia seca) ingerida que es transferida a los tejidos corporales animales en un periodo de tiempo por unidad de área (Golley, 1968).

Hay que tener en consideración que la energía contenida en los tejidos removidos por un consumidor, no representa necesariamente la energía consumida por una población o nivel trófico. En el caso de los herbívoros, parte de los tejidos removidos son desperdiciados y caen directamente al suelo sin pasar por el tracto digestivo de los animales (Huntly, 1991). En varios estudios se ha estimado la energía desperdiciada (p. ej. Bailey y Mukerji, 1977; Gandar, 1982). Esta biomasa desperdiciada puede ocasionar una "lluvia" de hojarasca verde en algunos sistemas (Risley y Crossley, 1988), con un consiguiente efecto de la circulación de los nutrientes en el ecosistema.

Las eficiencias ecológicas que estiman el aprovechamiento de la energía consumida por los organismos en una cadena alimenticia se pueden calcular a distintos niveles. Por ejemplo, las eficiencias de asimilación (A/C) y de producción (P/C) son medidas de la eficiencia con la cual una población o nivel trófico aprovecha la energía para ser usada en su metabolismo o para ser almacenada en tejidos corporales (Phillipson, 1966; Wiegert y Petersen, 1983). Existe evidencia de que las eficiencias de

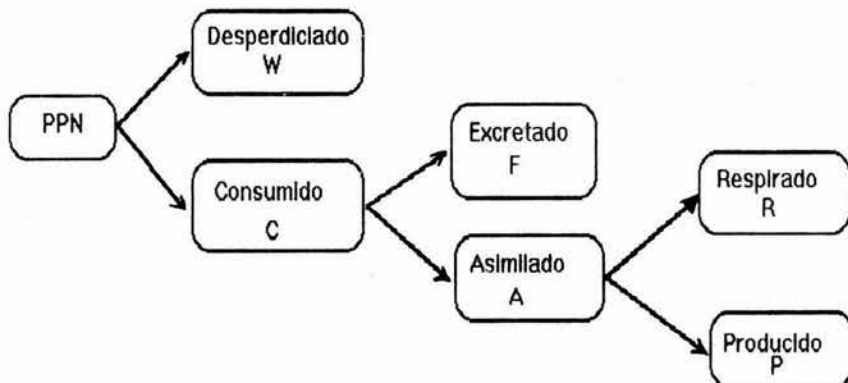


Figura 1.2. Diagrama esquemático generalizado del flujo de energía que ocurre a través de los herbívoros en un ecosistema.

asimilación de herbívoros acuáticos dependen de la disponibilidad del alimento, de la especie forrajeadora y de la especie forrajeadora (Shroeder, 1981), en tanto que para diversos herbívoros terrestres, tales como áfidos, himenópteros y cebras, las eficiencias ecoenergéticas disminuyen conforme decrece la calidad nutricional del alimento (ver referencias en Oksanen *et al.*, 1981).

1.4. HERBIVOROS Y ECOSISTEMAS

Los consumidores primarios pueden afectar las características de la comunidad y distintos procesos ecológicos (Petrusewicz y Grodzinski, 1975; Detling, 1988), según se detalla a continuación.

Uno de los efectos más evidentes de las actividades de los herbívoros sobre los ecosistemas es la remoción de la PPN (con la consecuente disminución de la biomasa vegetal), la cual puede variar del 1 al 94% de la PPNA por efecto de mamíferos herbívoros (McNaughton, 1985; Detling, 1988), o llegar hasta el 20.1% de la PPNA por efecto de invertebrados (principalmente insectos) (Smalley, 1960; Crawley, 1983; Detling, 1988). Los insectos herbívoros consumen, en promedio, el 3.6% de la PPN en diferentes ecosistemas terrestres (Wiegert y Petersen, 1983). Los herbívoros subterráneos (principalmente nemátodos) pueden remover entre el 7 y el 41% de la PPNB en pastizales y sabanas (Detling, 1988). El consumo y la acumulación de energía en los tejidos corporales de los herbívoros la hace disponible a los consumidores secundarios, facilitando su flujo hacia los niveles tróficos superiores (Lindeman, 1942; Golley, 1968).

Los herbívoros también pueden ocasionar cambios profundos en la composición de especies y en la diversidad de las comunidades de plantas (Harper, 1969; Chew, 1974; Petrusewicz y Grodzinski, 1975; Brown, 1985; Dirzo, 1985; Detling, 1988; Brown y Gange, 1989; Huntly, 1991). En una comunidad de matorrales de Colorado, entre 4 y 8 individuos por m² de *Anabrus simplex* (Orthoptera: Tettigonidae) reducen la cobertura de las plantas herbáceas entre 10.3% y 6.0%, pero no la cobertura de los arbustos (Redak *et al.*, 1992). Cambios más marcados se han encontrado en sitios colonizados por los perritos de las praderas, donde hay un incremento en la biomasa de arbustos y herbáceas y una reducción drástica en la biomasa de gramíneas por efecto de la colonización del herbívoro (Coppock *et al.*, 1983; Detling, 1988). Harper (1969) discute las circunstancias en que el forrajeo incrementa la diversidad, y cómo en ciertas condiciones el forrajeo la reduce. Al parecer, cuando los herbívoros se alimentan de las especies de plantas no dominantes, la diversidad disminuye por efecto del forrajeo, pero si éstos se alimentan de las plantas dominantes, la diversidad aumenta (Harper, 1969; Chew, 1974; Dirzo, 1985). Los efectos de los herbívoros sobre la diversidad dependen de la conducta alimenticia del animal, del tiempo de alimentación y de la apetecibilidad de las plantas dominantes (Harper, 1969; Chew, 1974).

Ciertos estudios han sugerido que los herbívoros pueden afectar de manera importante la sucesión, ya sea retardándola o

acelerándola (Crawley, 1983; Dirzo, 1985). Por ejemplo, el forrajeo de Trirhabda spp. (Coleoptera: Chrysomelidae) sobre la planta herbácea perenne Solidago canadensis, provoca un incremento en la cobertura de las plantas de estados sucesionales más tempranos, como algunos pastos y la hierba Fragaria virginiana (McBrien et al., 1983). Esto sugiere un retardo en la sucesión. En contraste, Lubchenco (1983) encontró que en un sistema marino cuyo patrón de sucesión es la dominancia sucesiva de (i) algas efímeras, (ii) Fuscus vesiculosus, y (iii) Ascophyllum nodosum, la presencia de un gasterópodo herbívoro, Littorina littorea, favorece una dominancia más rápida de Fuscus, en comparación con los sitios donde Littorina había sido excluida experimentalmente, donde las algas efímeras tardaban en perder su dominancia. Lo anterior sugiere que, en este caso, Littorina acelera la sucesión.

Un papel importante de los herbívoros en un ecosistema es la aceleración del ciclaje de materiales al desmenuzar la biomasa vegetal. Esto hace más fácil el proceso de mineralización, ya que aporta cierta cantidad de energía y nutrientes al nivel trófico de los descomponedores del suelo, y hace más rápido su retorno a las plantas (Petrusewicz y Grodzinski, 1975; McNaughton et al., 1988; Risley y Crossley, 1988; Lightfoot y Whitford, 1990; Holland y Detling, 1990; Holland et al., 1992). A través de este mecanismo, los herbívoros se interponen en el ciclo planta-suelo, promoviendo que el tejido vegetal llegue más rápido y más procesado al suelo en forma de tejido verde desperdiciado, heces, seda y cadáveres (Crawley, 1983; Risley y Crossley, 1988; Lightfoot y Whitford, 1990).

Lo anterior sugiere que la presencia y actividades de los herbívoros trascienden la simple relación productores-consumidores primarios. Las actividades de los herbívoros que se alimentan de las partes aéreas pueden afectar la abundancia de los organismos detritívoros y de los herbívoros del suelo. Un efecto indirecto de la herbivoría aérea es la reducción de la biomasa de las estructuras vegetales subterráneas (Burton, 1986; Moran y Whitham, 1990; Cain et al., 1991). Asimismo, las actividades de los herbívoros repercuten sobre los organismos y la estructura física del suelo, alterando la cantidad de hojarasca (Seastedt, 1985; Pastor et al., 1988; McNaughton et al., 1988). Por ejemplo, en sitios sometidos a forrajeo intenso de ganado vacuno, las densidades de los nemátodos del suelo son mayores que en sitios sin forrajeo (Smolik y Dodd, 1983). Otro estudio indica el mismo efecto debido al forrajeo de los perritos de las praderas (Ingham y Detling, 1984). Se ha sugerido que tales incrementos de invertebrados rizófagos asociados a las raíces de plantas sometidas a herbivoría foliar se deben al incremento del contenido de N en las raíces de esas plantas (Seastedt, 1985; Seastedt et al., 1988).

Los herbívoros alteran la PPN de los ecosistemas (Petrusewicz y Grodzinski, 1975; Jordan, 1983; Seastedt, 1985; Detling, 1988; McNaughton et al., 1988; Huntly, 1991). Según la "hipótesis de forrajeo óptimo" (Hilbert et al., 1981) la PPN es máxima a niveles intermedios de forrajeo. Tal patrón lo demuestran los datos de

McNaughton (1979) del Serengeti, y los de Jefferies (1988), quien cuantificó la PPNA de dos especies de pastos bajo diferentes niveles de forrajeo por gansos. Por el contrario, diversos datos empíricos han mostrado que esta respuesta no es universal (ver Detling, 1988). En un pastizal texano, por ejemplo, durante un año seco la PPNA fue mayor en los sitios forrajeados por ganado vacuno, comparado con la obtenida en sitios sin forrajeo; sin embargo, en un año más húmedo la situación se invirtió, pues los sitios sin forrajeo presentaron una mayor PPNA que los sitios sometidos a forrajeo (Heitschmidt *et al.*, 1982).

Debido a que la herbivoría puede afectar la PPN y el ciclaje de nutrientes, se ha sugerido que el impacto de los herbívoros dentro de los ecosistemas no significa sólo pérdida de tejidos, sino que éste puede tener un papel regulador de los ecosistemas (Chew, 1974; Mattson y Addy, 1975; Kitchell *et al.*, 1979; Detling, 1988). De este modo, las actividades de los herbívoros, a largo plazo, pueden interactuar con los procesos del ecosistema y de la comunidad, desarrollando una variedad de sistemas de retroalimentación (Mattson y Addy, 1975; Naiman, 1988; Fig. 1.3). Los herbívoros, en suma, pueden tener el papel de especies clave, por el efecto profundo que tienen sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Huntly, 1991).

1.5. LA RESERVA DEL PEDREGAL DE SAN ANGEL VISTA COMO ECOSISTEMA

A pesar de que las comunidades cubiertas por vegetación árida y semiárida del tipo conocido como matorral xerófilo son las más extendidas en la República Mexicana, ya que ocupan cerca del 40% de la superficie del país (Rzedowski, 1978), ningún trabajo ha abordado su estudio desde el punto de vista de la ecología de ecosistemas ni de la ecología energética. Aún más, reconociendo que dentro de la categoría de "matorral xerófilo" se incluyen tipos de vegetación muy variada, como chaparrales, mezquitales, matorrales crasicuales, matorrales rosetófilos, matorral submontano y encinares arbustivos, distribuidos en un amplio ámbito de sustratos y de climas (Rzedowski, 1978), que va desde el caluroso de las planicies costeras hasta los climas más templados de las partes altas del Altiplano, es notoria la necesidad de empezar a estudiar este tipo de ecosistemas tan variables en fisonomía y condiciones físicas. Por otra parte, el tipo de matorral xerófilo más estudiado en el mundo en diversos aspectos de su funcionamiento y estructura es el chaparral, ubicado generalmente en sitios de clima semiárido de tipo mediterráneo (i.e. con lluvias en el invierno), que está distribuido en la parte N de la península de Baja California, en California (E.U.A.), centro de Chile, SW de Australia y en los países del S de Europa (Rzedowski, 1978; ver p. ej. Thrower y Bradbury, 1977; Schlesinger y Gill, 1980; McMaster *et al.*, 1982; Larcher y Thomaser-Thin, 1988).

La Reserva del Pedregal de San Angel, que en lo sucesivo se le denominará "la Reserva" o "el Pedregal", está ubicada en el campus de la Universidad Nacional Autónoma de México, y presenta una



Figura 1.3. Influencia de los herbívoros sobre el funcionamiento de los ecosistemas debido a sus estrategias de forrajeo y a las alteraciones físicas del hábitat que provoca. La influencia de los herbívoros alcanza a afectar los ciclos biogeoquímicos en suelos, sedimentos y agua. Basado en Naiman (1988).

vegetación del tipo matorral xerófilo (Rzedowski, 1978: 248). Esta comunidad vegetal, sin embargo, resulta ser atípica en relación con otros matorrales xerófilos distribuidos en México, ya que este tipo de vegetación se distribuye generalmente en lugares con clima seco, con una precipitación media anual menor a 700 mm, (Rzedowski, 1978), en tanto que el Pedregal tiene un clima templado con una precipitación media anual de 870.2 mm (Valiente-Banuet y De Luna, 1990). Por esta razón, el funcionamiento de este sistema no puede extrapolarse a otros ecosistemas con este tipo de vegetación.

La PPN de la Reserva del Pedregal de San Angel, como la de la mayor parte de los lugares del planeta, es desconocida, aunque ha habido ciertos esfuerzos por obtener este dato indirectamente (Soberón et al., 1991). La importancia de la obtención de este parámetro radica en que éste puede traducirse en el conocimiento de cuánta biomasa está fijando la vegetación de esta zona, cuánto oxígeno se está produciendo, y cuánta energía y biomasa tienen disponible potencialmente los consumidores y los descomponedores en este ecosistema. Asimismo se desconoce cuál es la aportación de cada especie vegetal a la PPN y cuál es la biomasa vegetal que posee esta comunidad.

Un rasgo característico del ambiente físico del Pedregal es una topografía muy accidentada, caracterizada por la existencia de promontorios rocosos de gran tamaño, y de grietas y hoyos profundos. En contraste, también existen sitios más bien planos, conformados por zonas donde las variaciones de profundidad del terreno no son grandes (ver detalles en sección 3.3). Se ha sugerido que esta variación topográfica facilita una multiplicación de nichos, lo cual ha promovido el mantenimiento de una diversidad relativamente alta de plantas (Rzedowski, 1954; Alvarez et al., 1982). Es razonable postular que la topografía puede determinar las características de la vegetación, o bien que puede afectar la distribución y abundancia de ciertas especies vegetales. Esto sugeriría que la topografía puede influir en la distribución espacial de la PPN y del flujo de energía a través de los herbívoros, lo cual se reflejaría como diferencias en la estructura de la vegetación.

1.6. LA IMPORTANCIA DEL HERBIVORO Sphenarium purpurascens EN LA RESERVA DEL PEDREGAL

Considerando el estudio del Pedregal de San Angel como ecosistema, resulta importante conocer: (i) qué fracción de la energía (y biomasa) fijada por las plantas es consumida por los herbívoros, como una medida del impacto sobre los productores, y (ii) cuál es el papel de éstos en el funcionamiento de la comunidad. Ambos aspectos son desconocidos hasta la fecha en la Reserva.

Aunque hay muy pocos datos cuantitativos, en una revisión de los trabajos sobre la fauna del Pedregal (Cano-Santana, 1994), se encontró que los herbívoros que pueden tener mayor importancia en el flujo de energía de la Reserva del Pedregal son: el chapulín

Sphenarium purpurascens, el conejo Sylvilagus floridanus, los áfidos (sobre todo Aphis gossypii), los coleópteros crisomélidos (Nodonota curtula y Oedyonichus conspurcatus) asociados a los tepozanes, el tlacuache Didelphis virginiana, que aunque es omnívoro, puede considerarse un fitófago de importancia (Ceballos y Miranda, 1986), y el ácaro Mochloribatula sp. De todos ellos, el chapulín Sphenarium purpurascens Charpentier (Orthoptera: Acrididae) (que en lo sucesivo será referido sólo por su nombre genérico) parece ser el herbívoro más importante de la Reserva, por (i) el amplio espectro de dieta que tiene (Cano-Santana y Oyama, 1994; Tovar y Mendoza, mans.), (ii) su alta densidad y biomasa respecto a otros artrópodos epífitos (Rios-Casanova, 1993; Rios-Casanova y Cano-Santana, 1994), y (iii) los niveles de daño que les ocasiona a las plantas (Cano-Santana, 1987; Oyama et al., 1994).

En un muestreo realizado en julio de 1991, Rios-Casanova (1993) encontró que, dependiendo del tipo de ambiente, Sphenarium representa entre el 35.3 y 67.3% de la biomasa seca total que se colectó de todos los artrópodos epífitos. Para octubre de ese mismo año este insecto representó cerca del 95% de la biomasa de artrópodos en el Pedregal. En ese trabajo se encontró que Sphenarium es el artrópodo más importante en la temporada de lluvias ponderando su densidad, frecuencia y biomasa relativas.

En el Pedregal de San Angel se alimenta al menos de treinta especies de plantas con diferentes formas de crecimiento, entre las que se encuentran las Compositae Dahlia coccinea, Gnaphalium brachypterum, Montanoa tomentosa, Stevia rhombifolia, S. salicifolia y Verbesina virgata, además de las Loganiaceae Buddleia cordata y B. parviflora, la Dioscoraceae Dioscorea galeottiana, la Hydrophyllaceae Wigandia urens, la Rubiaceae Bouvardia ternifolia (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana y Oyama, 1994) y la Crassulaceae Echeveria gibbiflora, así como algunas especies de Gramineae, Amaryllidaceae, Cucurbitaceae, Begoniaceae, Nyctaginaceae, Solanaceae y Chenopodiaceae (obs. pers.). El ámbito de hospederos de los adultos es más amplio que el de las ninfas (Tovar y Mendoza, mans.).

En particular, se ha observado defoliación severa en Wigandia urens y Buddleia cordata debida a este herbívoro (obs. pers.). Asimismo, los niveles de daño registrados para algunas especies de plantas registrados en 1985 (Oyama et al., 1994) pueden ser adjudicados a la actividad alimenticia de Sphenarium. En un periodo de 40 días los niveles de remoción foliar (en porcentaje) registradas en ese trabajo para algunas especies vegetales, fueron las siguientes: Salvia mexicana, 29.4; Baccharis sp., 20.5; Eupatorium petiolare, 16.3; Stevia organoides, 15.4; Verbesina virgata, 10.0; Montanoa tomentosa, 9.9. Por otra parte, esta especie ha sido considerada como plaga en el Valle de Puebla por la Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos (SARH), en donde llegó a infestar un área de 7,000 a 27,339 ha de cultivos agrícolas, entre 1977 y 1992 (Méndez y Montoya, 1993). Es considerada también de importancia alimenticia para el hombre (Ramos-Elorduy, 1982) y se consume en varios lugares de la

República Mexicana, ya que presenta un 63% de peso seco en proteínas (Ramos-Elorduy et al., 1984). En el Pedregal Sphenarium constituye un eslabón en las cadenas alimenticias, siendo un alimento consumido por varias especies de arañas (Cano-Santana, 1987), aves (M.C. Arizmendi, com. pers.) y mamíferos (J.C. Chávez, com. pers.).

Los datos anteriores dejan entrever la importancia de conocer: (1) la PPN de una comunidad xerófito, lo cual ayudaría a empezar a comprender el funcionamiento de este tipo de ecosistemas, tan diversos en composición y variables en condiciones físicas en la que se desarrollan, y (2) el flujo de energía a través de una población de insectos herbívoros, de donde se obtiene una medida del impacto que tienen sobre los productores, y una medida de la energía y biomasa que pone a disposición de los depredadores y los descomponedores.

Bajo estas circunstancias, el trabajo que aquí se presenta es el primero en el país que pretende conocer la PPN y el flujo de energía a través de un herbívoro dentro de la dinámica de un ecosistema xerófito.

II. OBJETIVOS

Los objetivos generales de este trabajo son:

1. Conocer la estructura de la vegetación de la Reserva del Pedregal de San Angel, basada en las relaciones de abundancia, densidad, biomasa y tamaño de las especies de plantas que la componen.
2. Estimar la biomasa aérea no foliar de las plantas perennes y la PPNA total de la Reserva, así como la aportación que tienen los diferentes componentes de la vegetación a ambas características de este ecosistema.
3. Conocer el flujo de energía que ocurre a través de la población del herbívoro Sphenarium purpurascens del Pedregal de San Angel.
4. Determinar el efecto de la topografía sobre la estructura de la vegetación y la biomasa aérea que se traduzca en el conocimiento y explicación del patrón de PPNA de este ecosistema. Asimismo, determinar cómo afectan estas variables el patrón de flujo de energía a través de Sphenarium purpurascens.

Los objetivos particulares son:

1. Obtener ecuaciones de regresión que permitan conocer la biomasa leñosa (i.e. de tallos y ramas) de las principales especies de plantas perennes del Pedregal.
2. Conocer la contribución anual de biomasa y energía de las principales especies de plantas del Pedregal a la productividad primaria neta aérea del ecosistema.
3. Conocer los contenidos energéticos de diferentes partes de las plantas de las especies más importantes del ecosistema, así como de los chapulines de los diferentes estadios de desarrollo de Sphenarium.
4. Determinar el impacto que en términos de energía tienen las actividades de forrajeo de Sphenarium sobre la comunidad vegetal del Pedregal.
5. Estimar los niveles de productividad secundaria y de producción de heces y de masa vegetal desperdiciada por este chapulín, como medida de contribución a consumidores secundarios y descomponedores de este ecosistema.
6. Determinar las pérdidas metabólicas de energía por parte de Sphenarium en función de la temperatura y del estadio de desarrollo.
7. Evaluar las eficiencias ecológicas de la población de

Sphenarium del Pedregal de San Angel, que indiquen el nivel de aprovechamiento que tiene el acrídido sobre la energía contenida en los tejidos vegetales que remueven.

Todas estas características del ecosistema del Pedregal de San Angel fueron evaluadas en un trabajo realizado durante dos años de estudio (de abril de 1990 a abril de 1992). Aunque este trabajo enfatiza sobre todo los datos en unidades de energía (joules, J) por lo discutido en la sección 1.1, también se indican las productividades y algunos parámetros del flujo de energía en términos de biomasa.

III. SITIO DE ESTUDIO

3.1. LOCALIZACION.

La Reserva del Pedregal de San Angel se encuentra localizada en el campus de la Universidad Nacional Autónoma de México, en el SW de la ciudad de México (19° 17' N, 99° 11' W), a 2300 m de altitud. Ocupa un área de 146.89 ha, dentro de la asociación denominada Senecionetum praecosis (cf. Rzedowski, 1954), que originalmente cubría una extensión de 4045 ha y se vió reducida drásticamente por el crecimiento de la Ciudad de México.

3.2. CLIMA Y ESTACIONALIDAD

El clima del Pedregal, según la clasificación de Köppen modificada por García (1964), es Cb(w1) (w) que corresponde al templado subhúmedo con lluvias en el verano (Soberón et al., 1991). La temperatura media anual en el área de la Reserva es de 15.5 °C con variaciones extremas que van de los -6°C hasta los 34.6 °C (Valiente-Banuet y De Luna, 1990). La precipitación promedio anual es de 870.2 mm, con variaciones que van de los 814.7 a 925.7 mm (Soberón et al., 1991). Existe una estacionalidad marcada, con una temporada seca de noviembre a mayo, y una lluviosa de junio a octubre (Rzedowski, 1954; Meave et al., 1994).

3.3. GEOLOGIA Y SUELOS

El Pedregal de San Angel se originó a partir de la erupción del volcán Xitle ocurrida hace aproximadamente 2500 años (Enciso de la Vega, 1979). La lava al solidificarse originó un sustrato heterogéneo, formado por grietas, hoyos, hondonadas, planos y promontorios rocosos (Enciso de la Vega, 1979; Alvarez et al., 1982).

El sustrato rocoso del Pedregal tiene un espesor que varía entre 50 cm y 10 m (Enciso de la Vega, 1979), y está constituido por basalto gris oscuro con microcristales de olivino (Rzedowski, 1954).

Los suelos del Pedregal son arenoso-limosos, moderadamente ácidos, con gran cantidad de materia orgánica, potasio y calcio, pero pobres en nitrógeno y fósforo aprovechables; son de origen eólico y orgánico, así como de acarreos aluviales (Rzedowski, 1954). Su acumulación ocurre en grietas, fisuras y depresiones de terreno, y su espesor es de pocos centímetros, por lo que no se distinguen horizontes (Rzedowski, 1954).

3.4. TOPOGRAFIA Y VARIACION ESPACIAL

La topografía de la Reserva es, en general, accidentada. Sin embargo, pueden encontrarse zonas con accidentes topográficos poco profundos, o bien zonas completamente planas o con hondonadas poco pronunciadas. La variación topográfica provoca que se pueda determinar la existencia de dos tipos de sitios contrastantes: (i)

"sitios planos" que se ubican en las áreas menos accidentadas de la Reserva con terrenos completamente planos o con promontorios rocosos de menos de 1.5 m de altura o con hondonadas poco pronunciadas, o bien, con grietas y hoyos de menos de 1.5 m de profundidad, e (ii) "sitios abruptos", distribuidos en áreas con una topografía marcadamente accidentada, con grietas y hoyos profundos y/o con altos promontorios rocosos (con variaciones en el terreno mayores a 1.5 m). La distribución de cada tipo de sitio no es homogénea, sino que forma un mosaico de condiciones en toda la superficie de la Reserva. Además, estas diferencias de topografía parecen estar asociadas con un desarrollo diferencial de especies de plantas arbóreas, siendo los sitios abruptos los que parecen tener una mayor cobertura de plantas arbóreas que las zonas planas, dándole a las zonas abruptas un aspecto más cerrado en la vegetación y a las zonas planas un aspecto más abierto.

Para determinar la proporción existente entre sitios planos y abruptos, se llevó a cabo un muestreo de la topografía en la Reserva con el método de línea de Canfield (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Se cubrieron tres transectos elegidos al azar sobre de un mapa, que sumaron 1800 m. Se encontró que el 59.7% del área de la Reserva corresponde a sitios planos, y el 40.3% restante a sitios abruptos.

3.5. FLORA Y VEGETACION

La vegetación de la Reserva del Pedregal es un matorral xerófilo (Rzedowski, 1978), siendo algunas de las especies de plantas fisonómicamente más importantes Senecio praecox, Verbesina virgata, Muhlenbergia robusta, Wigandia urens, Montanoa tomentosa, Buddleia cordata y Dahlia coccinea. Este matorral está constituido por un estrato herbáceo bien desarrollado, un arbustivo un poco menos importante y algunos elementos arbóreos (Rzedowski y Rzedowski, 1979). Las plantas de esta comunidad presentan una gran variación de formas de crecimiento, ya que existen árboles (generalmente de menos de 7 m de altura), arbustos, semiarbustos, herbáceas perennes, herbáceas anuales, cactáceas globulares, platiopuntias, agaves, trepadoras, helechos, musgos y epifitas.

En el Pedregal se encuentran 302 especies vegetales agrupadas en 61 familias, considerando sólo fanerógamas (Valiente-Banuet y De Luna, 1990). Se ha sugerido que la alta diversidad vegetal encontrada en el área es producto de la posición que tiene el Valle de México entre dos zonas biogeográficas, y de la heterogeneidad del sustrato, la cual produce mosaicos de condiciones microclimáticas distintas que favorecen el establecimiento de una gran cantidad de especies con diferentes requerimientos ambientales (Rzedowski, 1954; Alvarez et al., 1982).

IV. HISTORIA NATURAL DE SPHENARIUM PURPURASCENS

4.1. MORFOLOGIA

El chapulín Sphenarium purpurascens es un ortóptero acridido áptero muy abundante en el Pedregal de San Angel durante la temporada de lluvias. Presenta gran variación individual en el tamaño y cantidad de marcas, así como en el patrón de coloración (verde, negro, gris o café) (Cueva-Del Castillo, 1994). También presenta dimorfismo sexual, ya que las hembras adultas presentan un metatórax más ancho que los machos adultos; las hembras también presentan la cabeza más grande, las antenas más cortas, los ojos más pequeños y los fémora de las patas más delgados que los machos (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989).

4.2. CICLO DE VIDA Y DISTRIBUCION

Las ninfas de Sphenarium purpurascens eclosionan a principios de junio y se desarrollan lentamente; los adultos aparecen en septiembre y desaparecen a finales de diciembre (Márquez, 1968; Cano-Santana y Oyama, 1992). Hay una sola generación al año, al final de la cual las hembras depositan una ooteca con 29 huevos en promedio (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989). Los huevecillos son depositados a 1.5 cm de la superficie del suelo (Méndez y Montoya, 1993), donde permanecen por cerca de cuatro meses (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989).

La población de Sphenarium del Pedregal de San Angel presenta cinco estadios ninfales, aunque hay algunas poblaciones de esta especie en Puebla que presentan siete (Méndez y Montoya, 1993). En un cultivo de 30 individuos, realizado en condiciones de laboratorio durante 1989, se encontró que cada estadio de desarrollo puede ser distinguido por las dimensiones de la cabeza (obs. pers.), y por la longitud promedio del cuerpo de cada uno de ellos (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989) (Tabla 4.1). En el laboratorio, las ninfas de primer estadio tardan en pasar al siguiente estadio 15.5 días (± 0.5 e.e.), las de segundo 12.5 (± 0.4), las de tercero 13.9 (± 0.5), en tanto que las de cuarto y las de quinto tardan 21.0 (± 0.4) y 23.5 (± 0.4 días), respectivamente (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989). La longevidad del adulto, en laboratorio, es de 86.4 (± 1.3) días (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989).

Sphenarium purpurascens presenta una amplia distribución geográfica, que abarca el centro, sur y sureste de México, hasta Guatemala (Kevan, 1977).

4.3. DEPREDADORES

Sphenarium purpurascens, por encontrarse en un nivel trófico intermedio cumple una doble función: como herbívoro de las plantas, y como alimento para otros animales de la Reserva. Sus principales enemigos son varias especies de arañas, en especial las que tejen sus trampas en el follaje, entre las que destaca Neoscona

TABLA 4.1. Dimensiones de la cabeza y longitud promedio del cuerpo para cada estadio de desarrollo de Sphenarium purpurascens.

Estadio	Dimensiones (mm)		
	Cabeza (intervalo) ^a		Cuerpo (\bar{x}) ^b
	Largo	Ancho	Largo
Primero	2.0-2.4	1.3-1.4	5
Segundo	2.6-3.1	1.5-1.7	8
Tercero	3.2-4.1	2.0	10
Cuarto	4.4-5.0	2.4-2.8	16
Quinto	5.1-5.9	2.8-3.2	20
Adultos	6.0-7.9	3.5-4.5	21

^aBasado en un cultivo de 30 individuos, realizado en laboratorio durante 1989 (obs. pers.).

^bSegún Serrano-Limón y Ramos-Elorduy (1989).

oaxacensis (obs. pers.). Algunas especies de aves lo pueden utilizar como alimento (M.C. Arizmendi, com. pers.), así como varias especies de mamíferos, entre las que se cuentan la musaraña Sorex saussurei saussurei, el ratón Peromyscus gratus, la rata Neotoma mexicana torquata, el cacomixtle Bassariscus astutus astutus, y el zorrillo Mephitis macroura macroura (J.C. Chávez, com. pers.), varios de los cuales son mamíferos abundantes en el Pedregal (Chávez, 1993; Negrete y Soberón, 1994). Desafortunadamente, faltan datos cuantitativos que describan cuáles son los principales depredadores y las tasas de mortalidad que sufre Sphenarium por depredación.

V. BIOMASA AEREA NO FOLIAR Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACION PERENNE

5.1. INTRODUCCION

El Pedregal de San Angel ha sido objeto de estudio desde antes que fuera declarada zona protegida inafectable. De hecho, los primeros estudios conocidos datan de finales del siglo pasado. Los aspectos que se han estudiado en este sitio son diversos: flora y vegetación (Rzedowski, 1954; Alvarez *et al.*, 1982; Valiente-Banuet y De Luna, 1990), fenología (Meave *et al.*, 1994), ecología de poblaciones de plantas (Cabrales-Vargas, 1991; Larson, 1992), insectos herbívoros asociados a algunas especies vegetales (Lechuga, 1971; Carbajal, 1975), e interacción planta-animal (Eguiarte, 1983; Núñez-Farfán, 1991; Cano-Santana y Oyama, 1992, 1994; Parra *et al.*, 1993), entre otros tópicos. Gran parte de la información obtenida está citada en el trabajo de compilación de Rojo (1994). En este trabajo destaca la ausencia de información acerca de la estructura de la vegetación de la Reserva que informe las relaciones de abundancia existentes entre las especies de plantas de la comunidad, lo cual permitiría discernir cuáles son las dominantes. Estos datos permitirían determinar sobre qué especies de la Reserva sería más importante estudiar su ecología, por la probable importancia que éstas tendrían en la estructura y el funcionamiento de la comunidad. Además, se considera que las posibles variaciones en los patrones de PPN y de flujo de energía están mediadas por las diferencias espaciales que puedan ocurrir en la estructura de la vegetación por efecto de la topografía.

Mueller-Dombois y Ellenberg (1974) definen la estructura de la vegetación en cinco niveles: (i) fisonomía de la vegetación (aparición externa de la vegetación), (ii) estructura de biomasa (relaciones de biomasa), (iii) estructuras de forma de vida (composición de formas de crecimiento de las plantas), (iv) estructura florística (composición de especies), y (v) estructura de tamaños (distribución numérica de individuos de diferente tamaño por especie de planta). Sin embargo, la estructura de la comunidad ha sido definida por otros ecólogos como el patrón de asignación de recursos entre especies de una comunidad y los patrones de abundancia temporal y espacial (Cody y Diamond, 1975; Giller, 1984). Giller (1984) sustenta que se puede examinar la estructura de la comunidad concentrando la atención sobre el número de especies y su abundancia relativa. Lo anterior sugiere que la diversidad, un índice que relaciona ambos parámetros, puede ser considerado como una característica de la estructura de la comunidad.

En la literatura se sugieren métodos para determinar la importancia relativa de cada especie dentro de una comunidad vegetal, donde se establece que los parámetros que determinan la importancia de una especie son: su densidad, su frecuencia y su dominancia (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Krebs, 1978); ésta última estimada indirectamente por su cobertura (el área de follaje que recibe la luz solar) o por su área basal (el área que tienen los tallos a ras del suelo) (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). A

pesar de que en realidad la biomasa debería ser considerada como el parámetro que mejor estima la dominancia de una especie, desafortunadamente esta variable no se usa por la inversión de recursos que requiere su obtención. Es por ello que la obtención de ecuaciones que permitan estimar la biomasa de las plantas a partir de medidas de fácil obtención (como la cobertura, el área basal o la altura), resultan ser de valiosa utilidad. La biomasa presente en una comunidad representa el almacén de carbono capturado de la atmósfera, y es un indicador de la cantidad de recursos disponible para los herbívoros.

En este capítulo se comparan algunas características de la estructura de la vegetación que presenta tejidos aéreos perennes en el Pedregal, así como los patrones de distribución de biomasa aérea no foliar de estas plantas en función de la topografía. Los análisis se basan sólo en plantas con tejidos aéreos perennes debido a que éstas son las que se presentan todo el año y están sujetas en menor grado a cambios estacionales en su biomasa de tallos y ramas. Se analiza también la variación temporal de la biomasa de algunos componentes de la vegetación a partir de muestreos realizados en 1991 y 1992. El objetivo fue probar la existencia de diferencias en la estructura de la vegetación entre sitios planos y abruptos, las cuales pueden estar asociadas con diferencias en el patrón espacial de PPNA y de flujo de energía a través de los herbívoros. Finalmente, en este estudio se buscó determinar el nivel de cambios en la biomasa de los estratos arbustivo y arbóreo debidos al crecimiento, muerte y reclutamiento de las plantas.

5.2. MATERIALES Y METODOS

5.2.1. Muestreo y estratificación de la vegetación. Se realizó un muestreo estratificado al azar considerando dos tipos de sitios, los planos y los abruptos (ver sección 3.3). Los estratos de altura de vegetación considerados se definieron arbitrariamente como sigue:

(i) Estrato arbustivo. En esta categorías se concentró a todos los arbustos con una altura > 30 cm, a las herbáceas con tejidos aéreos perennes (excepto gramíneas, helechos y enredaderas) con alturas > 30 cm, y a los árboles con una altura > 30 pero < 150 cm.

(ii) Estrato arbóreo. Este incluyó a todas aquellas plantas leñosas monopodiales con una altura > 150 cm.

(iii) Estrato perenne < 30 cm. Consideró a las plantas herbáceas con tejidos aéreos perennes (excluyendo gramíneas, enredaderas y helechos) y a las especies arbustivas y arbóreas, todas ellas < 30 cm de altura.

Las herbáceas con tejidos aéreos perennes como gramíneas, helechos y enredaderas se excluyeron debido a la dificultad para estimar su biomasa a partir de un análisis alométrico. En lo sucesivo y salvo que se indique lo contrario la denominación

"perenne" aludirá a todos los tejidos aéreos.

En un mapa a escala de la Reserva se seleccionaron al azar un total de 20 cuadros de 10 x 10 m cada uno, distribuyendo 10 en cada tipo de sitio (plano o abrupto). Se midieron todas las plantas arbóreas presentes en cada cuadro. A su vez, dentro de cada cuadro de 10 x 10 m, se seleccionó al azar un subcuadro de 5 x 5 m en uno de sus vértices. Se midieron todas las plantas arbustivas presentes en cada uno de estos cuadros.

Asimismo, se ubicaron 6 sitios de estudio permanentes de 20 x 30 m, tres localizados en zonas planas y tres en zonas abruptas. Dentro de cada uno de ellos se seleccionaron aleatoriamente 5 cuadros de 1 x 1 m, sumando 15 cuadros por tipo de sitio. Las plantas herbáceas perennes ubicadas en estos cuadros fueron medidas y marcadas.

Tales tamaños de muestra se ajustaron a los criterios propuestos por basaron en Mueller-Dombois y Ellenberg (1974). Sin embargo, a pesar de que estos autores consideran que para muestrear el estrato arbustivo es suficiente usar cuadros de 4 x 4 m, en este estudio se seleccionó un tamaño de cuadro más grande debido a que aquí se incluían arbustos de gran talla (como Senecio praecox y Verbesina virgata).

5.2.2. Análisis dimensional de las plantas. Se estimó la biomasa en pie de las plantas perennes considerando sólo la biomasa aérea no foliar (equivalente a la biomasa leñosa, excepto por la presencia de plantas herbáceas y suculentas), realizando un análisis dimensional o alométrico previo (Woodwell y Whittaker, 1968; Whittaker y Marks, 1975; Golley, 1979; Catchpole y Wheeler, 1992; Martínez-Yrizar et al., 1992) con las especies de plantas encontradas en los sitios de estudio. Este análisis consiste en obtener ecuaciones que estimen la biomasa de las plantas a partir de las medidas de su talla (p. ej. diámetro del tallo, altura, etc.). Para esto entre ocho y 16 individuos de diferente tamaño de cada especie encontrada en el muestreo, fueron medidos y cortados desde su base. La cosecha de plantas se realizó en sitios localizados fuera de los cuadros de estudio, preferentemente en la periferia de la Reserva, durante la temporada seca (diciembre, 1989-enero, 1990). Este periodo de cosecha se eligió suponiendo que en secas las plantas presentan el mínimo contenido de agua, ya que la humedad incrementa el diámetro de los tallos (M. Maass, com. pers.). Antes de pesar las plantas, éstas fueron defoliadas manualmente. Cuando el peso de los tallos fué menor de 1 kg, la muestra se depositó en un horno directamente hasta obtener el peso seco de ésta. Cuando el peso de la planta > 1 kg, se tomó una alícuota de tallos y ramas (tres muestras por especie) que fué pesada en fresco. Todas las muestras fueron secadas hasta obtener el peso constante a 60°C. Una vez seca, la muestra se pesó para conocer su contenido porcentual de agua. Los datos de peso fresco de las muestras fueron corregidos para obtener su peso seco. Las dimensiones obtenidas de las plantas cortadas fueron: (i) diámetro (d) del tallo a los 10 cm de altura en arbustos, y a los 30 y 130

cm (i.e. a la altura del pecho) de altura en árboles, y (ii) altura (H). Se realizaron análisis de regresión para estimar la biomasa seca de los tallos para cada especie en función de: (i) altura (H), (ii) área basal ($AB = \pi * (d/2)^2$, suponiendo que son elipsoidales), y (iii) Volumen del tallo ($VT = H * AB$, suponiendo que son cilíndricos).

Para el caso de los nopales (Opuntia tomentosa), la biomasa se estimó a partir de la suma de los datos de biomasa de sus cladodios individuales. Se colectaron 31 cladodios de diferentes tamaños, los cuales fueron medidos, secados hasta obtener el peso constante a 60°C, y finalmente pesados. Las medidas tomadas a los cladodios fueron largo (a) y ancho (b). La biomasa de éstos fue estimada en función del área (A) del cladodio ($A = \pi * ((a + b)/4)^2$, suponiendo un área elipsoidal).

Para el caso del cacto Mammillaria magnimamma, se estimó su biomasa a partir de los datos de ocho individuos medidos y cosechados (en su parte aérea), secados hasta obtener el peso constante a 60°C y pesados. Las medidas tomadas fueron el diámetro máximo de su tallo (d) y el diámetro perpendicular a éste (d'). La biomasa seca de su tallo se estimó en función de la cobertura (Cob) de su tallo ($Cob = \pi * ((d + d')/4)^2$, suponiendo un área elipsoidal).

5.2.3. Biomasa en pie. Todas las plantas de cada estrato encontradas en los cuadros seleccionados al azar fueron marcadas y medidas. Las medidas obtenidas de los árboles fueron: (i) altura, (ii) diámetro a los 30 cm, y (iii) diámetro a los 130 cm de altura. A los arbustos se les registró: (i) altura, (ii) número de ramas, y (iii) diámetro a los 10 cm de cada rama seleccionada. A los arbustos con más de 5 ramas se les seleccionaron 5 de éstas al azar y se marcaron con pintura de aceite, con excepción de los individuos de Senecio praecox, a los cuales se le midieron todas sus ramas. A las plantas perennes < 30 cm de altura se les registró (i) diámetro del tallo en su base, (ii) altura, y (iii) número de ramas. A los individuos de Opuntia tomentosa todos sus cladodios no leñosos fueron marcados con pintura de aceite; además en ellos se registraba (i) altura, (ii) número de cladodios, y (iii) largo y ancho de cada cladodio. A los individuos de Mammillaria magnimamma se les registró (i) altura y (ii) largo y ancho de su tallo. En mediciones que se realizaron por más de un año, se marcaron los individuos nuevos, y si algunas ramas morían en los arbustos de más de 5 ramas, éstas se reemplazaban por otras ramas seleccionadas al azar. Se consideraba como rama a cualquier eje vertical que se diferenciara antes de los 10 cm de altura y, en el caso de arbustos, que éste fuera leñoso.

La estimación de la biomasa aérea no foliar (por estrato, por especie y total) de las plantas perennes registradas en los cuadros de estudio permanente, se obtuvo mediante la aplicación de las ecuaciones que estiman la biomasa seca para cada especie de cada estrato obtenida del análisis dimensional (sección 5.2.2), las cuales estuvieron basadas en las medidas de todas las plantas

registradas en los muestreos realizados en el mes de abril de cada año considerado. Así, se estimó la biomasa aérea no foliar (peso seco) de las plantas perennes de los estratos arbustivo y arbóreo del Pedregal en abril de 1990 y en abril de 1991, usando las regresiones obtenidas en el análisis dimensional realizado para cada especie (Tabla 5.2). En abril de 1992 se estimó la biomasa en pie solamente de las plantas del estrato arbóreo y de las siguientes especies del estrato arbustivo: Senecio praecox, Buddleia cordata, Opuntia tomentosa, Buddleia parviflora, Wigandia urens, Eysenhardtia polystachya, Bouvardia ternifolia, Echeveria gibbiflora y Dodonaea viscosa, ya que sólo para estas especies fue posible tomar medidas de todas sus ramas en este año. La biomasa en pie de las plantas perennes de menos de 30 cm de altura sólo fue estimada en abril de 1990, ya que los reclutamientos en este estrato no fueron registrados para los años siguientes.

Por lo anterior, en lo sucesivo y salvo que se señale lo contrario, cuando se haga referencia a biomasa o a biomasa en pie se deberá entender biomasa aérea no foliar, que incluye biomasa de tallos y ramas solamente.

La biomasa en pie fue comparada, por especie, entre sitios y años con un Análisis de Varianza (ANDEVA) de dos vías (Zar, 1984).

5.2.4. Estructura de la vegetación. Se calculó el valor de importancia (VI_i) (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974) para cada especie (i), el cual es una medida que integra la frecuencia relativa ($Frec_i$ %), la densidad relativa ($Dens_i$ %) y el área basal relativa; en este caso el área basal se sustituyó por la biomasa relativa ($Biom_i$ %), y se calculó con la siguiente ecuación:

$$VI_i = Frec_i + Dens_i + Biom_i$$

La diversidad de especies para cada estrato de vegetación se cuantificó según el índice de Shannon-Wiener (H'), usando una fórmula dada por Margalef (1968):

$$H' = - \sum_{i=1}^S [(ni/N) * \log_{10} (ni/N)]$$

donde H' es el índice de Shannon, ni es el valor de importancia de cada especie, N es el valor de importancia de todas las especies dentro de un estrato, y S es la riqueza específica. El índice de dominancia de Simpson (1949) de la comunidad (D) también fue calculado:

$$D = \sum_{i=1}^S (ni/N)^2.$$

Con los datos de altura se analizó la distribución de tamaños de las plantas en el estrato arbóreo y en el estrato arbustivo.

Las alturas, coberturas e índices de diversidad fueron comparadas entre sitios mediante una prueba de t (Zar, 1984).

5.3. RESULTADOS

5.3.1. Composición de especies. Un total de 25 especies de plantas perennes fueron encontradas en el muestreo de los tres estratos considerados (Tabla 5.1). De éstas sólo se registraron dos especies de herbáceas perennes (Iresine celosia y Plumbago pulchella), una especie semiarbustiva (sensu Whittaker [1975]; Salvia mexicana), y seis especies de árboles (Buddleia cordata, B. parviflora, Dodonaea viscosa, Eysenhardtia polystachya, Fraxinus uhdei, y Wigandia urens). A B. parviflora, D. viscosa, E. polystachya y W. urens se les asignó a la categoría arbórea, aunque pueden ser arbustivas o arborescentes (Ochoa, 1976, 1985; Sánchez, 1980; Marroquín, 1985). El género Dodonaea contiene especies arbóreas o arbustivas (Marroquín, 1985), pero D. viscosa es citada con forma de crecimiento arbustiva (Sánchez, 1980; Marroquín, 1985). Sin embargo, se encontró que el 68% de los individuos de esta especie, con una altura mayor a 1.5 m que cayeron en los cuadros de muestreo, tuvieron una forma de crecimiento arbórea (i.e. con ramificaciones por arriba de su base [Moreno, 1984]), llegando a medir hasta 5.4 m de altura.

Dos individuos de Agave sp., encontrados en un sitio abrupto, no se consideraron en los análisis por ser post-reproductivos senescentes con pocos tejidos vivos.

Mammillaria magnimamma fue la única especie perenne exclusiva del estrato de plantas < 30 cm presente en el muestreo.

Para facilitar la lectura las especies de plantas de la Tabla 5.1 podrán ser referidas por su nombre genérico, excepto las dos especies de Buddleia y de Iresine.

5.3.2. Análisis dimensional de la plantas. La Tabla 5.2 muestra los resultados del análisis alométrico (o dimensional) de las especies de plantas encontradas en el muestreo. En general, el área basal calculada a partir del diámetro del tallo a los 10 cm de altura de cada rama de un arbusto o herbácea perenne fué un buen predictor de la biomasa ($r^2 = 0.821$ a 1.000 , exceptuando a Iresine celosia: $r^2 = 0.730$, y a Plumbago pulchella: $r^2 = 0.411$). El mejor estimador de la biomasa para Iresine celosia fue el volumen del tallo ($r^2 = 0.912$), y para Plumbago fue la altura del tallo ($r^2 = 0.865$). Los tallos de I. celosia y de Plumbago no son leñosos y no soportan erectos el peso de las hojas, sino que pueden crecer apoyados a otras plantas, o bien crecer de forma rastrera.

Para los árboles se encontró que el área basal (**AB**) calculada a partir del diámetro (o perímetro) del tallo a los 30 cm resultó ser un mejor estimador que el **AB** calculada a partir del diámetro (o perímetro) a la altura del pecho (130 cm) ($r^2 = 0.954$ a 0.999 con **AB** a 30 cm; $r^2 = 0.856$ a 0.984 con **AB** a los 130 cm). La ecuación que explicó la menor variación se obtuvo para Wigandia, en tanto que la que explicó la mayor variación fue la de Fraxinus.

Para Mammillaria magnimamma y Opuntia tomentosa, la cobertura

Tabla 5.1. Lista de las especies con tallos perennes encontradas en los estratos arbustivo y arbóreo de la Reserva del Pedregal. FC= forma de crecimiento. Los términos perenne y caducifolio hacen referencia a las hojas. La nomenclatura está basada en Valiente-Banuet y De Luna (1990).

Espece	Familia	FC ^a	Clave
<i>Baccharis ramulosa</i> (DC.) Gray	Compositae	Arbusto	Bac
<i>Bouvardia ternifolia</i> Schl.	Rubiaceae	Arbusto	Bou
<i>Buddleia cordata</i> H.B.K.	Loganiaceae	Arbol perenne	Bc
<i>B. parviflora</i> H.B.K.	Loganiaceae	Arbol perenne	Bp
<i>Brickellia veronicaefolia</i> (H.B.K.) Gray	Compositae	Arbusto	Bri
<i>Bursera fagaroides</i> (H.B.K.) Engl.	Burseraceae	Arbusto	Bur
<i>Calliandra grandifolia</i> (L'Hér.) Benth.	Leguminosae	Arbusto	Cal
<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq.	Sapindaceae	Arbol perenne	Dv
<i>Echeveria gibbiflora</i> DC.	Crassulaceae	Arbusto suculento	Ech
<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ort.) Sarg.	Leguminosae	Arbol caducifolio	Ep
<i>Eupatorium petiolare</i> Moc.	Compositae	Arbusto	Eup
<i>Fraxinus uhdei</i> (Wenzig) Lingelsh.	Oleaceae	Arbol perenne	Fu
<i>Iresine calea</i> Ibañez	Amaranthaceae	Arbusto	Ica
<i>I. celosia</i> L.	Amaranthaceae	Herbácea perenne	Ice
<i>Lagascea rigida</i> (H.B.K.) Stuessy	Compositae	Arbusto	Lag
<i>Loeselia mexicana</i> Brand	Polemoniaceae	Arbusto	Loe
<i>Mammillaria magnimamma</i> Haworth	Cactaceae	arbusto suculento	Mam
<i>Montanoa tomentosa</i> Cerv.	Compositae	Arbusto	Mont
<i>Opuntia tomentosa</i> Salm-Dyck	Cactaceae	Arbusto suculento	Opu
<i>Plumbago pulchella</i> Boiss.	Plumbaginaceae	Herbácea perenne	Plu
<i>Salvia mexicana</i> L.	Labiatae	Semiarbusto	Sal
<i>Senecio praecox</i> DC.	Compositae	Arbusto suculento	Sen
<i>Stevia salicifolia</i> Cav.	Compositae	Arbusto	Ste
<i>Verbesina virgata</i> Cav.	Compositae	Arbusto	Ver
<i>Wigandia urens</i> (Ruiz & Pavón) H.B.K.	Hydrophyllaceae	Arbol	Wu

^aCasificación según Whittaker, 1975.

Tabla 5.2. Modelos alométricos exponenciales para estimar la biomasa seca de los tallos y ramas de las plantas perennes de la Reserva del Pedregal de San Angel, a partir de medidas de su talla. Los modelos se obtuvieron a partir de plantas cosechadas en diciembre de 1990 y enero de 1991.

Especie	Modelo ^a	r ²	N	P
<u>Baccharis ramulosa</u>	B=101.089(A10) ^{0.990}	0.990	9	<0.001
<u>Bouvardia ternifolia</u>	B=48.618(A10) ^{1.300}	0.946	12	<0.001
<u>Buddleia cordata</u>	B=54.544(A10) ^{1.292}	0.938	16	<0.001
	B=84.945(A30) ^{1.216}	0.992	14	<0.001
	B=260.343(AAP) ^{1.036}	0.984	8	<0.001
<u>B. parviflora</u>	B=62.992(A10) ^{1.178}	0.986	16	<0.001
	B=104.480(A30) ^{1.132}	0.990	16	<0.001
	B=643.550(AAP) ^{0.786}	0.921	8	<0.001
<u>Brickellia veronicaefolia</u>	B=112.505(A10) ^{1.493}	0.821	10	<0.001
<u>Calliandra grandifolia</u>	B=115.584(A10) ^{1.490}	0.986	5	0.001
<u>Dodonaea viscosa</u>	B=69.826(A10) ^{1.197}	0.990	17	<0.001
	B=87.882(A30) ^{1.083}	0.965	17	<0.001
	B=450.789(AAP) ^{0.941}	0.918	8	<0.001
<u>Echeveria gibbiflora</u>	B=1.552(A0) ^{1.345}	0.889	12	<0.001
<u>Eysenhardtia polystachya</u>	B=42.777(A10) ^{1.211}	0.973	17	<0.001
	B=128.124(A30) ^{0.943}	0.988	16	<0.001
	B=362.129(AAP) ^{0.796}	0.882	11	<0.001
<u>Eupatorium petiolare</u>	B=81.532(A10) ^{1.352}	0.977	10	<0.001
<u>Fraxinus uhdei</u>	B=76.249(A10) ^{0.974}	0.992	4	<0.005
	B=81.207(A30) ^{1.107}	0.999	4	0.001
	B=362.129(AAP) ^{1.100}	0.966	4	<0.05

Tabla 5.2. (Continúa).

Especie	Modelo ^a	r ²	N	P
<u>Iresine calea</u>	B=63.307(A10) ^{1.186}	0.935	9	<0.005
<u>I. celosia</u>	B=1378.842(A10) ^{2.346}	0.730	10	<0.005
	B=0.169(Vol) ^{1.455}	0.912	10	<0.001
<u>Lagascea rigida</u>	B=54.163(A10) ^{1.160}	1.000	4	<0.001
<u>Loeselia mexicana</u>	B=36.198(A10) ^{0.958}	0.833	10	<0.001
<u>Mammillaria magnimamma</u>	B=0.090(Cob) ^{1.364}	0.954	8	<0.001
<u>Montanoa tomentosa</u>	B=109.508(A10) ^{1.472}	0.931	9	<0.001
<u>Opuntia tomentosa</u>	B=0.107(A)	0.859	31	<0.001
	B=0.037(A) ^{1.178}	0.913	31	<0.001
<u>Plumbago pulchella</u>	B=43.164(A10) ^{0.893}	0.411	10	<0.05
	B=4.6X10 ⁻⁷ (Alt) ^{3.326}	0.865	10	<0.001
<u>Salvia mexicana</u>	B=24.191(A10) ^{1.198}	0.989	10	<0.001
<u>Senecio praecox</u>	B=10.064(10) ^{1.419}	0.942	10	<0.001
<u>Stevia salicifolia</u>	B=83.013(A10) ^{1.406}	0.989	10	<0.001
<u>Verbesina virgata</u>	B=70.176(A10) ^{1.347}	0.960	10	<0.001
<u>Wigandia urens</u>	B=31.976(A10) ^{1.255}	0.946	16	<0.001
	B=42.521(A30) ^{1.237}	0.954	16	<0.001
	B=59.979(AAP) ^{1.319}	0.856	8	0.001

^a B= biomasa seca (en g); A0, A10, A30= área basal del tallo a 0, 10 y 30 cm de altura, respectivamente (en cm²); AAP= área del tallo a la altura del pecho (130 cm) (en cm²); Alt= longitud del tallo (en cm); Vol= volumen del tallo= (A10)*(Alt) (en cm³); Cob= cobertura (área de la planta estimada con el diámetro del tallo) (en cm²); A= área del cladodio (en cm²).

de la planta ($r^2 = 0.954$) y el área de cada uno de los cladodios ($r^2 = 0.913$), respectivamente, resultaron ser buenos estimadores de la biomasa. Un buen estimador de la biomasa de Echeveria fue el área basal del tallo calculada a partir del diámetro del tallo a ras del suelo ($r^2 = 0.889$).

Las mejores ecuaciones de regresión las presentan Fraxinus y Lagascea ($r^2 = 0.999$ y 1.000 , respectivamente). Sin embargo, tales estimaciones se hicieron con cuatro datos debido a la escasez de estas plantas en el muestreo y en la vegetación, por lo que no se realizó el corte de más individuos; lo mismo sucedió con Calliandra, de la cual se cosecharon sólo cinco individuos. Sin embargo, a pesar de esto, las regresiones para estas tres especies fueron significativas ($P < 0.05$).

Agrupando los datos de todas las especies, se obtienen las siguientes ecuaciones para las plantas del estrato arbóreo:

$$B = 85.074 * (A30)^{1.102} \quad (r^2 = 0.963, N = 87, P < 0.001), \text{ y}$$

$$B = 258.487 * (AAP)^{0.968} \quad (r^2 = 0.839, N = 47, P < 0.001);$$

en tanto que, para las plantas del estrato arbustivo:

$$B = 49.607 * (A10)^{1.186} \quad (r^2 = 0.955, N = 202, P < 0.001)$$

donde **B** es la biomasa seca de las partes aéreas no foliares (en g), y **A10**, **A30**, **AAP** es el área basal del tallo a 10, 30 cm y a la altura del pecho (130 cm), respectivamente.

Para Bursera no se realizó análisis dimensional debido al escaso número de individuos dentro y fuera de la Reserva. Para estimar su biomasa se aplicó la ecuación general para arbustos.

5.3.3. Biomasa en el estrato arbustivo. En el estrato arbustivo se estimó un valor de 279.1 (± 74.7 e.e.) g/m² de biomasa en los sitios planos en 1990 y 341.4 (± 81.4) g/m² en 1991, en tanto que en los abruptos los valores correspondientes fueron 323.0 (± 44.8) y 415.6 (± 81.4) g/m² en 1990 y 1991, respectivamente. Aunque aparentemente la biomasa fue mayor en los sitios abruptos y en el año de 1991, no hubo un efecto significativo respecto al tipo de sitio ($F = 0.762$, $gl = 1,36$, $P > 0.05$), del año ($F = 1.308$, $gl = 1,36$, $P > 0.05$), ni de la interacción ambiente x año ($F = 0.050$, $gl = 1,36$, $P > 0.05$) sobre la biomasa en el estrato arbustivo.

Por su biomasa, las especies más dominantes en el estrato arbustivo en 1990 fueron Verbesina virgata y Senecio praecox, tanto en los sitios planos como abruptos (Fig. 5.1). Verbesina aportó el 42.4% de la biomasa en los sitios planos y el 29.0% en los sitios abruptos, en tanto que Senecio aportó el 41.0 y el 29.7%, respectivamente. Las especies más importantes por su biomasa fueron Verbesina, Senecio, B. cordata, Opuntia, Stevia, Montanoa y Eupatorium, que en conjunto aportaron entre el 86.5% (en sitios abruptos en 1991) y el 94.8% (en sitios planos en 1990) de la

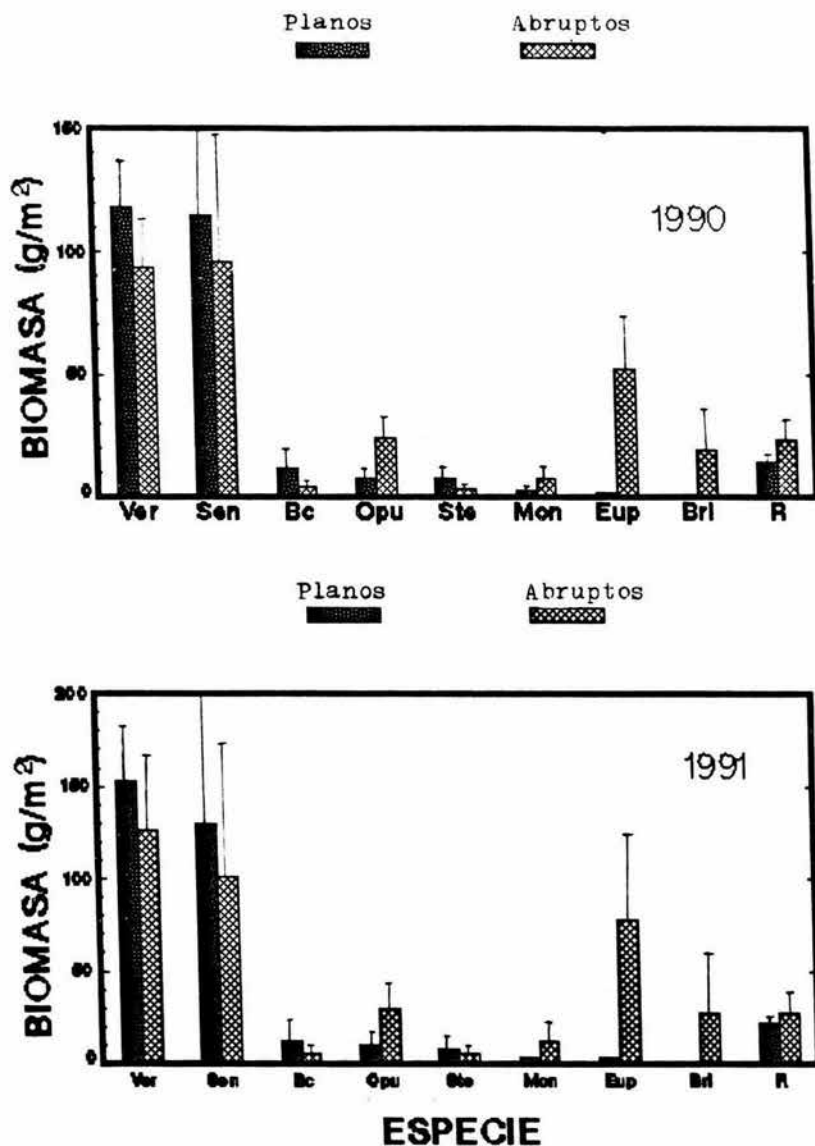


Figura 5.1. Aportación anual de cada especie a la biomasa (g/m^2) de tallos en el estrato arbustivo en sitios planos y abruptos de la Reserva del Pedregal de San Angel en 1990 y 1991. Los datos son promedios \pm e.e. ($N=10$). Claves de las especies en la Tabla 5.1. R= resto de especies.

biomasa en el estrato arbustivo.

Al analizar el patrón de cambio de biomasa ocurrido entre 1990 y 1992 en algunas especies de plantas del estrato arbustivo por efecto de (i) crecimiento, (ii) reclutamiento, e (iii) muerte de las plantas, se notó que para las especies más importantes como Senecio, Opuntia y B. cordata, la biomasa de los tallos va incrementándose año con año (Fig. 5.2), aunque las diferencias no fueron significativas (Senecio: $F= 0.050$, $gl= 1,54$, $P>0.05$; Opuntia: $F= 0.633$, $gl= 1,54$, $P>0.05$; B. cordata: $F= 0.041$, $gl= 1,54$, $P>0.05$). Esta tendencia al aumento de la biomasa año con año también se presentó en B. parviflora, Eysenhardtia, y Echeveria para sitios planos, y para Dodonaea, en ambos tipos de sitio (Fig. 5.2). Sin embargo, en ninguna de las especies estudiadas se encontró un efecto significativo del año ni de la interacción sitio x año sobre la biomasa.

Para la mayoría de las especies no se presentaron diferencias significativas entre sitios, excepto para Eupatorium ($F= 8.331$, $gl= 1,36$, $P<0.01$), Opuntia ($F= 10.057$, $gl= 1,54$, $P<0.005$) y Echeveria ($F= 4.860$, $gl= 1,54$, $P<0.05$), que presentaron 23.2, 3.2 y 3.9 veces más biomasa en sitios abruptos que en los sitios planos, respectivamente (datos promedio de los años considerados; Fig. 5.1). Verbesina virgata presentó mayor biomasa en los sitios planos que en los abruptos (Fig. 5.1), pero dichas diferencias no fueron significativas ($F= 1.942$, $gl= 1,36$, $P>0.05$).

5.3.4. Biomasa en el estrato arbóreo. La biomasa en el estrato arbóreo fue significativamente más alta en los sitios abruptos que en los sitios planos (abruptos: 612.2-755.8 g/m²; planos: 188.1-227.1 g/m²; $F= 17.884$, $gl= 1,54$, $P<0.001$; Tabla 5.3). Sin embargo, no hubo un efecto significativo del año ni de la interacción sitio x año sobre la biomasa en este estrato (año: $F= 0.513$, $gl= 2,54$, $P>0.05$; interacción: $F= 0.036$, $gl= 2,54$, $P>0.05$).

Buddleia cordata fue la especie dominante, pues representó, en promedio, el 62% de la biomasa en los sitios abruptos y el 79% en los sitios planos. Dodonaea, Eysenhardtia y B. parviflora representaron el 20%, 10% y 7% de la biomasa en los sitios abruptos, y el 6%, 4% y 4% en los sitios planos, respectivamente (datos promedio de los tres años).

Para todas las especies, la biomasa leñosa de árboles se incrementó año con año, resultado del reclutamiento, crecimiento y muerte de los individuos (Tabla 5.3). Sin embargo, para ninguna especie hubo diferencias significativas por efecto del año, ni por la interacción sitio x año. Por otro lado, se encontró que los valores de biomasa de B. cordata, Dodonaea, Eysenhardtia, y Wigandia fueron significativamente mayores en los sitios abruptos que en los planos, y aunque B. parviflora presentó una mayor biomasa en los sitios abruptos, esta diferencia no fue significativa.

A pesar de ser un estudio de corta duración, los resultados

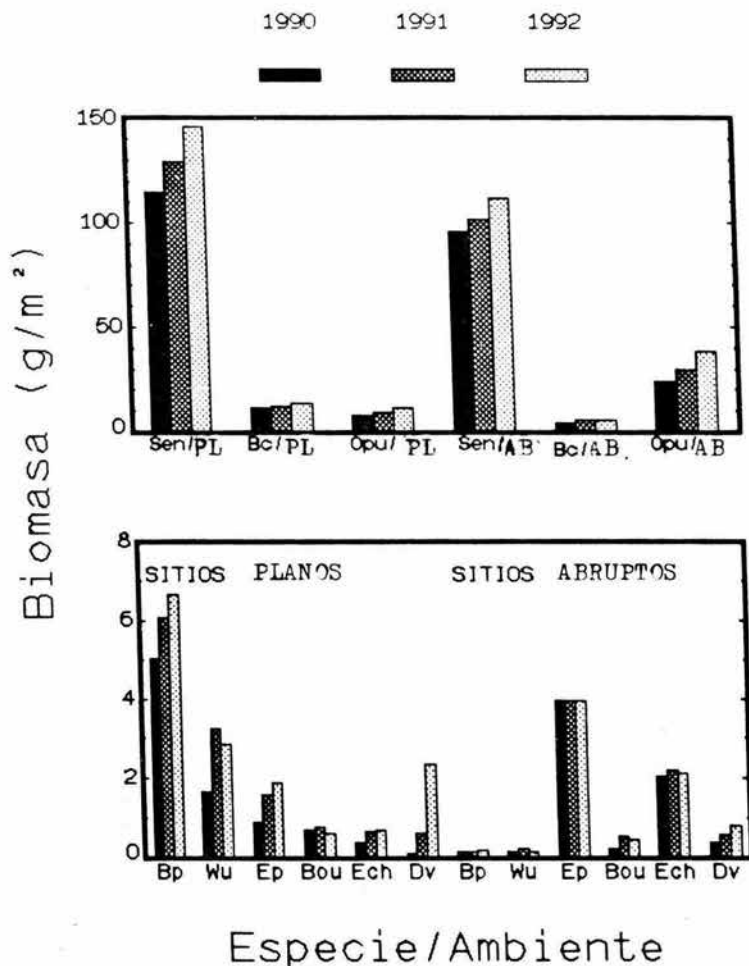


Figura 5.2. Variación anual de la biomasa (g/m²) de tallos en varias especies del estrato arbustivo de la Reserva del Pedregal de San Angel. Claves de las especies en la Tabla 5.1. PL = sitios planos, AB = sitios abruptos.

Tabla 5.3. Variación anual y por especie de la biomasa seca de tallos ($\text{g/m}^2 \pm \text{e.e.}$) en el estrato arbóreo del Pedregal de San Angel. Los datos están arreglados en orden decreciente, de acuerdo con la biomasa de los árboles en los sitios abruptos. $N= 10$.

Especie ^a	Sitios Abruptos			Sitios Planos		
	1990	1991	1992	1990	1991	1992
Bc	377.4 ± 92.0	413.6 ± 101.0	470.6 ± 111.2	148.7 ± 85.4	163.2 ± 89.1	179.3 ± 91.2
Dv	126.6 ± 63.3	138.5 ± 69.6	150.8 ± 75.1	12.5 ± 11.7	12.7 ± 11.6	13.8 ± 12.2
Ep	63.1 ± 28.3	68.6 ± 31.1	73.8 ± 33.0	7.5 ± 4.0	8.2 ± 4.3	8.9 ± 4.7
Bp	41.7 ± 39.6	46.8 ± 44.4	53.3 ± 50.5	6.3 ± 4.0	7.7 ± 4.9	9.3 ± 5.9
Wu	1.3 ± 0.7	1.8 ± 0.7	2.7 ± 1.1	13.0 ± 9.0	14.6 ± 10.3	15.8 ± 10.9
Fu	2.1 ± 1.9	3.3 ± 2.8	4.6 ± 3.6	-	-	-
Total^b	612.2 ± 91.1	672.7 ± 103.2	755.8 ± 117.0	188.1 ± 85.0	206.4 ± 89.0	227.1 ± 91.1

^aClaves de la especies en la Tabla 5.1.

^bEl e.e. se calculó a partir de los datos originales.

sugieren que entre 1990 y 1992 la biomasa aérea no foliar del estrato arbóreo aumentó a razón de $71.8 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en los sitios abruptos, y de $19.5 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en los sitios planos (Tabla 5.3). Si tales tasas se mantuvieran, la biomasa seca de tallos en el estrato arbóreo se duplicaría en 8.5 años en los sitios abruptos, y en 9.6 años en los sitios planos.

5.3.5. Biomasa de plantas perennes < 30 cm. En abril de 1990 las plantas de este estrato presentaron una biomasa aérea no foliar de 25.1 g/m^2 en los sitios planos, y sólo 6.2 g/m^2 en los sitios abruptos (Tabla 5.4; $t=2.506$, $gl=28$, $P<0.02$). La planta dominante fue Echeveria, representando el 84% de la biomasa en los sitios planos, pero sólo el 58.7% en los abruptos; su biomasa fue significativamente más alta en los sitios planos ($t=2.717$, $gl=28$, $P<0.02$). La biomasa de Opuntia no difirió entre sitios ($t=0.859$, $gl=28$, $P>0.05$). Sólo seis especies estuvieron presentes en los sitios abruptos, y cuatro en los sitios planos, que fueron, además de Echeveria y Opuntia, Mammillaria, Buddleia cordata, Wigandia, Baccharis, y Senecio (Tabla 5.4).

5.3.6. Importancia de cada especie. En la Tabla 5.5 se muestra la contribución de biomasa de cada especie en abril de 1990, sumando su contribución en cada estrato, y ponderando su biomasa de acuerdo con la distribución relativa de cada tipo de sitio dentro del área total de la Reserva (planos: 59.7%, abruptos: 40.3%; ver 3.3). Buddleia cordata representó el 37% de la biomasa total, Verbesina el 16.1%, y Senecio el 15.9%. Dodonaea, Eysenhardtia, Buddleia parviflora, Eupatorium, Opuntia, Echeveria y Brickellia, también presentaron una aportación importante a la biomasa del Pedregal. Todas estas especies juntas representaron el 95.2% de la biomasa aérea no foliar en la Reserva.

Los sitios planos presentaron una biomasa de 492.3 g/m^2 , en tanto que la de los sitios abruptos alcanzó los 942.1 g/m^2 . Ponderando los datos, la Reserva del Pedregal sostuvo 673.6 g/m^2 de biomasa aérea no foliar en abril de 1990.

Los árboles en la Reserva, a pesar de su baja densidad, representaron el 53.3% de la biomasa aérea no foliar, los arbustos el 44.1%, y las plantas perennes < 30 cm el 2.6% (Tabla 5.5).

Por otra parte, al analizar los valores de importancia de cada especie, se encontró que, en el estrato arbustivo, hubo una dominancia de Verbesina en los sitios planos ($VI=109$), así como en los abruptos, donde disminuyó su dominancia ($VI=73$) (Tabla 5.6). Senecio fue la segunda especie más importante en ambos tipos de sitio. Opuntia y Eupatorium presentaron un VI más elevado en los sitios abruptos en comparación con el que tuvieron en los sitios planos (Tabla 5.6). En el estrato arbóreo la especie con mayor VI fue Buddleia cordata (Tabla 5.7), en tanto que en el estrato de plantas perennes menores a 30 cm (Tabla 5.8), Echeveria fue la que presentó el mayor VI , seguida por Opuntia, en ambos tipos de sitio. Los datos de los tres estratos considerados (Tablas 5.6, 5.7 y 5.8) mostraron una mayor dominancia de una especie en los sitios planos,

Tabla 5.4. Biomasa de tallos (g/m^2) de las plantas perennes menores de 30 cm (exceptuando gramíneas, helechos y trepadoras), del Pedregal de San Angel en abril de 1990. % = porcentaje de contribución por especie a la biomasa total. Los datos están arreglados en orden decreciente de las plantas en los sitios planos. N= 15.

Sp. ^a	Sitios Planos			Sitios Abruptos		
	\bar{x}	e.e.	%	\bar{x}	e.e.	%
Ech	21.1	6.0	84.1	3.6	1.8	58.7
Opu	2.4	1.5	9.6	1.0	0.5	16.3
Bc	0.9	0.9	3.6	-	-	-
Mam	0.7	0.7	2.8	1.2	1.0	19.6
Wu	-	-	-	0.2	0.2	3.3
Bac	-	-	-	0.1	0.1	1.6
Sen	-	-	-	0.03	0.03	0.5
Total^b	25.1	6.9	100	6.2	2.5	100

^aClaves de las especies en la Tabla 5.1.

^bEl e.e. se calculó a partir de los datos originales.



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

Tabla 5.5. Contribución relativa (g/m^2) de las especies vegetales con tejidos perennes aéreos según su biomasa de tallos, de acuerdo con un muestreo realizado en abril de 1990. El promedio pondera la distribución relativa de cada tipo de sitios (planos (PLA): 59.7%, abruptos (ABR): 40.3%).

Especie/Estrato	Biomasa de tallos (g/m^2)			
	PLA	ABR	\bar{x}	%
ESPECIE				
<u>Buddleia cordata</u>	161.1	381.6	250.0	37.1
<u>Verbesina virgata</u>	118.4	93.6	108.4	16.1
<u>Senecio praecox</u>	114.5	95.9	107.0	15.9
<u>Dodonaea viscosa</u>	12.6	127.0	58.7	8.7
<u>Eysenhardtia polystachya</u>	8.4	67.0	32.0	4.8
<u>Buddleia parviflora</u>	11.3	41.2	23.3	3.5
<u>Eupatorium petiolare</u>	2.3	52.5	22.5	3.3
<u>Opuntia tomentosa</u>	10.2	24.9	16.1	2.4
<u>Echeveria gibbiflora</u>	21.5	5.7	15.1	2.2
<u>Brickellia veronicaefolia</u>	0.4	18.8	7.8	1.2
<u>Stevia salicifolia</u>	7.5	3.6	5.9	0.9
<u>Montanoa tomentosa</u>	2.7	7.4	4.6	0.7
<u>Baccharis ramulosa</u>	2.7	7.0	4.4	0.7
ESTRATO²				
ARBOLES	188.1	612.2	359.0	53.3
ARBUSTOS	279.1	323.0	296.8	44.1
PERENNES < 30 cm	25.1	6.9	17.8	2.6
TOTAL	492.3	942.1	673.6	100

²Definición de cada estrato en la sección 5.2.1.

Tabla 5.6. Abundancia y Valor de Importancia (VI) de las especies predominantes en el estrato arbustivo de la Reserva del Pedregal de San Angel, según datos de un muestreo realizado en abril de 1990. Dens.= Densidad (ind./25 m²), Frec.= Frecuencia (no. de cuadros), Biom.=Biomasa en tallos (g/m²). Los datos están arreglados en orden decreciente de acuerdo con el VI de las especies en los sitios planos.

Sp. ^a	Sitios Planos				Sitios Abruptos			
	Dens.	Frec.	Biom.	VI	Dens.	Frec.	Biom.	VI
Ver	15.2	10	118.4	109	10.4	10	93.6	73
Sen	1.8	6	114.5	57	3.2	9	95.9	51
Opu	1.8	6	7.8	19	5.3	7	23.9	32
Bc	1.1	5	11.5	16	0.7	7	4.2	12
Ste	1.9	4	7.5	16	1.2	4	3.6	10
Bac	2.6	3	2.7	15	1.8	4	6.9	13
Bou	1.3	6	0.7	15	0.5	4	0.2	7
Ep	1.4	2	0.9	8	0.3	2	3.9	5
Wu	1.0	2	1.7	7	0.2	2	0.1	3
Bp	0.8	1	5.0	6	0.1	1	0.1	2
Ech	0.3	2	0.4	5	1.4	4	2.1	10
Loe	0.3	2	1.2	5	0.2	2	0.3	3
Lag	0.2	2	0.1	4	-	-	-	-
Eup	0.3	1	2.3	4	2.5	6	52.5	31
Bri	0.2	2	0.4	4	0.9	3	18.8	12
Mont	0.3	1	2.7	4	0.4	2	7.4	6
Dv	0.3	1	0.1	3	0.6	2	0.4	4
Ice	0.1	1	0.04	2	0.2	2	0.1	3
Sal	0.1	1	1.2	2	0.5	4	0.3	7
Cal	-	-	-	-	1.5	1	1.2	6
Ica	-	-	-	-	0.7	2	0.9	5
Plu	-	-	-	-	0.3	2	1.3	4
Bur	-	-	-	-	0.1	1	5.2	3

^aClaves de las especies en la Tabla 5.1.

Tabla 5.7. Abundancia y Valor de Importancia (VI) de las especies predominantes en el estrato arbóreo de la Reserva del Pedregal de San Angel, según datos de un muestreo realizado en abril de 1990. Dens.= Densidad (ind./100 m²), Frec.=Frecuencia (no. de cuadros), Biom.=Biomasa en tallos (g/m²). Los datos están arreglados en orden decreciente de acuerdo con el VI de las especies en los sitios planos.

Sp. ³	Sitios Planos				Sitios Abruptos			
	Dens.	Frec.	Biom.	VI	Dens.	Frec.	Biom.	VI
Bc	1.7	8	148.7	163	4.4	8	377.4	137
Ep	1.0	3	7.5	44	1.9	5	63.1	49
Wu	0.7	3	13	40	0.6	3	1.3	18
Bp	0.7	2	6.3	31	0.2	1	41.7	13
Dv	0.2	2	12.5	22	3.1	5	126.6	71
Fu	-	-	-	-	0.2	2	2.1	11

³Claves de las especies en la Tabla 5.1.

Tabla 5.8. Abundancia y Valor de Importancia (VI) de las especies predominantes en el estrato de plantas perennes < 30 cm (exceptuando gramíneas, helechos y trepadoras) de la Reserva del Pedregal de San Angel, según datos de un muestreo realizado en abril de 1990. Dens.= Densidad (ind./m²), Frec.= Frecuencia (no. de cuadros), Biom.=Biomasa en tallos (g/m²). Los datos están arreglados en orden decreciente de acuerdo con el VI de las especies en los sitios planos.

Sp. ³	Sitios Planos				Sitios Abruptos			
	Dens.	Frec.	Biom.	VI	Dens.	Frec.	Biom.	VI
Ech	3.66	12	21.2	248	1.20	6	3.6	157
Opu	0.20	2	2.4	27	0.53	4	1.0	69
Bc	0.20	1	0.9	15	-	-	-	-
Mam	0.07	1	0.7	10	0.13	2	1.2	39
Wu	-	-	-	-	0.07	1	0.2	13
Bac	-	-	-	-	0.07	1	0.1	12
Sen	-	-	-	-	0.07	1	0.03	11

³Claves de las especies en la Tabla 5.1.

pues éstas mismas presentaron menores valores de VI en los sitios abruptos.

5.3.7. Variación espacial en la estructura de la vegetación. La distribución de alturas de los arbustos está representada en la Fig. 5.3. En los sitios planos, la categoría de alturas más frecuente fue la segunda (64-98 cm), a partir de la cual la frecuencia se reduce monótonicamente. En los sitios abruptos, en cambio, la categoría de tamaños más pequeña (30-64 cm) fue la más abundante. Ambas distribuciones fueron diferentes entre sí ($\chi^2=28.774$, $gl=9$, $P<0.005$). Excluyendo a los árboles juveniles < 150 cm, la altura de los arbustos en los sitios planos fue significativamente mayor a la que presentaron los sitios abruptos ($t=3.135$, $gl=574$, $P<0.005$; Tabla 5.9). La categoría de altura más abundante para Verbesina fue la de 166-200 cm en los sitios abruptos, mientras que en los sitios planos fue la de 64-98 cm. Sin embargo, ambas distribuciones no difirieron significativamente ($\chi^2=13.279$, $gl=8$, $P>0.05$), así como tampoco la altura promedio de las plantas de esta especie ($t=0.087$, $gl=254$, $P>0.05$; Tabla 5.9).

Por otra parte, los árboles de los sitios planos fueron de menor talla que los de los sitios abruptos ($t=2.497$, $gl=145$, $P<0.02$; Fig. 5.4, Tabla 5.9). La mayoría de los árboles de los sitios planos tuvieron una altura menor a 375 cm. Sólo dos árboles (el 4.6%) en los 1000 m² de sitios planos muestreados sobrepasaron esta talla, en contraste con el 15.4% de los árboles mayores de 375 cm encontrados en los sitios abruptos. Tendencias similares se encontraron al analizar la distribución de alturas de Buddleia cordata, el árbol más abundante (Fig. 5.4, Tabla 5.9). Los árboles de esta especie en los sitios planos fueron más bajos que los de los sitios abruptos ($t=2.320$, $gl=54$, $P<0.05$; Tabla 5.9).

La densidad y cobertura de los árboles, así como la diversidad de plantas perennes < 30 cm fueron significativamente más altas en los sitios abruptos que en los planos. No se encontraron diferencias estadísticas para la cobertura de arbustos, ni para la diversidad de árboles y arbustos. La dominancia fue mayor en los sitios planos respecto a los abruptos, considerando los tres estratos (Tabla 5.9).

5.4. DISCUSION

5.4.1. El análisis dimensional. Las regresiones obtenidas son buenos estimadores de la biomasa en pie en ecosistemas naturales (Whittaker y Marks, 1975; Cuevas et al., 1991; Martínez-Yrizar et al., 1992). Tales ecuaciones pueden utilizarse para la estimación de biomasa a un menor costo y con una exactitud cercana a la obtenida por el método de cosecha total (Catchpole y Wheeler, 1992). Como se hizo en este trabajo, para incrementar la exactitud de la estimación se sugiere que las plantas con las que se va a hacer el análisis dimensional sean cosechadas simultáneamente en una temporada, y restringir la aplicación de las ecuaciones a plantas medidas en la misma estación, aunque se apliquen en años posteriores. Por esta razón, se sugiere que las ecuaciones para

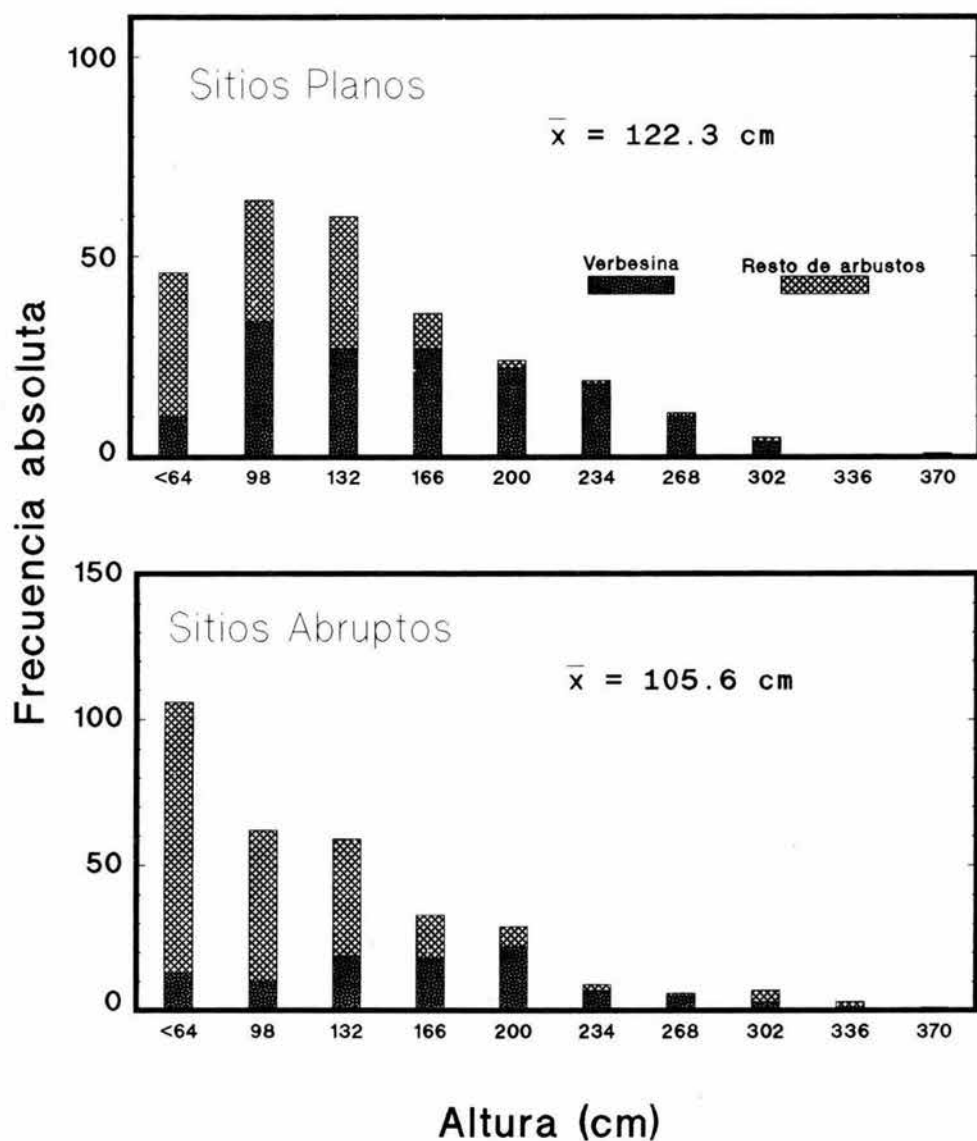


Figura 5.3. Distribución de alturas (cm) de *Verbessina virgata* y de las demás plantas del estrato arbustivo mayores de 30 cm (exceptuando a las especies arbóreas) de la Reserva del Pedregal de San Angel, en abril de 1990. N=266 en los sitios planos y 315 en los abruptos.

Tabla 5.9. Comparación de la estructura de la vegetación de plantas perennes pertenecientes a tres estratos en dos tipos de sitios (planos y abruptos) de la Reserva del Pedregal de San Angel, mediante el análisis de datos de un muestreo realizado en abril de 1990. N= 10, salvo donde se indique lo contrario; n.s.= no hay diferencias significativas a $P < 0.05$.

Estrato/Característica	Sitios Planos	Sitios Abruptos	P ^a
ESTRATO ARBUSTIVO			
Densidad ^b (ind./25m ² ± ee) (Intervalo)	31.0 ± 3.8 (10-46)	33.1 ± 3.8 (14-51)	n.s.
Cobertura ^b (m ² /25m ² ± ee) (Intervalo)	9.1 ± 1.6 (2.5-17.2)	11.0 ± 1.8 (3.9-21.0)	n.s.
Altura ^c (cm ± ee) (N)	122 ± 4 (264)	106 ± 4 (312)	<0.005
Altura <u>Verbesina</u> (cm ± ee) (N)	144 ± 5 (152)	144 ± 6 (104)	n.s.
Diversidad (H')	0.958	1.096	n.s.
Dominancia (D)	0.185	0.120	-
ESTRATO ARBOREO			
Densidad (ind./100m ² ± ee) (Intervalo)	4.3 ± 0.9 (1-11)	10.4 ± 2.1 (3-25)	<0.02
Cobertura (m ² /100m ² ± ee) (Intervalo)	7 ± 2 (0.01-16)	52 ± 7 (21-101)	<0.001
Altura (cm ± ee) (N)	253 ± 14 (43)	305 ± 12 (104)	<0.02
Altura <u>B. cordata</u> (cm ± ee) (N)	254 ± 31 (17)	343 ± 21 (44)	<0.05
Diversidad (H')	0.568	0.617	n.s.
Dominancia (D)	0.351	0.300	-
PERENNES < 30 cm			
Densidad (ind./m ² ± ee) (N)	4.4 ± 1.1 (15)	2.1 ± 0.7 (15)	n.s.
Diversidad (H')	0.278	0.575	<0.001
Dominancia (D)	0.693	0.347	-

^aPrueba de t (Zar, 1984).

^bIncluye árboles < 150 cm (ver sección 5.2.1).

^cExcluye árboles < 150 cm (ver sección 5.2.1).

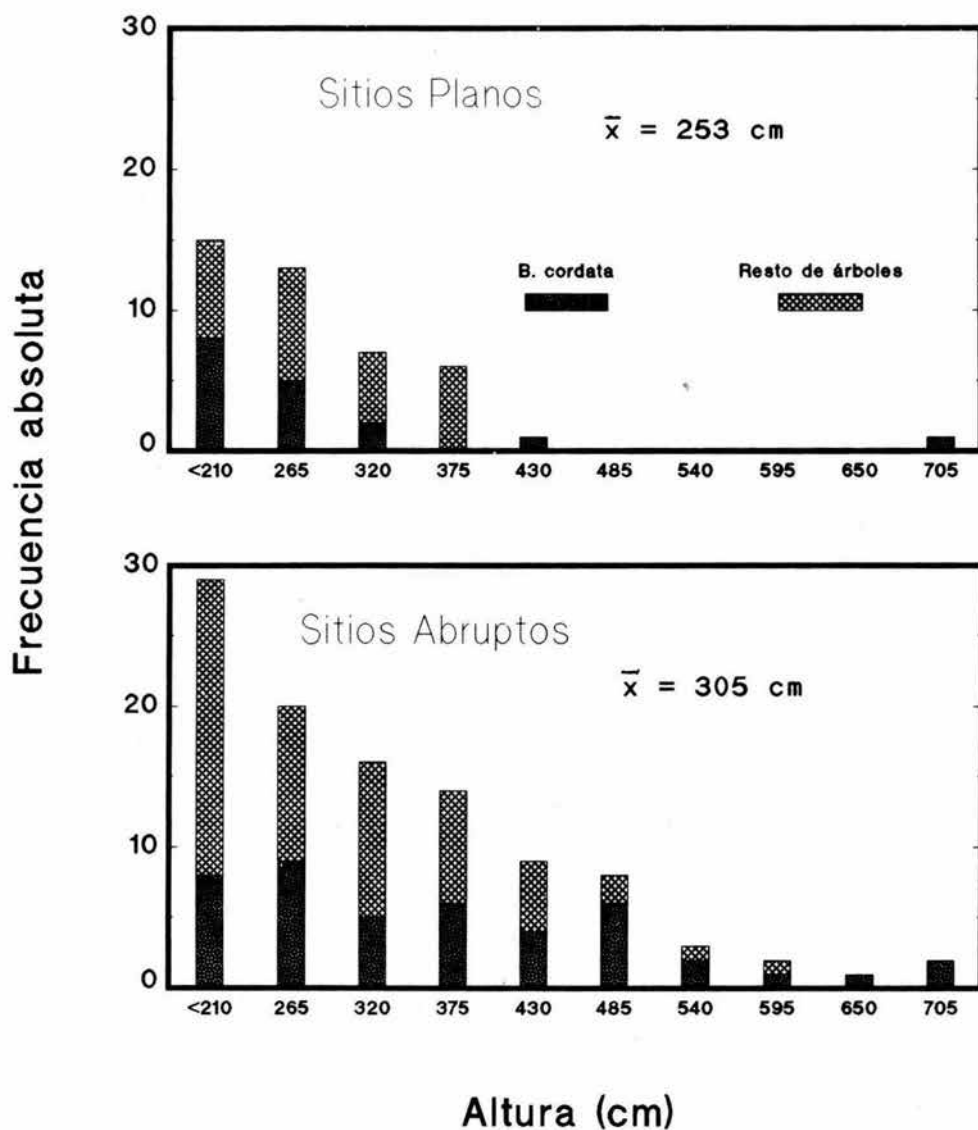


Figura 5.4. Distribución de alturas (cm) de *Buddleia cordata* y de los demás árboles mayores de 1.5 m de la Reserva del Pedregal de San Angel en abril de 1990. N=43 en los sitios planos y 104 en los abruptos.

estimar la biomasa de las plantas de la Reserva del Pedregal de San Angel se apliquen a mediciones realizadas durante la temporada de secas.

Algunas lecciones se pueden derivar de la aplicación del análisis dimensional a plantas con distintas formas de crecimiento de la Reserva del Pedregal. Por ejemplo, se encontró que para las plantas en las que los tallos no soportan el peso del individuo, el área basal no es un buen estimador de la biomasa, mientras que otras medidas de su talla, tales como la altura o el volumen del tallo, pueden estimar mejor su biomasa. Este fue el caso de Plumbago e Iresine celosia (Tabla 5.2), y podría ser el de las lianas y otras herbáceas postradas.

Martínez-Yrizar *et al.* (1992) llaman la atención acerca de los problemas que tiene la estimación de la biomasa de los nopales y cactáceas de gran talla en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jal., ya que los individuos que presentan una área basal pequeña pueden soportar una gran biomasa. La solución que aporta este trabajo para este caso son: (i) la obtención de ecuaciones exclusivas para cada especie vegetal, ya que las estimaciones de biomasa basadas en una ecuación general para todas las especies, aunque requirieran menor inversión de trabajo, resultan más inexactas, y (ii) abordar el cálculo de biomasa de los individuos de Opuntia a partir de la suma de la biomasa de cada uno de los cladodios que lo componen.

En este trabajo se encontró que el área basal (**AB**) calculada a partir del diámetro (o perímetro) del tallo a los 30 cm fue un mejor estimador de la biomasa de árboles que el **AB** calculada a partir del diámetro (o perímetro) a la altura del pecho (130 cm). El perímetro a la altura del pecho (PAP) es un buen estimador de la biomasa de árboles de bosques templados (Woodwell y Whittaker, 1968; Whittaker y Marks, 1975; Toky y Ramakrishnan, 1983) y bosques tropicales deciduos (Martínez-Yrizar *et al.*, 1992). Sin embargo, para los árboles de menor altura presentes en el Pedregal, tal medida no es la mejor, en parte porque muchos individuos arbóreos de la Reserva se ramifican por debajo de la altura del pecho de manera natural o como consecuencia de cortes ocasionados con anterioridad para obtener leña. En las ecuaciones predictivas de la biomasa para árboles de Acacia harpophylla de los bosques australianos que fueron cortados y se regeneraron, se basaron en el **AB** calculada a partir del diámetro a los 30 cm del tallo, con buenos resultados (Scanlan, 1991).

5.4.2. Biomasa: comparación con otros sistemas. Las estimaciones de la biomasa aérea no foliar de las plantas perennes (BANF) para la Reserva del Pedregal fluctuaron entre 4.9 y 9.4 ton/ha (promedio ponderado: 6.7 ton/ha; Tabla 5.5), los cuales están por encima del intervalo de valores registrados para la biomasa total en los matorrales desérticos (Lieth, 1975a; Tabla 5.10). Sin embargo, este valor resulta muy bajo comparado con la BANF del chaparral de Ceanothus megacarpus en las montañas Santa Ynés en California, que va de las 15.3 a las 53.2 ton/ha (promedio: 31.8 ton/ha;

Tabla 5.10. Biomasa vegetal en varios ecosistemas. Los datos están arreglados en orden decreciente de biomasa.

Lugar	Vegetación	Biomasa (ton/ha)	Obs. ^a	Ref. ^b
Apalaches	Matorrales	11-110	BAT	1
Mundo	Bosque Tropical Caducifolio	28.2-95.0	BT	2
Chamela, Jal.	Bosque Tropical Caducifolio	85	BAT	3
California	Chaparral	15.3-53.2	BANF	4
California	Chaparral	22.1	BAT	5
California	Chaparral	20.1	BAT	6
Arizona	Matorral de pino-encino	18.8	BAT	7
Arizona	Matorral semidesértico espinoso	13.1	BAT	7
Pedregal, D.F.	Matorral xerófilo	4.9-9.4	BANF	8
Arizona	Matorral de <u>Cercocarpus</u>	8.0	BAT	7
Chile	Chaparral	7.4	BAT	5
Eurasia	Matorral de tundra	4.9	BAT	9
Arizona	Matorral desértico de <u>Larrea</u>	4.3	BAT	7
Arizona	Matorral desértico de <u>Cercidium</u> - <u>Franseria</u>	3.9	BAT	7
Mundo	Matorral desértico	1-4	BT	2

^aObservaciones: BT=biomasa total (aérea + subterránea), BANF= biomasa aérea no foliar, BAT= biomasa aérea total.

^bReferencias: 1= Whittaker (1963), 2= Lieth (1975a), 3= Martínez-Yrizar *et al.* (1992), 4= Schlesinger y Gill (1980), 5= Mooney *et al.* (1977), 6= DeBano y Conrad (1978), 7= Whittaker y Niering (1975), 8= este trabajo, 9= Rodin y Bazilevich (1967).

Schlesinger y Gill, 1980). Los datos de biomasa de otros matorrales en el mundo indican un intervalo extenso de variación que va de 1 a 110 ton/ha de biomasa aérea total (Tabla 5.10). Este intervalo tan amplio de valores señala la gran heterogeneidad estructural y de las condiciones ambientales en donde se puede encontrar este tipo de vegetación en el mundo. Los valores de la Tabla 5.10 indican la existencia de matorrales xerófilos con mayor biomasa que algunos bosques tropicales caducifolios.

Aún considerando que la determinación de biomasa obtenida es una subestimación de la biomasa aérea real del Pedregal, éste parámetro parece estar dentro de los valores de biomasa más bajos registrados para los matorrales.

5.4.3. Dominancia en la vegetación del Pedregal. La vegetación perenne de la Reserva del Pedregal está dominada por pocas especies: en el estrato arbóreo por Buddleia cordata, en el estrato arbustivo por Verbesina virgata y Senecio praecox, y en el estrato más bajo por Echeveria gibbiflora. Las especies arbóreas del Pedregal, a pesar de que se les adjudica baja importancia fisionómica (Rzedowski y Rzedowski, 1979), representan un importante almacén de carbono en el Pedregal, ya que en ellos se acumula el 53.3% de la biomasa en tejidos aéreos no foliares durante la temporada seca (Tabla 5.5). La dominancia de unas pocas especies es común en muchas comunidades (Grubb, 1977), desde los pastizales (Singh y Yadava, 1974; Falk, 1980; Ram *et al.*, 1989), hasta los bosques tropicales caducifolios (Martínez-Yrizar *et al.*, 1992).

5.4.4. Topografía y patrones de distribución de la biomasa aérea de las plantas perennes. La distribución espacial de la biomasa aérea no foliar de las plantas perennes no es homogénea, ya que los sitios planos presentan 4.9 ton/ha, en tanto que los sitios abruptos presentan casi el doble, 9.4 ton/ha (Tabla 5.5). Estas diferencias están asociadas a la variación del sustrato rocoso del Pedregal, la cual determina una estructura y composición de la vegetación diferente (cf. Tablas 5.5 y 5.9). La topografía más accidentada favorece la presencia de un mayor número de árboles, más altos y con mayor cobertura (Tabla 5.9), así como una mayor diversidad de plantas perennes menores de 30 cm (excluyendo gramíneas, trepadoras y helechos). Asimismo, en todos los estratos se encontró una mayor dominancia en los sitios planos en comparación con la que se presenta en los sitios abruptos. Varios estudios han determinado la mayor diversidad de organismos en sitios con mayor heterogeneidad espacial, debido precisamente a que incluyen un mayor número de microhábitats. Algunos resultados han sido aportados en este sentido para moluscos (Harman, 1972), peces dulceacuícolas (Tonn y Magnuson, 1982), aves (McArthur y McArthur, 1961; Cody, 1975) lagartijas (Pianka, 1967), mamíferos (Simpson, 1964) y, por supuesto, plantas (Harper, 1977; Whittaker, 1965; Tilman, 1980; Fitter, 1982; Giller, 1984). Tilman (1980), por ejemplo, demostró teóricamente y señala evidencias de que numerosas especies de plantas pueden coexistir en equilibrio en un ambiente espacialmente heterogéneo.

Entre los factores que pueden favorecer la presencia de una densidad de árboles mayor y de árboles de mayor tamaño en los sitios abruptos se encuentra la profundidad del suelo. Al parecer, éste presenta una mayor tasa de acumulación en las grietas y hoyos (Rzedowzki, 1954; sección 3.3). Larson (1992) encontró que hay una correlación significativa entre la profundidad del suelo y la altura de la vegetación. Por esta razón los sitios abruptos tienen un aspecto "cerrado" en cuanto a la vegetación arbórea, en tanto que los sitios planos presentan un aspecto "abierto" de la vegetación, por la ausencia de plantas arbóreas. La notación de ambientes "abiertos" y "cerrados" fue utilizada en el trabajo de Rios-Casanova (1993) para examinar el efecto del ambiente (topografía y microclima) sobre la distribución de artrópodos epífitos, y son equivalentes a los utilizados en este trabajo. Es posible que esta posible tasa diferencial de acumulación de suelo favorezca que la tasa de acumulación de biomasa aérea no foliar del estrato arbóreo sea 3.7 veces más alta en los sitios abruptos que en los sitios planos (Tabla 5.3).

Una consecuencia de la presencia de árboles en los sitios abruptos es la alteración del microclima. Es conocido que la vegetación de mayor altura altera la cantidad de radiación solar que llega a la superficie del suelo, la velocidad de los vientos, la temperatura y la humedad (Pianka, 1982). Estos efectos y la topografía pueden alterar el desarrollo de las demás especies de plantas presentes en los estratos más bajos. De esta manera, los sitios planos, más abiertos y homogéneos, sujetos a una mayor insolación, presentan mayor biomasa de plantas perennes menores de 30 cm, mayor dominancia de especies como Verbesina virgata, Buddleia cordata y Echeveria gibbiflora y, al menos en el estrato bajo, una menor diversidad. Posiblemente estas condiciones de los sitios planos favorezcan que las plantas arbustivas presenten mayores alturas (Fig. 5.3; Tabla 5.9). Un hecho similar ocurre con la biomasa presente en el sotobosque de los bosques australianos, la cual se reduce conforme se incrementa el área basal de los árboles (Scanlan y Burrows, 1990; Scanlan, 1991). Las condiciones de los sitios abruptos, más sombreados y heterogéneos, favorecen una mayor diversidad en el estrato más bajo, una menor dominancia, y plantas como Opuntia, Eupatorium y Echeveria presentan mayor biomasa en el estrato arbustivo.

Los resultados acerca de la biomasa de tallos de las plantas de Echeveria presentes en el estrato arbustivo y en el herbáceo menor de 30 cm son contrastantes. La biomasa de las plantas de Echeveria < 30 cm es mayor en los sitios planos (Tabla 5.4), pero las plantas > 30 cm presentan mayor biomasa en los sitios abruptos (Fig. 5.2). Una posible explicación es el mayor reclutamiento de jóvenes en los sitios planos, pero una mayor sobrevivencia de plantas maduras en los sitios abruptos. Los datos de Larson (1992) y Larson et al. (1994), apoyan parcialmente esta idea. En un sitio con una proporción de roca/suelo mayor, como ocurre en los sitios planos, hay un mayor reclutamiento de individuos jóvenes que en el sitio con una mayor proporción de suelo (parecido a un sitio abrupto). Si bien no se han registrado diferencias de mortalidad

entre sitios, es posible que Echeveria reduzca su tasa de crecimiento conforme la comunidad avanza hacia etapas sucesionales más avanzadas.

5.4.5. Variación temporal de la biomasa. La Reserva del Pedregal es una comunidad sucesional (Rzedowski, 1954), y la velocidad de sucesión de ésta depende de la acumulación del suelo (Larson et al., 1994). Considerando las tasas de incremento de la biomasa leñosa en los árboles, las especies sucesionalmente más tardías, se encuentra que esta biomasa en el estrato arbóreo se duplicaría en 8.5 años en los sitios abruptos, y en 9.6 años en los sitios planos, lo cual resulta sorprendente, por lo que parece improbable que esta tasa se pueda mantener indefinidamente. Un incremento anual también fué registrado en varias de las especies del estrato arbustivo, como Senecio, Opuntia, B. cordata y Dodonaea (Fig. 5.2). La biomasa leñosa de los árboles aunque tiende al aumento, también puede oscilar a corto plazo, de modo que es posible que en este estudio se haya detectado un inusual incremento puntual. Para conocer la tasa de acumulación de biomasa son necesarios estudios a largo plazo.

VI. PRODUCTIVIDAD PRIMARIA NETA AEREA

6.1. INTRODUCCION

El funcionamiento de los ecosistemas está determinado por los movimientos de materia y energía. La fijación de energía depende de la productividad primaria neta (PPN), de la cual, a su vez, depende toda la vida del ecosistema, desde los animales más grandes hasta los microbios. La PPN constituye la energía almacenada en las plantas disponible para los demás niveles tróficos, en forma de tejidos vegetales. Las técnicas de medición de la PPN son diversas (Whittaker, 1961; Woodwell y Whittaker, 1968; Singh *et al.*, 1975; Whittaker y Marks, 1975; Golley, 1979), y todas requieren de mucho esfuerzo para aplicarlas. A pesar de su importancia, la PPN de ecosistemas mexicanos está poco estudiada (Alvarez, 1991; Martínez-*Yrizar et al.*, mans.).

La PPN está determinada por varios factores. Se ha considerado que al avanzar el estado sucesional de una comunidad la PPN se incrementa hasta llegar a un cierto nivel (Odum, 1969; Sprugel, 1985; Waring y Schlesinger, 1985), aunque en los ecosistemas tropicales se ha encontrado que en los primeros años de sucesión secundaria la PPN es mayor que en los años subsecuentes (Budowski, 1963; Jordan, 1971). Toky y Ramakrishnan (1983) encontraron que la PPNA de los sitios de vegetación tropical sometidos a tumba y quema se incrementa con la etapa sucesional. Otros estudios han puesto en evidencia que la PPN está positivamente correlacionada con la disponibilidad de nutrientes (Bray *et al.*, 1959; Brix y Ebell, 1969; Devigneaud *et al.*, 1971 en Jordan, 1983; McMaster *et al.*, 1982), la precipitación y disponibilidad de agua (Lieth, 1975a; Hadley y Szarek, 1981; McNaughton *et al.*, 1988), la temperatura (Reichle, 1981 en Begon *et al.*, 1986; Waring y Schlesinger, 1985) y la radiación solar (Jordan, 1983). Se ha sugerido que la profundidad del suelo debe afectar positivamente a la PPN (Begon *et al.*, 1986), aunque esto ocurre más marcadamente durante la sucesión (Golley, 1979). Las diferencias en el tipo de metabolismo fotosintético tan sólo explican una fracción pequeña de la variabilidad de la PPN en el mundo (Begon *et al.*, 1986). Finalmente, se ha encontrado que los herbívoros pueden afectar en distintos sentidos los niveles de PPN (Petrusewicz y Grodzinski, 1975; Jordan, 1983; Seastedt, 1985; Detling, 1988; ver sección 1.4). Conocer la importancia relativa de cada uno de estos factores se complica por el hecho de que muchos de ellos están correlacionados entre sí. McNaughton *et al.* (1988), por ejemplo, sugiere que la precipitación por sí sola no incrementa la PPN, sino que facilita la mineralización de nitrógeno promoviendo una mayor fertilidad del suelo.

En este capítulo se ha buscado determinar, con una metodología mixta, la PPNA total en la Reserva del Pedregal de San Angel. También se han explorado los patrones de productividad espacial en función de la topografía, considerando la aportación relativa a la PPNA de las principales especies de plantas y de cada uno de los estratos de la vegetación.

6.2. MATERIALES Y METODOS

6.2.1. Técnicas utilizadas y estratificación de la vegetación. La productividad primaria neta aérea (PPNA) de la Reserva del Pedregal de San Angel se estimó con una metodología mixta. Las ecuaciones del análisis dimensional se utilizaron para determinar los incrementos de tamaño de las plantas perennes (Whittaker, 1961; Tabla 5.2), y el aporte a la PPNA de las plantas herbáceas se obtuvo por medio del método de cosechas sucesivas (Singh et al., 1975). Se aplicó un muestreo estratificado al azar considerando sitios planos y abruptos, haciendo mediciones en dos años consecutivos, 1990 y 1991.

Se obtuvieron registros de precipitación y temperatura del Laboratorio de Meteorología del Colegio de Geografía de la U.N.A.M., ubicada a 1 km de la Reserva, con los cuales se compararon las diferencias de condiciones ambientales en cada año de estudio de la PPNA.

Los estratos de vegetación considerados para el estudio fueron: (i) arbustos, (ii) árboles, y (iii) plantas perennes < 30 cm (categorías que se definieron en la sección 5.2), así como (iv) herbáceas. En esta última categoría se incluyeron todas las plantas herbáceas efímeras, anuales y caducifolias, así como las plántulas de las especies perennes con una edad menor a un año, es decir, en esta categoría se incluyeron todas las plantas que no presentan tejidos aéreos en la temporada de secas, o bien que son perennes pero que notoriamente incrementan su biomasa viva durante la temporada de lluvias, como Muhlenbergia robusta y otras gramíneas, Cissus sicyoides, y el helecho Notholaena bonariensis. No se tomó en cuenta la producción de musgos, por considerar insignificante su aportación a la PPNA.

El número de muestras y ubicación de los cuadros de estudio para las categorías (i), (ii) y (iii) son los mismos que se utilizaron para la estimación de biomasa (sección 5.2; Fig. 6.1). Las estimaciones de PPNA se llevaron a cabo de abril de 1990 a abril de 1992.

6.2.2. PPNA en plantas con tejidos aéreos perennes.

6.2.2.1. Producción de tallos y ramas. Para evaluar la productividad de tallos y ramas de las plantas perennes de los estratos arbustivo (i), arbóreo (ii) y perenne < 30 cm (iii), se tomaron las medidas del tallo de las plantas, según la especie y estrato, en abril de 1990, abril de 1991 y abril de 1992; estos datos se utilizaron para conocer el incremento en peso debido al crecimiento de los tallos. Se seleccionó el mes de abril por encontrarse a finales de la temporada seca, cuando los tallos acumulan menos agua, ya que la humedad puede incrementar las lecturas de diámetro o perímetro de los tallos (M. Maass, com. pers.).

El incremento en peso de los tallos de los arbustos con más de

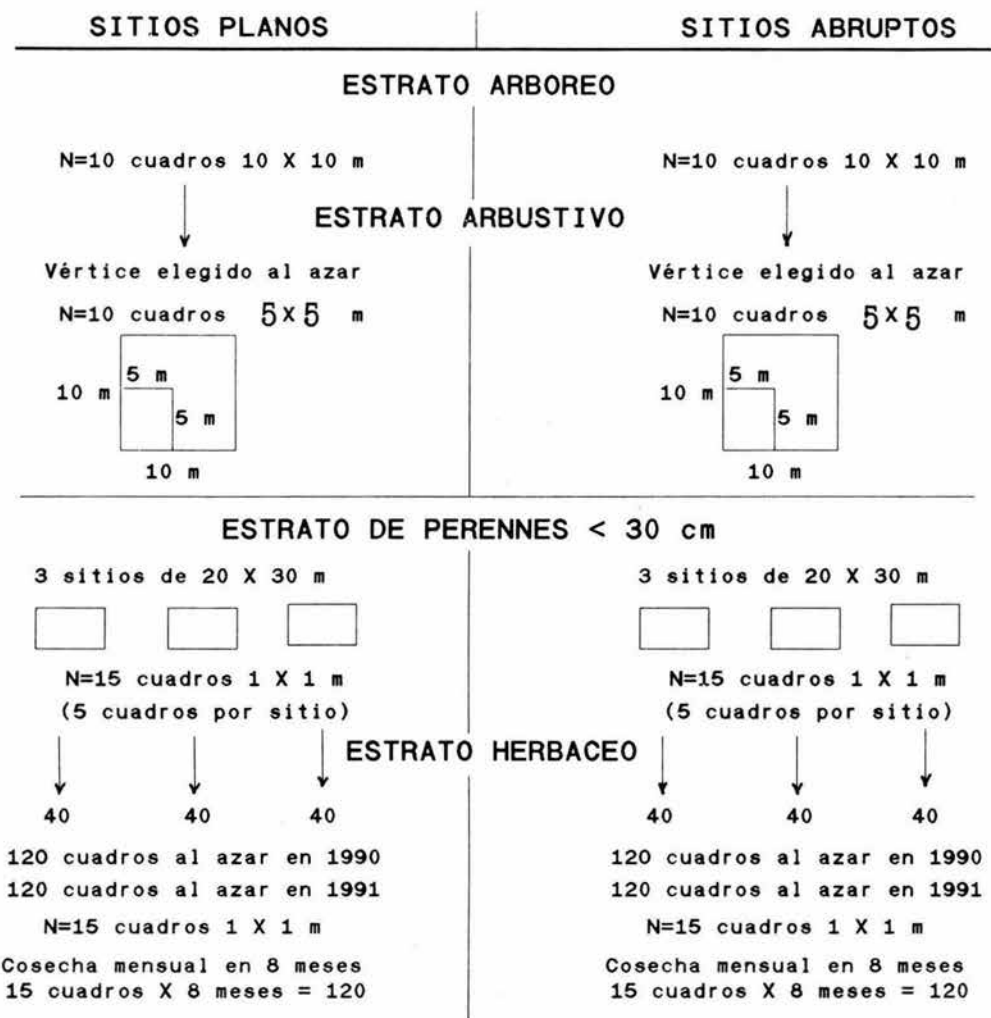


Figura 6.1. Esquema del plan de muestreo de la vegetación de la Reserva del Pedregal de San Angel para determinar la PPNA en 1990 y 1991. Se muestrearon dos tipos de sitios (planos y abruptos) y cuatro categorías de plantas: arbóreas, arbustivas, perennes menores de 30 cm de altura y herbáceas (ver definiciones de estratos en secciones 5.2.1 y 6.2.1).

5 tallos se midió en una muestra de 5 tallos (excepto para Senecio praecox, en la cual se tomaron todos sus tallos). En las lecturas de 1991, si algunos tallos morían, éstos eran reemplazados por otros, seleccionados al azar, de manera que se mantuviera un número constante de cinco tallos por individuo. Con los datos de área del tallo, se calculó la biomasa de éstos según las ecuaciones obtenidas del análisis dimensional o alométrico para cada una de las especies (Tabla 5.2). Los arbustos se midieron a los 10 cm de altura, los árboles a los 30 cm y las plantas perennes < 30 cm a los 10 cm de altura, excepto para Echeveria gibbiflora y Mammillaria magnimamma, cuyas plantas se midieron a ras del suelo (i.e. a 0 cm de altura). En Opuntia tomentosa se estimó el incremento del área de sus cladodios y el tamaño de los nuevos cladodios producidos midiendo el largo y el ancho de sus cladodios en el período considerado en este estudio.

Para los arbustos se calculó el aporte a la PPNA de los tallos multiplicando el crecimiento promedio en biomasa de la muestra de tallos muestreados en un sitio por el número promedio de tallos de la especie en ese sitio en el curso del año (considerando reclutamiento y muerte).

6.2.2.2. Producción foliar. Para conocer la productividad foliar de las plantas perennes del Pedregal en los sitios de estudio permanente, se le contaba a cada individuo el número de retoños que presentaban y se le marcaba con pintura de aceite una muestra de 15 a 20 retoños en la parte lateral del ápice del retoño para no dañar el meristemo. Se consideró como retoño a cada meristemo activo (i.e. con al menos 2 hojas bien desarrolladas) de una planta, con el talluelo, estípulas y hojas producidas. El crecimiento en longitud de estos retoños fue registrado en visitas periódicas espaciadas entre seis y ocho semanas a partir de abril de cada año. Sólo los retoños marcados en diciembre fueron medidos hasta abril del siguiente año, debido a que en la temporada seca su crecimiento era muy lento. El número de medidas de longitud por individuo era de cinco para arbustos y 10 para árboles. En cada visita (cinco cada año) el color utilizado para el marcaje de retoños fue diferente. Los incrementos de longitud de los retoños fueron transformados a biomasa mediante ecuaciones lineales conocidas (ver más adelante). De esta manera, la producción de biomasa para cada uno de los cuadros en un período definido se calculó con la siguiente ecuación:

$$B_{ij} = N_{i-1,j} * (K_j * (L_i - L_{i-1})_j)$$

donde B_{ij} = biomasa producida en el tiempo i por la especie j , $N_{i-1,j}$ = número de retoños en el tiempo i de la especie j , K_j = constante de multiplicación para convertir longitudes a biomasa para la especie j , y $(L_i - L_{i-1})_j$ = incremento promedio de la longitud del retoño en de la especie j , en el período comprendido entre $i-1$ e i .

Para la gran mayoría de plantas el número de retoños fue más o menos fácil de obtener, sin embargo en los árboles grandes y en los arbustos, tales como Eupatorium, Montanoa y Brickellia, fue

necesario realizar las correcciones siguientes. Para los arbustos grandes, se contó el número de retoños de los cinco tallos marcados para la producción de tallos y se corrigió el número de retoños según el número de tallos de la planta. Entre los árboles, B. cordata y Wigandia no presentaron problemas para el conteo de sus retoños, pero para los individuos de gran tamaño de las especies restantes fue necesario marcar una rama de cada individuo que ocupara una fracción conocida de la cobertura del árbol (en términos de volumen). Para estos casos sólo se hacían los marcajes y el conteo de retoños en dichas ramas, corrigiendo los datos para cada individuo.

Para transformar los datos de incremento de longitud de los retoños se colectaron 15-46 retoños de diferente longitud y sin daño aparente por herbívoros de cada una de las especies encontradas en el muestreo y se hicieron análisis de regresión para encontrar las ecuaciones que estimaran la biomasa de los retoños en función de su longitud.

6.2.2.3. Producción de partes reproductivas. En las visitas periódicas para medir, contar y marcar retoños, se contaba también el número de inflorescencias, infrutescencias, flores o frutos de cada uno de los individuos de los sitios de estudio permanente. Como el patrón general de la fenología de todas las plantas del Pedregal es más o menos predecible en el tiempo (Meave et al., 1994), lo cual es característico en muchas comunidades xerófitas (Kruger, 1981; Specht et al., 1981; Woolhouse y Kwolek, 1981), se consideró que el número máximo de estructuras reproductivas contadas en el año, corresponde al número total de infrutescencias y/o inflorescencias producidas. En las plantas de gran talla con un gran número de estructuras reproductivas, éstas se contaron siguiendo la misma metodología utilizada con los retoños.

Para transformar los datos de número de estructuras reproductivas a biomasa, éstos se multiplicaron por el peso promedio de estas estructuras, según su especie, el cual se obtuvo de la siguiente manera. Se colectaron 15-60 partes reproductivas sanas y sin daño aparente por herbívoros (inflorescencias, infrutescencias, flores o frutos, según la especie). Las partes colectadas eran secadas a 60°C hasta obtener el peso constante y pesadas. Se consideraba como parte reproductiva a los tejidos reproductores incluyendo todas las estructuras de soporte no pertenecientes al retoño. Como las flores y los frutos (o las inflorescencias e infrutescencias) corresponden a diferentes estados ontogenéticos de la misma estructura se consideró solamente el peso de la estructura con el mayor valor en el cómputo de biomasa. Sin embargo, en el caso de Dodonaea y Bouvardia, donde el fruto acumula mucho peso durante su desarrollo, se consideró la suma de biomasa de flores y frutos de los individuos. En el caso de B. cordata y B. parviflora, las cuales son dioicas, se tomó la producción de frutos en individuos femeninos, y de flores en los individuos masculinos, presumiendo que la biomasa perdida por pétalos, polen y néctar es insignificante.

6.2.2.4. Análisis estadístico. Para conocer los posibles efectos de los años y los tipos de sitio sobre la productividad de cada uno de los componentes de la PPNA, se aplicó un análisis de varianza de dos vías (Zar, 1984) sobre los datos de productividad en unidades de energía (ver métodos de medición del contenido energético en 6.2.5), pues no difirieron mucho de los datos obtenidos de productividad en biomasa.

6.2.3. PPNA del estrato herbáceo. Dadas las características de desarrollo de las plantas herbáceas se estimó su productividad aérea con el método de cosechas sucesivas a lo largo de la temporada de crecimiento (Woodwell y Whittaker, 1968; Singh *et al.*, 1975; Whittaker y Marks, 1975). Para este fin se seleccionaron seis sitios en la Reserva con un área de 20 x 30 m², tres en ambientes planos y tres en ambientes abruptos (los mismos usados para las plantas perennes < 30 cm; ver sección 5.2 y Fig. 6.1). Al final de la estación seca (abril de 1990 y de 1991) se seleccionaron aleatoriamente 40 cuadros de 1 m² en cada sitio durante la temporada seca, los cuales se limpiaron de hojarasca y material muerto. Asimismo, se pintaron los tallos de las plantas perennes, de modo que éstas se distinguieran de las plantas nuevas que crecieran al iniciar la temporada de lluvias. De mayo a noviembre, que es aproximadamente la temporada de crecimiento de las plantas de este estrato (Rzedowski, 1954; Meave *et al.*, 1994), se cosecharon cinco cuadros por sitio seleccionados aleatoriamente (cinco cuadros x tres sitios x dos tipos de sitio = 30 cuadros/mes; Fig. 6.1). Se separó el material en nueve componentes principales: (1) Muhlenbergia robusta, (2) Cissus sicyoides, (3) Dahlia coccinea, (4) Dioscorea galeottiana, (5) Manfreda brachystachya, (6) Otras gramíneas, (7) Otras monocotiledóneas, (8) Otras dicotiledóneas, y (9) Helechos. La descripción completa de estos grupos está señalada en la Tabla 6.1. En lo sucesivo las especies registradas en la Tabla 6.1 podrán ser referidas por su nombre genérico para facilitar la lectura. Para la mayoría de categorías se colectó el material vivo junto con el material muerto en pie de todas las partes aéreas que no habían sufrido abscisión, excepto en las muestras de pastos, incluyendo Muhlenbergia, y las fracciones del helecho Notholaena bonariensis, en las que se descartaron las fracciones muertas. Para Cissus se cosecharon las hojas, zarcillos, hojas vivas y muertas y los tallos producidos en el año en curso, los cuales se reconocen por su color verde claro, ya que los tallos del año anterior presentan un color café oscuro. No se tomó en cuenta el crecimiento en grosor que presentaban los tallos de la temporada anterior. Las muestras cosechadas fueron puestas en bolsas de papel juntando fracción viva y muerta, se secaron a 65 °C hasta alcanzar un peso constante y se pesaron.

El consumo por insectos herbívoros fue controlado asperjando las plantas continuamente con los insecticidas Folidol y Metasystox (o Folimat) los cuales tienen acción de contacto el primero y sistémica el segundo. La dosis aplicada fue de 9 ml m² semana⁻¹ sobre los cuadros a muestrear.

Aunque las cosechas en ambos años se llevaron a cabo en los

Tabla 6.1. Categorías de plantas herbáceas consideradas para estimar la PPNA con el método de cosechas sucesivas en el Pedregal de San Angel.

Categoría (Clave)	Descripción y Forma de Crecimiento
Cis	<u>Cissus sicyoides</u> L. (Vitaceae), trepadora caducifolia de tallos perennes.
Dah	<u>Dahlia coccinea</u> Cav. (Compositae), herbácea con estructuras subterráneas perennes y tejidos aéreos efímeros.
Dio	<u>Dioscorea galeottiana</u> Kunth (Dioscoraceae), trepadora con estructuras subterráneas y tejidos aéreos efímeros.
Man	<u>Manfreda brachystachya</u> (Cav.) Rose (Amaryllidaceae), herbácea con tejidos subterráneos perennes y tejidos aéreos efímeros.
Muh	<u>Muhlenbergia robusta</u> Hitchc. (Gramineae), pasto perenne.
Hel	Helechos anuales y perennes, <u>Polypodium</u> spp. y <u>Notholaena bonariensis</u> C. Chr. (Polypodaceae), principalmente.
Pas	Otros pastos anuales y perennes (Gramineae).
Mon	Otras monocotiledóneas (plántulas y herbáceas anuales o con tejidos aéreos efímeros), como <u>Commelina</u> spp. (Commelinaceae), <u>Hypoxis decumbens</u> L. y <u>Zephyranthes</u> spp. (Amaryllidaceae), entre otras.
Dic	Otras dicotiledóneas (plántulas y herbáceas anuales o con tejidos aéreos efímeros), como <u>Oxalis</u> spp. (Oxalidaceae), <u>Tagetes</u> spp. y <u>Gnaphalium</u> spp. (Compositae), etc.

mismos sitios de estudio permanente, se evitó la perturbación al cosechar y al asperjar utilizando veredas conocidas, sobre las cuales no se ubicaban los cuadros de interés.

La mortalidad vegetal y su posterior descomposición son variables que afectan el resultado final de la evaluación de la PPNA y ha sido motivo de análisis de la literatura (Wiegert y Evans, 1964; Lomnicki *et al.*, 1968; Bradbury y Hofstra, 1976; Cox y Waithaka, 1989). Sin embargo, la aplicación de los métodos que toman en cuenta estas variables incrementan significativamente el esfuerzo por la multiplicación de muestras control. Dada la diversidad vegetal y topográfica del Pedregal, la aplicación de métodos más finos podría ofrecer una estimación que tal vez no supere las estimaciones usando métodos convencionales, que requieren menos esfuerzo (Lauenroth *et al.*, 1986). Tomando en cuenta que no todas las especies o grupos de plantas alcanzan su pico de crecimiento en biomasa al mismo tiempo durante el año y a la fenología diferencial que puede presentarse dentro de una categoría de plantas multiespecífica (Singh y Yadava, 1974; Al-Mufti *et al.*, 1977; V. Jaramillo, com. pers.), se calculó la PPNA del estrato herbáceo sumando los incrementos positivos dentro de cada categoría de plantas, considerando una biomasa aérea inicial de 0 para *Dahlia*, *Cissus*, *Dioscorea*, *Manfreda*, otras monocotiledóneas y otras dicotiledóneas, y la biomasa registrada al inicio del estudio (i.e. la cosecha de abril) para *Muhlenbergia*, otros pastos y helechos, que son las categorías de plantas que presentan tejidos aéreos perennes en la temporada seca (ver Tabla 6.1).

Para tener una medida de la tasa de mortalidad de las plantas sujetas a cosechas (exceptuando a *Manfreda*, helechos y pastos), durante 1991 se hicieron visitas semanales a los sitios que iban a ser cosechados, y se colectaron las hojas y partes senescentes de cada categoría, las cuales fueron procesadas por separado y sumadas en el cómputo final. A este método se le conoce como la cosecha de partes vivas más partes recientemente muertas (Lauenroth *et al.*, 1986). Como estos datos de mortalidad de tejidos no indican abscisión, no se utilizaron estos datos para corregir las medidas de biomasa de las cosechas realizadas en 1990.

6.2.4. Determinaciones calóricas. Un juego de muestras seleccionadas (al azar) de las plantas herbáceas cosechadas en 1991, y de las partes reproductivas, retoños y tallos (colectadas para conocer su biomasa) fueron sometidas a análisis calórico. En el caso de los árboles se determinó por separado el contenido energético de árboles < 150 cm y > 150 cm. El método de determinación se realizó según las recomendaciones de Paine (1971), Lieth (1975b) y Parr Inc. (1981), utilizando una Bomba Calorimétrica Adiabática Parr Mod. Plain Jacket 1341. Las muestras secas (provenientes de tres individuos aleatoriamente seleccionados) fueron molidas. De una a cuatro pastillas por muestra, según su importancia en el muestreo, que variaron entre 0.2 y 1.0 g fueron secadas a 80°C durante 24 h antes de la ignición. Los valores de producción de biomasa seca de las plantas

fueron convertidos a unidades de energía conociendo los contenidos energéticos de las muestras (en kJ/g). Los detalles de los métodos calóricos se describen en Aznar (1993).

6.3. RESULTADOS

6.3.1. Biomasa de partes reproductivas y de retoños foliares. La Tabla 6.2 muestra la biomasa seca promedio de las estructuras reproductivas de las plantas perennes de la Reserva del Pedregal, utilizadas para estimar la producción de éstas en el período de estudio. Se encontró que los modelos lineales fueron buenos estimadores de la biomasa de un retoño en crecimiento, ya que las r^2 variaron entre 0.642 y 0.970 (Tabla 6.3), aunque sólo la ecuación para obtener la biomasa del retoño de Bouvardia presentó una $r^2 < 0.8$. En el caso de Echeveria, se encontró que el mejor estimador de la biomasa del retoño fue el cubo de la longitud del mismo, pues la r^2 se incrementó de 0.803 a 0.902. Se utilizaron estos modelos lineales prescindiendo de la ordenada al origen, debido a los problemas en el cómputo de la biomasa del retoño para incrementos de longitud iguales a 0. Este estudio se llevó a cabo presumiendo que las dimensiones de las partes reproductivas y las relaciones peso/longitud de los retoños foliares no se ven afectados por el tipo de sitio en el que se desarrollan las plantas.

6.3.2. Contenido energético de las plantas del Pedregal. En las Tablas 6.4, 6.5 y 6.6 se presentan los contenidos energéticos de diferentes partes de las plantas perennes del Pedregal de San Angel. Las flores e inflorescencias de todas las plantas perennes de todos los estratos tuvieron en promedio (\pm e.e.) 19.857 ± 0.447 kJ/g (intervalo: 15.148-23.757, N=20), el valor más bajo lo presentó Buddleia parviflora y el más alto Loeselia (Tabla 6.4). Los frutos e infrutescencias tuvieron en promedio (\pm e.e.) 19.096 ± 0.716 kJ/g (14.777-22.556, N=10), con el valor más alto en las infrutescencias de Eysenhardtia y el más bajo en las de Baccharis (Tabla 6.4). Los retoños foliares tuvieron en promedio 19.679 ± 0.317 kJ/g (16.202-22.211, N=22). El valor más bajo se encontró en Lagascea y el más alto en Brickellia (Tabla 6.5). Los tallos de las plantas del estrato arbustivo y perenne < 30 cm presentaron en promedio 18.391 ± 0.337 kJ/g (11.145-20.059, N=23), siendo Opuntia la planta con el menor contenido calórico y los tallos de Bouvardia con el valor más alto (Tabla 6.5). Los tallos leñosos tuvieron en promedio 18.913 ± 0.158 kJ/g (17.272-20.059, N=17), mientras que los no leñosos (i.e. de Opuntia, Echeveria, Senecio, I. celosia, Mammillaria y Plumbago) tuvieron en promedio 16.913 ± 1.144 (11.145-19.046, N=6), presentándose diferencias significativas entre ambas medias ($t = 2.616$, $gl = 21$, $P < 0.02$).

El contenido calórico promedio (\pm e.e.) de los tallos de las plantas del estrato arbóreo fue de 19.223 ± 0.112 (intervalo: 18.883-19.565, N=6). Wigandia presentó el valor más bajo y Dodonaea el más alto (Tabla 6.6). Al comparar el contenido calórico de las especies arbóreas de diferentes estratos, exceptuando Fraxinus, se encontró que los tallos de los árboles < 150 cm presentan menor

TABLA 6.2. Biomasa seca promedio (g) de las partes reproductivas de las plantas perennes de la Reserva del Pedregal de San Angel, colectadas entre diciembre de 1990 y noviembre de 1991. Los datos representan el peso de las partes reproductivas producidas por un retoño como inflorescencias o infrutescencias, salvo que se indique lo contrario. N denota el tamaño de muestra y ND valores no determinados.

Especie	INFLORESCENCIAS		INFRUTESCENCIAS	
	$\bar{x} \pm e.e.$	N	$\bar{x} \pm e.e.$	N
<u>Baccharis ramulosa</u> ^a	0.029 ±0.001	32	0.006 ±0.0004	15
<u>Bouvardia ternifolia</u> ^{b,c}	0.006 ±0.0003	44	0.038 ±0.003	27
<u>Buddleia cordata</u> ^d	1.870 ±0.166	30	4.062 ±0.044	30
<u>B. parviflora</u> ^d	0.240 ±0.033	18	0.413 ±0.063	31
<u>Bursera cuneata</u> ^c	ND		0.063 ±0.001	25
<u>Brickellia veronicaefolia</u> ^a	0.013 ±0.001	25	0.013 ±0.001	33
<u>Dodonaea viscosa</u> ^{c,d}	0.041 ±0.003	29	0.032 ±0.002	30
<u>Echeveria gibbiflora</u>	10.180 ±1.345	13	ND	
<u>Eysenhardtia polystachya</u> ^e	0.357 ±0.041	27	0.118 ±0.009	21
<u>Eupatorium petiolare</u>	0.107 ±0.005	24	1.104 ±0.106	32
<u>Iresine calea</u>	0.054 ±0.007	31	ND	
<u>I. celosia</u>	0.239 ±0.031	22	0.550 ±0.104	21
<u>Lagascea rigida</u>	0.984 ±0.159	21	ND	
<u>Loeselia mexicana</u> ^b	0.004 ±0.0004	30	ND	
<u>Montanoa tomentosa</u>	0.124 ±0.008	30	0.676 ±0.108	31
<u>Opuntia tomentosa</u> ^c	ND		2.293 ±0.058	15

TABLA 6.2. (Continúa)

Especie	INFLORESCENCIAS		INFRUTESCENCIAS	
	$\bar{x} \pm e.e.$	N	$\bar{x} \pm e.e.$	N
<u>Plumbago pulchella</u> ^b	0.056 ±0.003	60	ND	
<u>Salvia mexicana</u>	0.866 ±0.080	38	ND	
<u>Senecio praecox</u>	1.769 ±0.122	52	ND	
<u>Stevia salicifolia</u>	0.494 ±0.049	30	0.459 ±0.031	30
<u>Verbesina virgata</u>	0.346 ±0.052	30	1.062 ±0.119	31
<u>Wigandia urens</u> ^e	0.980 ±0.053	31	ND	

^aDatos de flores y frutos dispuestos en un capítulo.

^bDatos de flores individuales.

^cDatos de frutos individuales.

^dDatos de inflorescencias de ambos sexos.

^eDatos del conjunto de flores y frutos dispuestos en un solo tallo.

TABLA 6.3. Modelos para estimar la biomasa seca de los retoños (B, en g) de las plantas perennes de la Reserva del Pedregal de San Angel, a partir de la longitud (L, en cm) de éstos. En todos los casos $P < 0.001$.

Espece	Modelo	r^2	N
<u>Baccharis ramulosa</u>	B=0.042 L	0.895	23
<u>Bouvardia ternifolia</u>	B=0.025 L	0.642	37
<u>Buddleia cordata</u>	B=0.590 L	0.887	28
<u>B. parviflora</u>	B=0.116 L	0.895	28
<u>Brickellia veronicaefolia</u>	B=0.023 L	0.969	27
<u>Calliandra grandifolia</u>	B=0.148 L	0.957	14
<u>Dodonaea viscosa</u>	B=0.031 L	0.894	30
<u>Echeveria gibbiflora</u>	B=5.598 L	0.803	27
	B=0.204 L ³	0.902	27
<u>Eysenhardtia polystachya</u>	B=0.063 L	0.965	25
<u>Eupatorium petiolare</u>	B=0.051 L	0.970	28
<u>Fraxinus uhdei</u>	B=1.476 L	0.926	16
<u>Iresine calea</u>	B=0.018 L	0.882	30
<u>I. celosia</u>	B=0.013 L	0.948	15
<u>Lagascea rigida</u>	B=0.057 L	0.852	21
<u>Loeselia mexicana</u>	B=0.017 L	0.957	26
<u>Montanoa tomentosa</u>	B=0.046 L	0.930	28
<u>Plumbago pulchella</u>	B=0.009 L	0.895	28
<u>Salvia mexicana</u>	B=0.031 L	0.811	32
<u>Senecio praecox</u>	B=1.267 L	0.871	28
<u>Stevia salicifolia</u>	B=0.051 L	0.894	46
<u>Verbesina virgata</u>	B=0.131 L	0.956	27
<u>Wigandia urens</u>	B=0.801 L	0.928	30

Tabla 6.4. Contenido energético (kJ/g) de las partes reproductivas de las plantas perennes de la Reserva del Pedregal de San Angel. N denota el número de pastillas utilizadas, y ND valores no determinados.

Especie	INFLORESCENCIAS		INFRUTESCENCIAS	
	$\bar{x} \pm e.e.$	N	$\bar{x} \pm e.e.$	N
<u>Baccharis ramulosa</u>	18.433 \pm 0.019	2	14.777 \pm 0.116	2
<u>Bouvardia ternifolia</u>	20.394 \pm 0.073	2	18.931	1
<u>Buddleia cordata</u>	20.574 \pm 0.061	2	21.187 \pm 0.149	2
<u>B. parviflora</u>	15.148	1	19.633 \pm 0.241	4
<u>Brickellia veronicaefolia</u>	19.616 \pm 0.193	2	ND	
<u>Dodonaea viscosa</u>	20.864 \pm 0.228	2	19.703 \pm 0.271	2
<u>Echeveria gibbiflora</u>	17.829 \pm 0.083	2	ND	
<u>Eysenhardtia polystachya</u>	19.381 \pm 1.653	2	22.556 \pm 0.172	2
<u>Eupatorium petiolare</u>	23.429	1	21.826 \pm 0.131	2
<u>Iresine calea</u>	18.150 \pm 0.096	2	ND	
<u>I. celosia</u>	18.174 \pm 0.050	3	ND	
<u>Lagascea rigida</u>	18.913 \pm 0.044	2	ND	
<u>Loeselia mexicana</u>	23.757	1	ND	
<u>Montanoa tomentosa</u>	19.657 \pm 0.325	2	17.176 \pm 0.088	2
<u>Opuntia tomentosa</u>	ND		16.393 \pm 0.062	2
<u>Plumbago pulchella</u>	19.166	1	ND	
<u>Salvia mexicana</u>	19.190 \pm 0.093	2	ND	
<u>Senecio praecox</u>	22.792 \pm 0.097	2	ND	
<u>Stevia salicifolia</u>	22.260 \pm 0.271	2	19.219 \pm 0.043	2
<u>Verbesina virgata</u>	18.594	1	22.122 \pm 0.220	2
<u>Wigandia urens</u>	21.698 \pm 0.013	2	ND	

Tabla 6.5. Contenido energético (kJ/g) de retoños de plantas perennes y de tallos de las plantas del estrato arbustivo de la Reserva del Pedregal de San Angel (incluyendo tallos de árboles de menos de 1.5 m de altura). N denota el número de pastillas utilizadas, y ND valores no determinados.

Especie	RETONOS		TALLOS	
	$\bar{x} \pm e.e.$	N	$\bar{x} \pm e.e.$	N
<u>Baccharis ramulosa</u>	20.647 \pm 0.082	2	19.225 \pm 0.046	2
<u>Bouvardia ternifolia</u>	18.148 \pm 0.140	2	20.059	1
<u>Buddleia cordata</u>	19.396 \pm 0.123	3	18.869 \pm 0.009	2
<u>B. parviflora</u>	19.802 \pm 0.316	3	18.816 \pm 0.175	2
<u>Brickellia veronicaefolia</u>	22.211 \pm 0.068	2	19.625	1
<u>Calliandra grandifolia</u>	18.949	1	19.231 \pm 0.296	3
<u>Dodonaea viscosa</u>	21.476 \pm 0.109	2	19.244	1
<u>Echeveria gibbiflora</u>	17.475 \pm 0.118	2	15.850 \pm 0.380	3
<u>Eysenhardtia polystachya</u>	21.831 \pm 0.211	2	18.404	1
<u>Eupatorium petiolare</u>	20.793 \pm 0.311	3	19.488	1
<u>Fraxinus uhdei</u>	20.066	1	ND	
<u>Iresine calea</u>	18.598	1	17.272	1
<u>I. celosia</u>	19.699	1	18.626	1
<u>Lagascea rigida</u>	16.202	1	18.841 \pm 1.108	3
<u>Loeselia mexicana</u>	18.748 \pm 0.126	2	18.764 \pm 0.043	3
<u>Mammillaria magnimamma</u>	-		19.046 \pm 0.216	2
<u>Montanoa tomentosa</u>	20.464 \pm 0.083	2	18.010	1
<u>Opuntia tomentosa</u>			11.145 \pm 0.121	2
<u>Plumbago pulchella</u>	18.410	1	19.035 \pm 0.029	2
<u>Salvia mexicana</u>	17.836 \pm 0.242	2	18.223	1
<u>Senecio praecox</u>	19.807 \pm 0.133	2	17.779 \pm 0.055	2
<u>Stevia salicifolia</u>	21.146 \pm 0.091	3	19.421	1
<u>Verbesina virgata</u>	21.063 \pm 0.090	3	19.355 \pm 0.088	2
<u>Wigandia urens</u>	20.169 \pm 0.059	2	18.673	1

TABLA 6.6. Contenido energético (kJ/g) de tallos de las plantas del estrato arbóreo la Reserva del Pedregal de San Angel (tallos de árboles mayores a 1.5 m de altura). N denota el número de pastillas utilizadas.

Espece	$\bar{x} \pm e.e.$	N
<u>Buddleia cordata</u>	19.469 \pm 0.181	2
<u>B. parviflora</u>	19.422 \pm 0.263	4
<u>Dodonaea viscosa</u>	19.565 \pm 0.571	3
<u>Eysenhardtia polystachya</u>	18.904 \pm 0.589	3
<u>Fraxinus uhdei</u>	19.093 \pm 0.264	2
<u>Wigandia urens</u>	18.883 \pm 0.818	3

contenido calórico que los tallos de los individuos > 150 cm (prueba de t para muestras pareadas: $t= 6.373$, $gl= 5$, $P<0.005$).

El contenido calórico de las partes aéreas de las plantas herbáceas está indicado en la Tabla 6.7. Los valores variaron entre 17.143 kJ/g para Manfreda y 19.231 kJ/g para los helechos. El contenido calórico de las monocotiledóneas y las dicotiledóneas fue muy similar (17.712 y 17.714 kJ/g, respectivamente), así como el de Muhlenbergia y los demás pastos (17.939 y 18.093 kJ/g, respectivamente).

6.3.3. Productividad de tallos en el estrato arbustivo. Los datos de productividad enfatizarán los resultados en términos de energía ($\text{kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$), aunque se mencionarán los principales resultados en términos de biomasa seca ($\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$). Los resultados detallados en términos de biomasa se presentan en el Apéndice 1.

En los sitios planos los tallos aportaron $1255.6 \text{ kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$ en 1990, y $2260.3 \text{ kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$ en 1991 ($74.4 \text{ g m}^{-2} \text{año}^{-1}$ y $119.9 \text{ g m}^{-2} \text{año}^{-1}$, respectivamente). En los sitios abruptos el aporte fue de $1203.1 \text{ kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$ en 1990 y $2362.5 \text{ kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$ en 1991 ($66.5 \text{ g m}^{-2} \text{año}^{-1}$ y $129.7 \text{ g m}^{-2} \text{año}^{-1}$, respectivamente). No se encontró un efecto del sitio ni de la interacción sitio x año sobre la productividad de tallos en el estrato arbustivo (sitio: $F= 0.007$, $gl= 1,36$, $P>0.05$; interacción: $F= 0.064$, $gl= 1,36$, $P>0.05$), pero sí del año ($F= 12.463$, $gl= 1,36$, $P=0.001$), presentándose una mayor productividad de tallos en 1991.

Las especies que tuvieron una mayor contribución a la PPNA fueron Verbesina, Senecio, Stevia, Opuntia, Montanoa y Eupatorium, que juntas aportaron a la PPNA entre el 86.6 y el 92.7% de la productividad de los tallos del estrato arbustivo (Fig. 6.2). Verbesina fue la especie más importante en los sitios planos en 1991 ya que su contribución representó el 73.1% de la productividad de tallos (Fig. 6.2). En segundo lugar destacan Senecio en ambos tipo de sitio y Eupatorium en sitios abruptos, donde su contribución fue notablemente mayor que en los sitios planos.

Para la mayoría de las especies no se presentaron diferencias significativas entre los sitios, excepto en tres especies cuya productividad de tallos en los sitios abruptos fue mayor (Fig. 6.2): Eupatorium ($F= 7.299$, $gl= 1,36$, $P=0.01$; abruptos: 255.5 y $526.4 \text{ kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$; planos: 16.3 y $49.2 \text{ kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$; 1990 y 1991, respectivamente), Opuntia ($F= 6.332$, $gl= 1,36$, $P<0.02$; abruptos: 88.6 y $162.6 \text{ kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$; planos: 25.3 y $41.5 \text{ kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$), y Echeveria ($F= 4.860$, $gl= 1,54$, $P<0.05$; abruptos: 1.91 y $1.30 \text{ kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$; planos: 0.10 y $0.04 \text{ kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$). Aunque Verbesina presentó mayor productividad de tallos en los sitios planos que en los abruptos (Fig. 6.2), las diferencias fueron marginalmente significativas (Sitio: $F= 4.017$, $gl= 1,36$, $P=0.053$). De las 23 especies estudiadas, sólo Verbesina presentó variación anual significativa en su productividad de tallos ($F= 8.373$, $gl= 1,36$, $P<0.01$; 1990: 777.2 y $455.1 \text{ kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$; 1991: 1652.3 y $994.5 \text{ kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$; sitios planos y abruptos, respectivamente), y en ninguna de

TABLA 6.7. Contenido energético (kJ/g) de las partes aéreas de las plantas herbáceas de la Reserva del Pedregal de San Angel. N denota el número de pastillas utilizadas.

Componente	$\bar{x} \pm e.é.$	N
<u>Cissus sicyoides</u>	18.006 \pm 0.218	3
<u>Dahlia coccinea</u>	18.026 \pm 0.293	3
<u>Muhlenbergia robusta</u>	17.939 \pm 0.226	3
<u>Dioscorea galeottiana</u>	18.398 \pm 0.221	3
<u>Manfreda brachystachya</u>	17.143 \pm 0.125	3
Helechos	19.231 \pm 0.355	3
Otras gramíneas	18.093 \pm 0.344	3
Otras monocotiledóneas	17.712 \pm 0.208	3
Otras dicotiledóneas	17.714 \pm 0.391	3

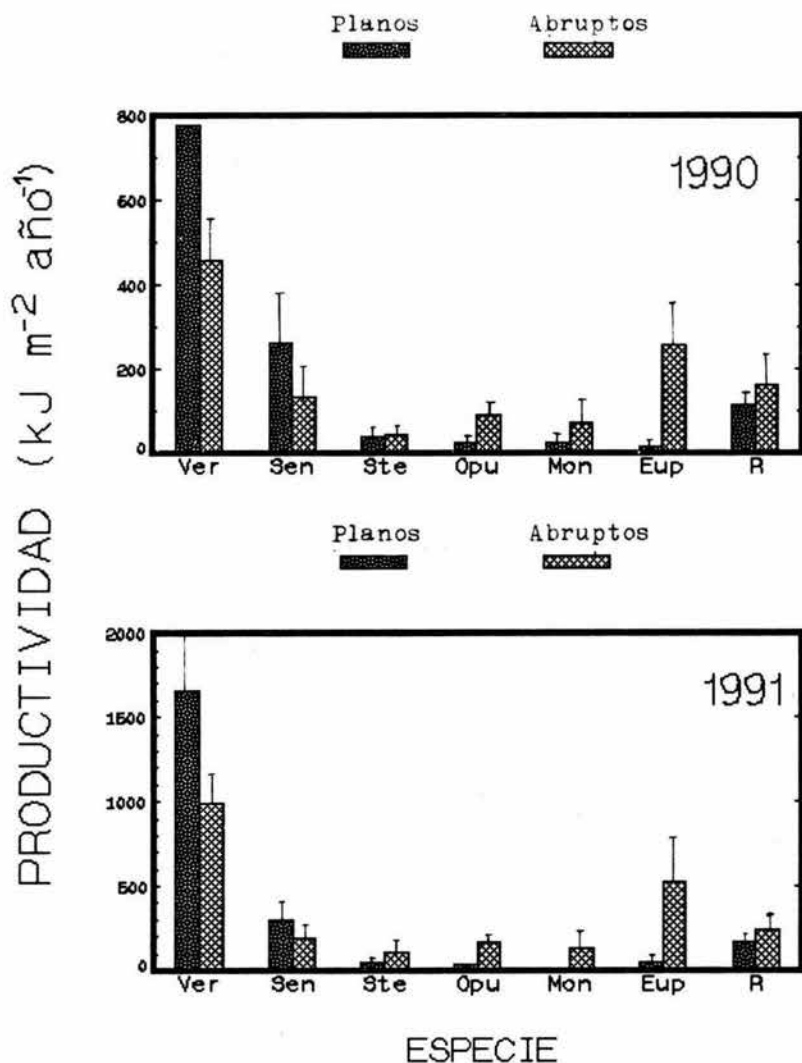


Figura 6.2. Aporte ($\text{kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$) de cada especie a la productividad de tallos en el estrato arbustivo del Pedregal de San Angel en 1990 y 1991. Los datos señalan promedios \pm e.e. (N= 10). Ver claves de las especies en la Tabla 5.1. R= resto de especies.

las especies se presentó un efecto significativo de la interacción sitio x año. Al parecer, las diferencias entre años en la productividad de tallos en el estrato arbustivo del Pedregal se deben a Verbesina.

Las aportaciones de los tallos del estrato arbustivo a la PPNA en términos de biomasa seca se resumen en el Apéndice 1, Tabla A1.1.

6.3.4. Productividad de retoños foliares y partes reproductivas en el estrato arbustivo. Los retoños foliares de las plantas del estrato arbustivo aportaron en los sitios planos $1935.4 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1990 y $1643.8 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1991 (94.6 y $80.5 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), en tanto que a los sitios abruptos correspondieron $1713.3 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1990, y $1709.1 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1991 (83.5 y $83.4 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) (Tablas 6.8 y A1.2 del Apéndice 1).

Las estructuras reproductivas de las plantas del estrato arbustivo aportaron en los sitios planos $141.1 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1990, y $189.4 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1991 (6.5 y $8.8 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), mientras que en los sitios abruptos se produjeron $188.8 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1990, y $258.4 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1991 (9.3 y $12.4 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), de partes reproductivas.

6.3.5. Aportación relativa de cada especie a la PPNA del estrato arbustivo. El estrato arbustivo aportó en total 3332.1 y $4093.5 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (168.3 y $209.2 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) en los sitios planos, y 3105.2 y $4330.0 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (159.2 y $225.5 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) en los sitios abruptos, en 1990 y 1991, respectivamente (Tablas 6.8 y A1.2 del Apéndice 1). En los sitios planos Verbesina aportó el 56.6-63.9% de la PPNA en el estrato arbustivo, en tanto que Senecio aportó el 14.7-19.3%. En los sitios abruptos la dominancia de Verbesina fue menor, ya que aquí aportó el 39.3-39.4%, seguida por Eupatorium con 16.8-20.6% y Senecio con 12.9-14.2% (Tabla 6.8, Fig. 6.3). Considerando la PPNA total del estrato arbustivo, no se encontraron diferencias entre años ni entre sitios (año: $F=0$, $gl=1,36$, $P>>0.05$; sitio: $F=3.798$, $gl=1,36$, $P=0.059$). Asimismo no se presentó un efecto de la interacción sitio x año ($F=0.207$, $gl=1,36$, $P>0.05$).

Considerando la PPNA de cada especie del estrato arbustivo (Tabla 6.8) se observó que para ninguna especie hay diferencias en su PPNA entre años, ni se encontró un efecto de la interacción sitio x año sobre la PPNA. De todas las especies del estrato arbustivo, sólo Brickellia, Eupatorium y Verbesina presentaron diferencias significativas entre sitios. Brickellia y Eupatorium presentaron mayor PPNA en los sitios abruptos (Brickellia: $F=4.483$, $gl=1,36$, $P<0.05$; Eupatorium: $F=7.722$, $gl=1,36$, $P<0.01$), mientras que Verbesina presentó una mayor PPNA en los sitios planos ($F=4.777$, $gl=1,36$, $P<0.05$). Sin embargo, mientras Verbesina no presentó diferencias en la producción de retoños foliares y partes reproductivas por efecto del sitio, del año ni de la interacción sitio x año, Eupatorium presentó una producción de retoños foliares y partes reproductivas significativamente más alta en los sitios

Tabla 6.8. Aporte a la PPNA ($\text{kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$) de los retoños foliares y partes reproductivas de las plantas del estrato arbustivo de la Reserva del Pedregal de San Angel. El total representa la suma de todas las partes, incluida la aportación de los tallos (Fig. 6.2). %= la contribución porcentual de cada especie a la productividad total. Datos promedio de 10 sitios.

Sp. ^a	Retoños foliares		Partes Reproductivas		Suma Total		
	\bar{x}	e.e.	\bar{x}	e.e.	\bar{x}	e.e.	%
	Sitios Planos - 1990						
Ver	1008.86	152.48	98.86	24.84	1884.87	315.7	56.57
Sen	366.61	170.24	15.64	12.14	643.29	276.0	19.31
Ste	165.45	117.08	8.04	6.13	212.53	141.9	6.38
Bc	103.28	36.39	5.13	2.98	123.04	42.55	3.69
Bac	60.82	41.88	2.99	2.33	70.38	46.65	2.11
Bp	48.99	46.47	0.19	0.18	65.67	62.3	1.97
Ech	61.15	45.04	2.18	1.47	63.43	46.03	1.9
Wu	41.39	37.16	0	0	62.52	56.88	1.88
Loe	23.89	15.12	0.09	0.06	48.01	31.36	1.44
Eup	13.05	12.38	1.47	1.39	30.83	29.25	0.93
Mont	6.42	6.09	0.28	0.26	29.91	28.37	0.9
Opu	0	0	1.2	0.85	26.49	17.23	0.79
Ep	9.04	8.49	0	0	19.6	18.06	0.59
Bri	14.98	12.33	0.03	0.02	18.28	14.51	0.55
Dv	5.31	5.04	0.03	0.03	14.83	14.07	0.45
Sal	1.18	1.12	3.78	3.58	8.63	8.18	0.26
Lag	2.42	1.69	0.97	0.67	5.29	4.08	0.16
Bou	2.55	0.93	0.25	0.18	4.5	1.44	0.14
Total	1935.4	223.77	141.13	30.19	3332.1	387.0	100
Sitios Planos - 1991							
Ver	835.77	160.17	126.58	32.06	2614.68	502.1	63.87
Sen	286.39	131.2	20.32	11.81	601.34	246.6	14.69
Bc	120.42	45.66	4.66	3.55	151.64	59.07	3.7
Ste	81.4	55.94	8.01	6.28	133.17	86.44	3.25
Eup	32.28	30.62	8.17	7.75	89.7	85.09	2.19
Wu	61.01	54.36	2.44	2.31	83.23	75.21	2.03
Bp	67.28	63.83	0.59	0.56	79.09	75.03	1.93
Ech	56.15	50.1	0.73	0.69	56.92	50.78	1.39
Loe	24.27	19.31	0.37	0.23	55.31	41.76	1.35
Bac	27.85	17.03	6.83	4.28	50.59	30.94	1.24
Opu	0	0	3.46	2.98	44.97	18.18	1.1
Dv	8.66	8.21	0.34	0.33	42.79	40.59	1.05
Ep	20.44	17.17	0	0	24.19	19.29	0.59
Mont	2.24	2.12	0.65	0.62	19.42	18.42	0.47
Lag	7.26	5.27	1.19	1.05	11.59	8.25	0.28
Sal	1.19	1.13	4.37	4.15	10.62	10.08	0.26
Bri	4.13	2.76	0	0	8.36	5.57	0.2
Plu	0.67	0.46	0.24	0.17	6.57	4.41	0.16
Bou	3.44	1.34	0.46	0.36	5.4	2.07	0.13

Tabla 6.8. (Continúa).

Sp. ^a	Retoños foliares		Partes Reproductivas		Suma Total		
	\bar{x}	e.e.	\bar{x}	e.e.	\bar{x}	e.e.	%
Sitios Planos - 1991							
Ica	2.94	2.3	0	0	3.97	3.2	0.1
Total	1643.81	245.39	189.42	34.48	4093.53	580.2	100
Sitios Abruptos - 1990							
Ver	674.24	122.06	90.2	23.47	1219.54	213.3	39.27
Eup	241.79	111.65	22.75	11.84	520.08	210.9	16.75
Sen	305.7	163.45	4.03	2.14	440.97	177.9	14.2
Mont	67.29	48.7	10.97	6.94	148.92	108.7	4.8
Bc	107.47	38.37	7.23	4.32	145.4	60.69	4.68
Ste	81.28	52.64	5.45	2.14	127.42	74.43	4.1
Opu	0	0	21.2	12.28	109.82	35.15	3.54
Bri	64.37	35.76	5.71	4.05	105.69	64.95	3.4
Bac	52.96	42.6	2.22	1.93	70.11	58.3	2.26
Ice	12.13	7.7	2.87	1.89	61.31	49.27	1.97
Ech	32.11	20.11	9.44	6.81	43.46	27.37	1.4
Loe	14.79	9.73	0.05	0.04	20.01	13.98	0.64
Sal	13.21	8.4	3.44	1.69	17.58	10.63	0.57
Ep	14.14	13.41	0.71	0.67	14.86	14.08	0.48
Plu	1.82	1.49	0.31	0.21	12.99	11.97	0.42
Bou	6.5	4.09	0.55	0.5	11.13	6.16	0.36
Cal	7.42	7.04	0	0	9.71	9.21	0.31
Ica	2.71	1.76	0.74	0.48	8.12	5.44	0.26
Dv	3.13	1.98	0.09	0.08	6.33	4.23	0.2
Wu	5.55	4.19	0	0	5.91	4.35	0.19
Bp	4.3	4.08	0	0	4.57	4.34	0.15
Bur	0.42	0.4	0.86	0.81	1.28	1.21	0.04
Total	1713.32	281.05	188.81	24.41	3105.2	406.7	100
Sitios Abruptos - 1991							
Ver	611.1	120.97	101.75	22.47	1707.36	261.8	39.43
Eup	293.88	131.27	71.71	26.85	891.98	376.5	20.6
Sen	364.85	174.48	3.55	1.54	559.68	191.4	12.93
Opu	0	0	24.96	10.13	187.57	56.72	4.33
Ste	57.17	37.57	11.69	7.59	181.77	103.9	4.2
Bri	80.47	46.82	2.09	1.3	175.14	92.27	4.04
Bc	135.76	60.48	12.91	9.02	173.43	78.13	4.01
Mont	25.61	16.85	4.85	3.08	160.9	127.0	3.72
Bac	56.4	46.47	9.1	8.54	93.51	78.41	2.16
Ice	9.25	6.34	0.72	0.68	55.46	46.6	1.28
Sal	18.8	15.18	4.84	1.89	52.09	41.93	1.2
Ech	17.49	7.85	7.99	5.67	26.78	13.46	0.62
Cal	11.94	11.32	0	0	13.85	13.14	0.32
Ica	4.45	2.84	0.16	0.15	12.77	8.52	0.29
Dv	2.22	1.99	0.16	0.15	9.5	8.06	0.22

Tabla 6.8. (Continúa).

Sp. ^a	Retoños foliares		Partes Reproductivas		Suma Total		
	\bar{x}	e.e.	\bar{x}	e.e.	\bar{x}	e.e.	%
Sitios Abruptos - 1991							
Wu	8.06	4.73	0.49	0.46	9.04	5.36	0.21
Plu	0.83	0.73	0.21	0.16	5.45	5.03	0.13
Bou	3.17	2.31	0.06	0.05	4.5	2.8	0.1
Bp	3.77	3.58	0	0	4.2	3.99	0.1
Ep	3.29	2.81	0.35	0.34	3.68	3.15	0.08
Bur	0.56	0.53	0.77	0.73	1.33	1.26	0.03
Total	1709.08	292.24	258.37	34.87	4330	531.8	100

^aClaves de las especies en la Tabla 5.1.

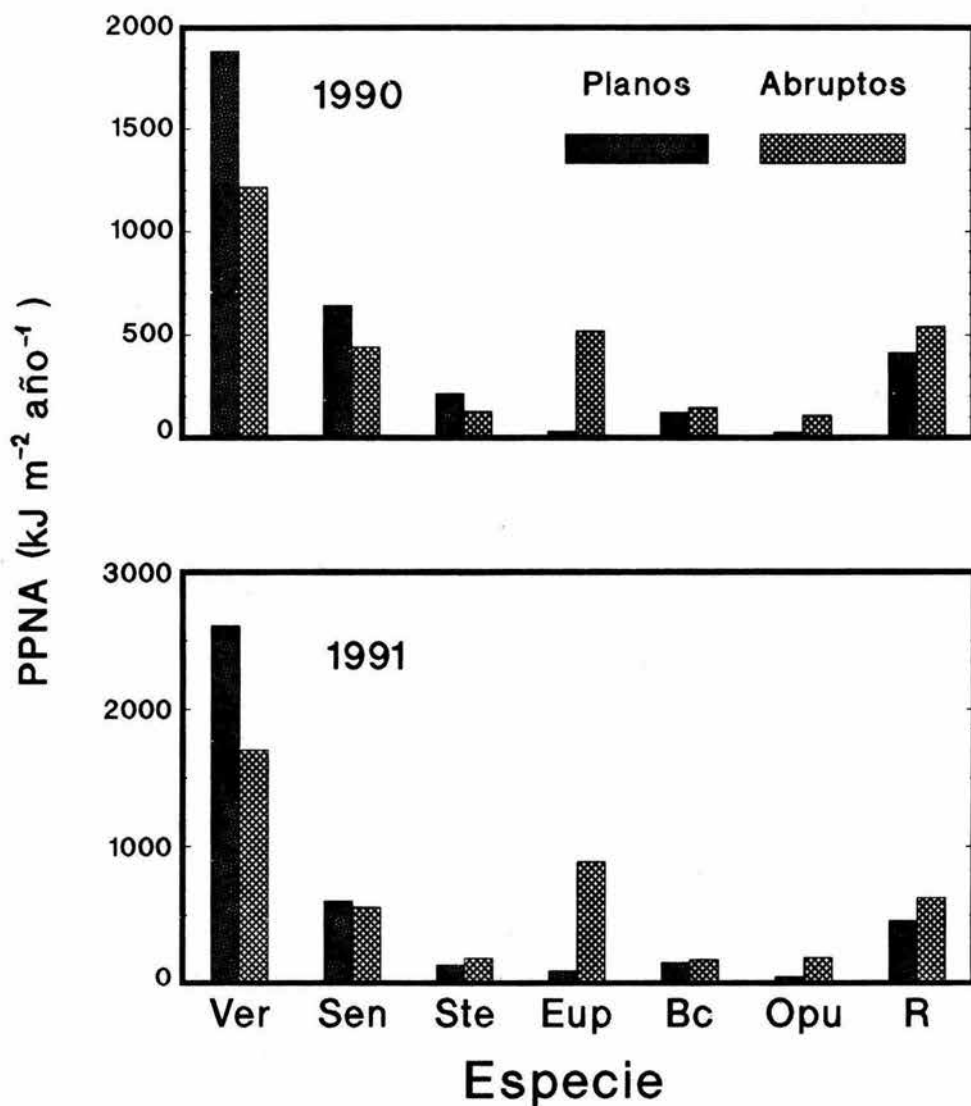


Figura 6.3. Aporte ($\text{kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$) de cada especie a la PPNA total del estrato arbustivo del Pedregal de San Angel en 1990 y 1991. Mismas notas que en la Fig. 6.2.

abruptos (retoños: $F= 7.028$, $gl= 1,36$, $P<0.02$; partes reproductivas: $F= 7.013$, $gl= 1,36$, $P<0.02$), aunque en estos parámetros no se presentan diferencias entre años ni se observa un efecto de la interacción sitio x año.

6.3.6. Productividad de tallos en el estrato arbóreo. En los sitios planos los tallos de las plantas del estrato arbóreo aportaron en conjunto $348.5 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1990, y $401.9 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1991 ($18.0 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y $20.7 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), mientras que en los sitios abruptos fue más del triple, pues aportaron $1149.9 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1990, y $1676.2 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1991 ($59.2 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y $86.3 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; Tablas 6.9 y A1.3 del Apéndice 1). En contraste con el estrato arbustivo, el arbóreo no presentó un efecto significativo del año ni de la interacción sitio x año sobre la productividad de tallos del estrato arbóreo (año: $F= 1.480$, $gl= 1,36$, $P>0.05$; interacción: $F= 0.985$, $gl= 1,36$, $P>0.05$), pero se sí encontró una mayor productividad de éstos en los sitios abruptos ($F= 18.983$, $gl= 1,36$, $P<0.001$).

Las especies que tuvieron una mayor contribución a la productividad de tallos del estrato arbóreo fueron Buddleia cordata y Dodonaea viscosa, que juntas aportaron entre el 80.0 y el 84.2% de la PPNA en términos de energía. B. cordata fue la especie más importante contribuyendo con 60.3 al 78.8% de la productividad de tallos (Tabla 6.9).

Ninguna especie del estrato arbóreo presentó diferencias significativas entre años en su productividad de tallos ni un efecto de la interacción sitio x año. Sin embargo, B. cordata, Dodonaea y Eysenhardtia presentaron significativamente mayor productividad de tallos en los sitios abruptos (B. cordata: $F= 9.706$, $gl= 1,36$, $P<0.01$; Dodonaea: $F= 6.162$, $gl= 1,36$, $P<0.02$; Eysenhardtia: $F= 5.702$, $gl= 1,36$, $P<0.05$).

6.3.7. Productividad de retoños foliares y partes reproductivas en el estrato arbóreo. En la Tabla 6.10 se muestra el aporte a la PPNA de los retoños foliares y las partes reproductivas de las plantas del estrato arbóreo del Pedregal, así como el total por especie. La aportación a la PPNA en términos de biomasa se presenta en el Apéndice 1, Tabla A1.4. Los retoños foliares de las plantas del estrato arbóreo aportaron en los sitios planos $733.2 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1990 y $677.0 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1991 (37.1 y $34.3 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), en tanto que en los sitios abruptos aportaron $2087.8 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1990, y $1589.6 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1991 (102.5 y $79.0 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$).

Las estructuras reproductivas de las plantas del estrato arbóreo aportaron en los sitios planos $51.5 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1990, y $65.9 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1991 (2.5 y $3.2 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), mientras que en los sitios abruptos fue mayor: $341.8 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1990, y $303.7 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1991 (16.2 y $14.5 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$).

6.3.8. Aportación relativa de cada especie a la PPNA del estrato arbóreo. El estrato arbóreo tuvo una PPNA total de 1133.3 y $1144.8 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (57.6 y $58.1 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) en los sitios planos, y de

TABLA 6.9. Productividad de tallos ($\text{kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$) en el estrato arbóreo de la Reserva del Pedregal de San Angel en dos tipos de sitio y en dos años consecutivos. Datos promedio de 10 sitios.

Especie ^a	Productividad de tallos ($\text{kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$)							
	1990				1991			
	Cerrados		Abiertos		Cerrados		Abiertos	
	$\bar{x} \pm \text{e.e.}$	%	$\bar{x} \pm \text{e.e.}$	%	$\bar{x} \pm \text{e.e.}$	%	$\bar{x} \pm \text{e.e.}$	%
Bc	693.1 ± 225.5	60.3	274.5 ± 95.7	78.8	1168.7 ± 285.4	69.7	314.1 ± 94.1	78.2
Dv	226.3 ± 125.3	19.7	4.6 ± 4.4	1.3	242.4 ± 112.9	14.5	21.2 ± 13.6	5.3
Ep	104.3 ± 58.1	9.1	11.9 ± 5.9	3.4	98.4 ± 38.9	5.9	13.2 ± 7.2	3.3
Bp	99.3 ± 94.2	8.6	26.1 ± 16.6	7.5	125.2 ± 118.7	7.5	30.8 ± 19.8	7.7
Fu	22.8 ± 18.4	2.0	-	-	24.5 ± 16.3	1.5	-	-
Wu	4.1 ± 2.5	0.4	31.4 ± 24.4	9.0	17.0 ± 8.2	1.0	22.6 ± 18.4	2.0
TOTAL	1149.9 ± 279.3	100	348.5 ± 112.6	100	1676.2 ± 323.1	100	401.9 ± 96.1	100

^aClaves de las especies en la Tabla 5.1.

Tabla 6.10. Aporte a la PPNA ($\text{kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$) de los retoños foliares y de las partes reproductivas de las plantas del estrato arbóreo de la Reserva del Pedregal de San Angel. El total representa la suma de todas las partes, incluida la aportación de los tallos (Tabla 6.9). Datos promedio de 10 sitios.

Sp. ³	Retoños foliares		Partes reproductivas		Suma total		
	\bar{x}	e.e.	\bar{x}	e.e.	\bar{x}	e.e.	%
Sitios Planos - 1990							
Bc	443.3	125.9	31.28	10.49	749.08	216.3	66.1
Bp	163.95	134.45	8.29	7.54	198.38	153.94	17.5
Ep	73.27	46.05	3.6	3.15	88.75	51.03	7.83
Wu	43.22	27.43	7.34	4.69	81.93	53.02	7.23
Dv	9.51	8.46	1.03	0.9	15.14	10.14	1.34
Todas	733.25	191.93	51.54	13.89	1133.28	292.59	100
Sitios Planos - 1991							
Bc	430.14	113.48	48.68	13.64	792.91	210.43	69.26
Bp	130.16	109.44	4.67	3.24	165.59	125.73	14.46
Ep	65.39	41.93	3.78	2.55	82.4	46.63	7.2
Wu	42.73	27.25	8.08	5.34	73.41	46.81	6.41
Dv	8.62	7.75	0.65	0.42	30.48	20.76	2.66
Todas	677.05	160.4	65.86	16.68	1144.8	259.37	100
Sitios Abruptos - 1990							
Bc	700.02	210.54	111.01	38.17	1504.16	426.53	42.02
Dv	416.61	209.36	92.5	42.96	735.4	369.66	20.54
Ep	431.36	208.79	120.72	78.27	656.37	328.21	18.34
Bp	513.12	486.79	17.2	16.32	629.61	597.3	17.59
Fu	8.96	6.36	0	0	31.77	24.68	0.89
Wu	17.77	9.77	0.38	0.21	22.29	11.28	0.62
Todas	2087.8	516.32	341.82	81.6	3579.6	787.38	100
Sitios Abruptos - 1991							
Bc	726.67	182.85	105.54	28.75	2000.97	480.91	56.06
Dv	194.62	93.6	81.61	36.9	518.64	238.58	14.53
Bp	342.99	325.39	17.5	16.6	485.64	460.71	13.61
Ep	270.77	139.88	96.62	57.87	465.81	228.14	13.05
Wu	45.09	26.67	2.4	1.44	64.47	35.07	1.81
Fu	9.46	6.4	0	0	33.94	21.64	0.95
Todas	1589.6	383.74	303.67	61.17	3569.47	662.48	100

³Claves de las especies en la Tabla 5.1.

3579.6 y 3569.5 kJ m⁻² año⁻¹ (178.0 y 179.7 g m⁻² año⁻¹) en los sitios abruptos, en 1990 y 1991, respectivamente (Tablas 6.10 y Apéndice 1: A1.4). En los sitios planos B. cordata aportó el 66.1-69.3% de la PPNA en el estrato arbóreo, en tanto que B. parviflora aportó el 14.5-17.5%. En los sitios abruptos la dominancia de B. cordata fue menor, ya que aquí aportó el 42.0-56.1%, seguida por Dodonaea con 14.5-20.5%, B. parviflora con 13.6-18.3%, y Eysenhardtia con 13.0-18.3%. No se encontraron diferencias entre años ni un efecto de la interacción sitio x año en la PPNA total del estrato arbóreo (años: $F=0$, $gl=1,36$, $P \gg 0.05$; interacción: $F=0$, $gl=1,36$, $P \gg 0.05$). Sin embargo, se encontró que la PPNA de árboles es significativamente más alta en los sitios abruptos que en los planos ($F=17.623$, $gl=1,36$, $P < 0.001$). Asimismo hay una mayor productividad de retoños foliares y partes reproductivas de todo el estrato arbóreo en los sitios abruptos (retoños: $F=9.710$, $gl=1,36$, $P < 0.005$; partes reproductivas: $F=23.087$, $gl=1,36$, $P < 0.001$).

Para ninguna especie del estrato arbóreo hubo diferencias en su PPNA entre años, ni se encontró un efecto de la interacción sitio x año sobre la PPNA. Sin embargo, B. cordata, Dodonaea y Eysenhardtia presentaron mayor PPNA en los sitios abruptos respecto al que presentaron en los sitios planos, patrón que no presentan B. parviflora ni Wigandia.

6.3.9. Productividad de las plantas perennes < 30 cm. En los sitios planos los tallos de las plantas del estrato de plantas perennes < 30 cm aportaron 51.6 kJ m⁻² año⁻¹ en 1990, y 68.9 kJ m⁻² año⁻¹ en 1991 (3.4 y 4.8 g m⁻² año⁻¹, respectivamente), mientras que en los sitios abruptos aportaron 21.3 kJ m⁻² año⁻¹ en 1990, y 66.5 kJ m⁻² año⁻¹ en 1991 (1.4 y 4.4 g m⁻² año⁻¹) (Tablas 6.11 y A1.5 del Apéndice 1). No se encontraron diferencias entre años y sitios, ni un efecto de la interacción sitio x año sobre la productividad de tallos en este estrato (año: $F=2.628$, $gl=1,56$, $P > 0.05$; sitios: $F=0.718$, $gl=1,56$, $P > 0.05$; interacción: $F=0.525$, $gl=1,56$, $P > 0.05$). Aunque Echeveria, en particular, presentó mayor PPNA de tallos en los sitios planos que en los abruptos ($F=9.456$, $gl=1,56$, $P < 0.005$), no se presentaron diferencias entre años, ni tampoco la interacción sitio x año fue significativa (año: $F=0.158$, $gl=1,56$, $P > 0.05$; interacción: $F=0.704$, $gl=1,56$, $P > 0.05$).

La producción de los retoños foliares en este estrato fue de 757.9 kJ m⁻² año⁻¹ en 1990 y 910.3 kJ m⁻² año⁻¹ en 1991 (42.8 y 52.1 g m⁻² año⁻¹, respectivamente) en los sitios planos, y de 102.2 y 179.0 kJ m⁻² año⁻¹ (5.7 y 10.0 g m⁻² año⁻¹) en los sitios abruptos, no encontrándose diferencias entre años ni efecto de la interacción sitio x año (año: $F=0.424$, $gl=1,56$, $P > 0.05$; interacción: $F=0.046$, $gl=1,56$, $P > 0.05$).

Echeveria fue la única especie que presentó estructuras reproductivas en este estrato, produciendo en los sitios planos 48.4 kJ m⁻² año⁻¹ en 1990 y 72.6 kJ m⁻² año⁻¹ en 1991 (2.7 y 4.1 g m⁻² año⁻¹), y 12.1 kJ m⁻² año⁻¹ (0.7 kJ m⁻² año⁻¹) en los sitios abruptos en ambos años. La productividad de las partes reproductivas fue significativamente más alta en los sitios planos que en los

Tabla 6.11. Aporte a la PPNA ($\text{kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$) de las especies perennes menores de 30 cm de la Reserva del Pedregal de San Angel (excluyendo gramíneas, helechos y trepadoras). Datos promedio de 15 sitios.

Sp. ^a	Tallos		Retoños		Total		
	\bar{x}	e.e.	\bar{x}	e.e.	\bar{x}	e.e.	%
Sitios Planos - 1990							
Ech ^b	42.6	14.9	649.0	187.3	740.7	205.7	86.25
Bc	2.1	2.1	108.9	105.2	111.1	107.3	12.94
Opu	6.2	4.9	-	-	6.2	4.9	0.72
Mam	0.7	0.6	-	-	0.7	0.6	0.08
Total	51.6	14.4	757.9	196.7	858.0	210.3	100
Sitios Planos - 1991							
Ech	53.0	19.5	909.1	262.1	1034.7	285.6	98.38
Opu	15.2	9.8	-	-	15.2	9.8	1.44
Bc	0	0	1.2	1.1	1.2	1.1	0.11
Mam	0.7	0.6	-	-	0.7	0.6	0.06
Total	68.9	22.9	910.3	261.9	1051.8	286.1	100
Sitios Abruptos - 1990							
Ech	6.7	5.6	87.0	43.9	105.8	57.4	77.99
Wu	2.2	2.1	12.5	12.1	14.7	14.2	10.80
Sen	5.0	4.8	2.7	2.0	7.7	6.8	5.67
Opu	5.5	3.2	-	-	5.5	3.2	4.04
Bac	1.1	1.1	0.1	0.1	1.1	1.1	0.85
Mam	0.9	0.9	-	-	0.9	0.9	0.65
Total	21.3	7.4	102.2	43.8	135.6	57.6	100
Sitios Abruptos - 1991							
Ech	6.9	5.6	153.7	80.2	172.6	87.0	67.02
Sen	24.6	23.7	12.5	12.1	37.1	35.9	14.41
Opu	17.0	7.6	-	-	17.0	7.6	6.61
Wu	8.6	8.3	6.1	5.9	14.7	14.2	5.71
Bac	5.3	5.1	6.6	6.4	11.9	11.5	4.62
Mam	4.2	3.3	-	-	4.2	3.3	1.62
Total	66.5	24.5	179.0	78.8	257.6	82.9	100

^aClaves de cada especie en la Tabla 5.2.

^bEl total de *Echeveria* incluye productividad de partes reproductivas: Planos 1990: 48.4 ± 20.7 , Planos 1991: 72.6 ± 33.4 , Abruptos 1990: 12.1 ± 11.7 , Abruptos 1991: 12.1 ± 11.7 . Datos en $\text{kJ m}^{-2} \text{año}^{-1} \pm \text{e.e.}$

abruptos ($F= 4.817$, $gl= 1,56$, $P<0.05$). No hubo diferencias entre años ni efecto de la interacción sitio x año sobre la productividad de partes reproductivas.

La PPNA total en este estrato fue de $858.0 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1990 y $1051.8 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en 1991 (48.9 y $60.9 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) en los sitios planos, y de 135.6 y $257.6 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (7.9 y $15.2 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) en los sitios abruptos. No se encontraron diferencias entre años ni un efecto de la interacción sitio x año sobre la PPNA total de este estrato ni en la total de Echeveria, pero los sitios planos presentaron una mayor PPNA en este estrato ($F= 14.479$, $gl= 1,36$, $P<0.001$) que los sitios abruptos. Asimismo Echeveria presentó una mayor PPNA en los sitios planos ($F= 10.064$, $gl= 1,36$, $P<0.001$).

La especie que tuvo una mayor contribución a la PPNA en este estrato fue Echeveria con una aportación de 86.2 - 98.4% en los sitios planos y de 67.0 - 78.0% en los sitios abruptos, lo cual parece estar relacionado con el hecho de que en los sitios abruptos se encontró un mayor número de especies que en los sitios planos (6 vs. 4; ver Tabla 6.11).

6.3.10. PPNA en el estrato herbáceo. En la Fig. 6.4 se muestran los cambios en la biomasa de las plantas herbáceas del Pedregal durante las temporadas de crecimiento de 1990 y 1991 (abril-noviembre, que es cuando las herbáceas presentan tejidos aéreos o crecen). Es evidente que el incremento en biomasa en los sitios planos es mayor que el que presentan los sitios abruptos, más sombreados. En los sitios planos la biomasa máxima alcanzada fue de 257.6 g m^{-2} en 1990 y 329.2 g m^{-2} en 1991, ambos en el mes de octubre, en tanto que en los sitios abruptos sólo alcanzó 106.6 g m^{-2} en 1990 y 111.3 g m^{-2} en 1991, ambos en el mes de septiembre.

Los cambios estacionales de biomasa por especie del estrato herbáceo se muestran en las Figs. 6.5 a 6.10. Como la mayoría de las categorías de plantas herbáceas, el patrón temporal de variación de la biomasa en Cissus, Dahlia y Dioscorea presentó una forma de campana, con notorios valores máximos de biomasa (Figs. 6.5 y 6.6). Dahlia los presenta entre septiembre y octubre, y Cissus y Dioscorea, entre julio y agosto, los cuales variaron dependiendo del tipo de sitio y el año, aunque ésta última especie se presenta a bajos niveles de biomasa en los sitios planos. Exceptuando el patrón de variación en los sitios planos en 1991, donde Manfreda experimentó oscilaciones alrededor de los 20 g/m^2 , esta especie también presentó un patrón de variación en forma de campana, con valores máximos de biomasa entre agosto y septiembre (Figs. 6.5 y 6.6). En 1990 las monocotiledóneas presentaron su pico de biomasa en julio en ambos tipos de sitio (Fig. 6.7), pero en 1991 presentaron su pico de biomasa hasta octubre (Fig. 6.8). Durante 1990, en las dicotiledóneas la biomasa se incrementó a partir de agosto hasta alcanzar un valor máximo en noviembre en los sitios abruptos, mientras que en los sitios planos el pico ocurrió en el mes de octubre (Fig. 6.7). Durante 1991 el patrón de cambio estacional de las dicotiledóneas fue similar al de 1990 en los sitios planos, pero el valor máximo en los sitios abruptos ocurrió

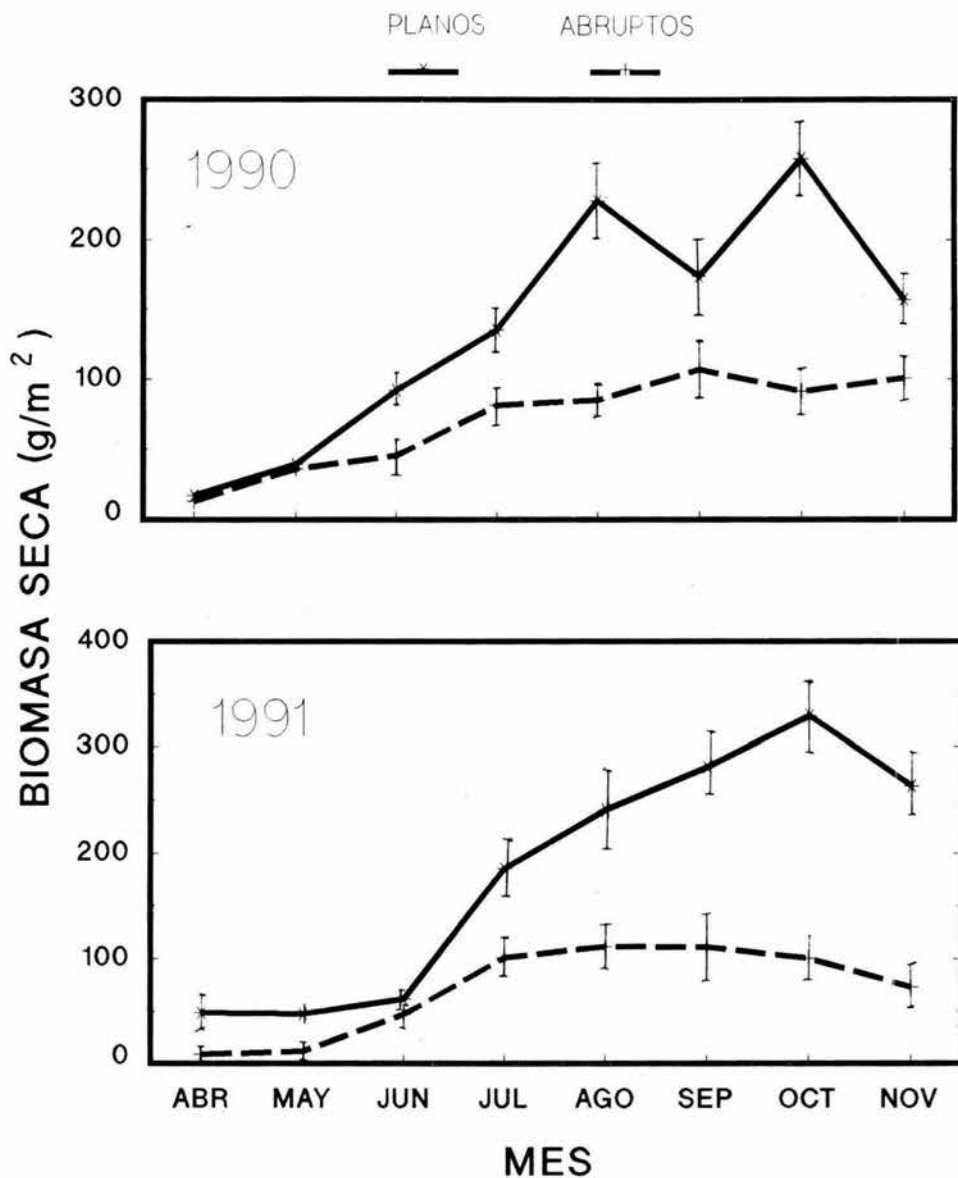


Figura 6.4. Cambio estacional en la biomasa aérea (g/m²) en el estrato herbáceo en sitios planos y abruptos de la Reserva del Pedregal de San Angel durante 1990 y 1991. Los datos son promedios \pm e.e. (N=15).

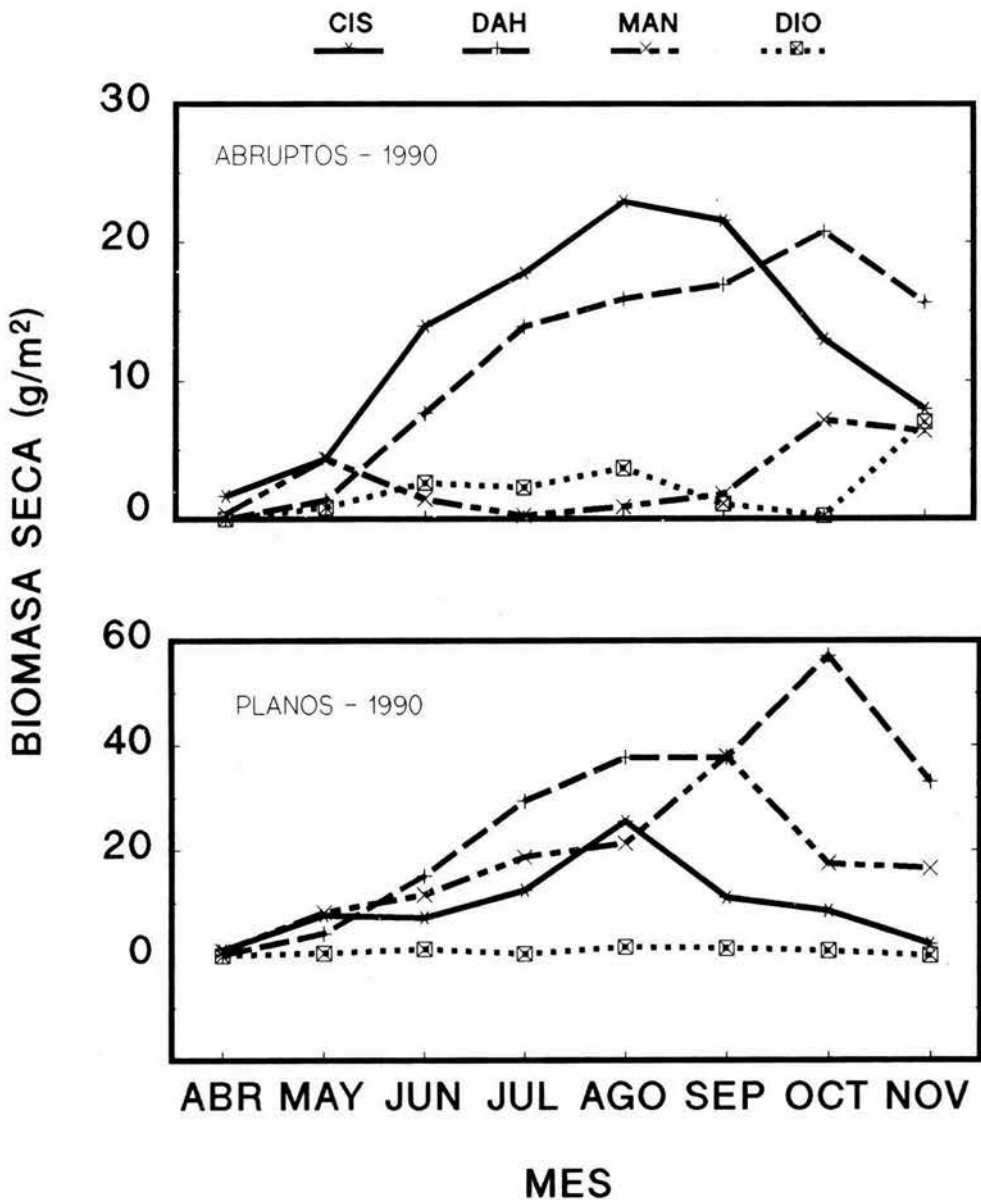


Figura 6.5. Cambio estacional de la biomasa aérea (g/m^2) de *Cissus sicyoides* (CIS), *Dahlia coccinea* (DAH), *Manfreda brachystachya* (MAN) y *Dioscorea galeottiana* (DIO) en sitios planos y abruptos de la Reserva del Pedregal de San Angel durante 1990.

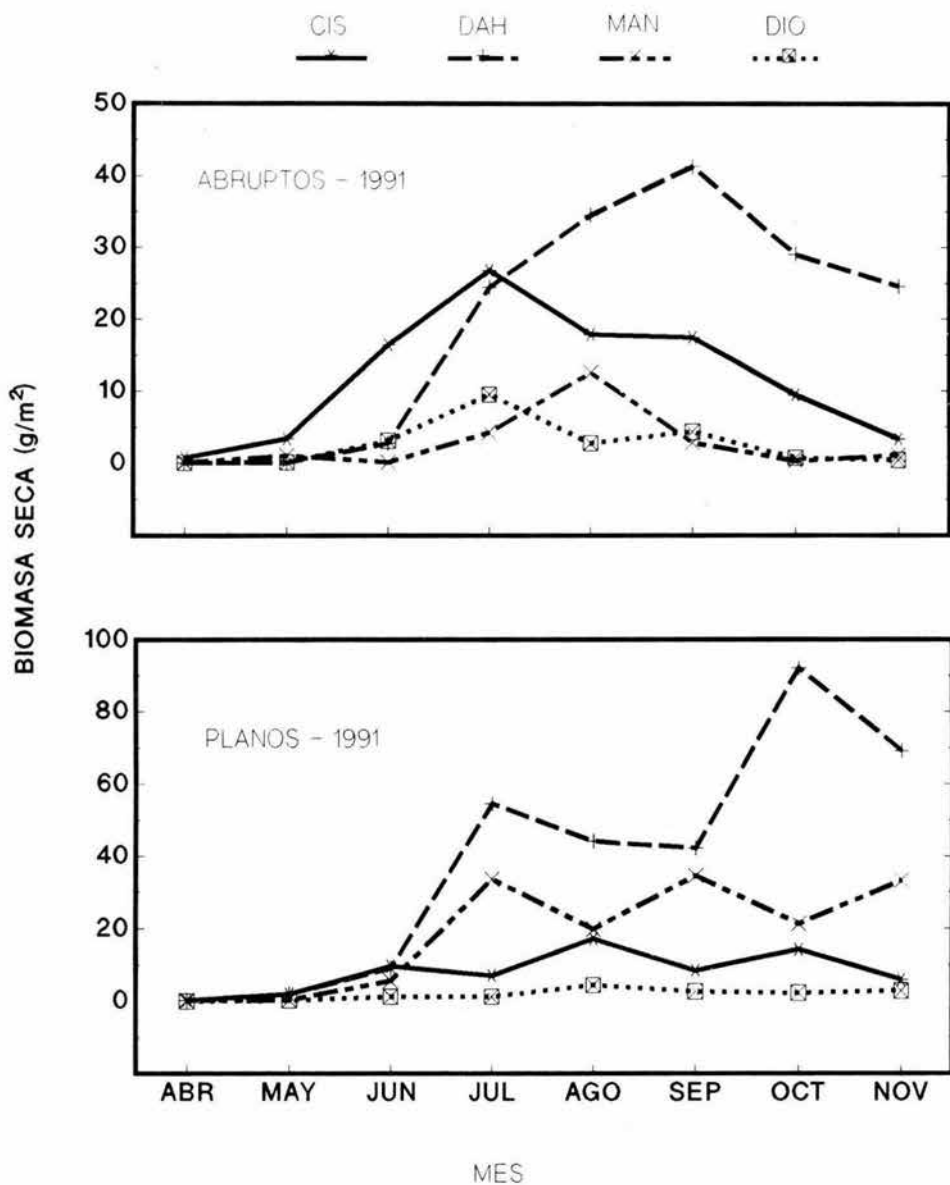


Figura 6.6. Cambio estacional de la biomasa aérea (g/m^2) de *Cissus sicyoides* (CIS), *Dahlia coccinea* (DAH), *Manfreda brachystachya* (MAN) y *Dioscorea galeottiana* (DIO) en sitios planos y abruptos de la Reserva del Pedregal de San Angel durante 1991.

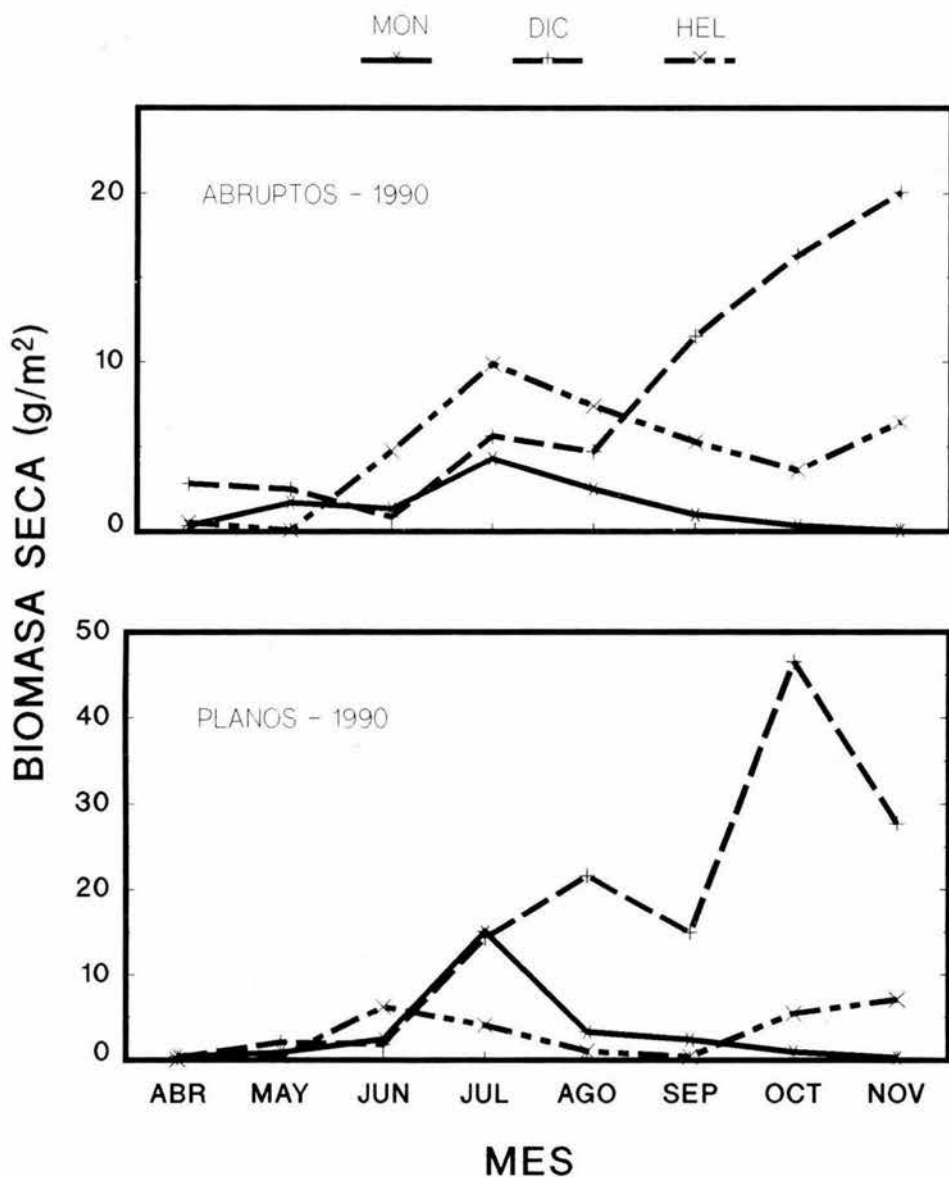


Figura 6.7. Cambio estacional de la biomasa aérea (g/m²) de las herbáceas monocotiledóneas (MON), dicotiledóneas (DIC) y helechos (HEL) en sitios planos y abruptos de la Reserva del Pedregal de San Angel durante 1990. Ver definiciones de las categorías en la Tabla 6.1.

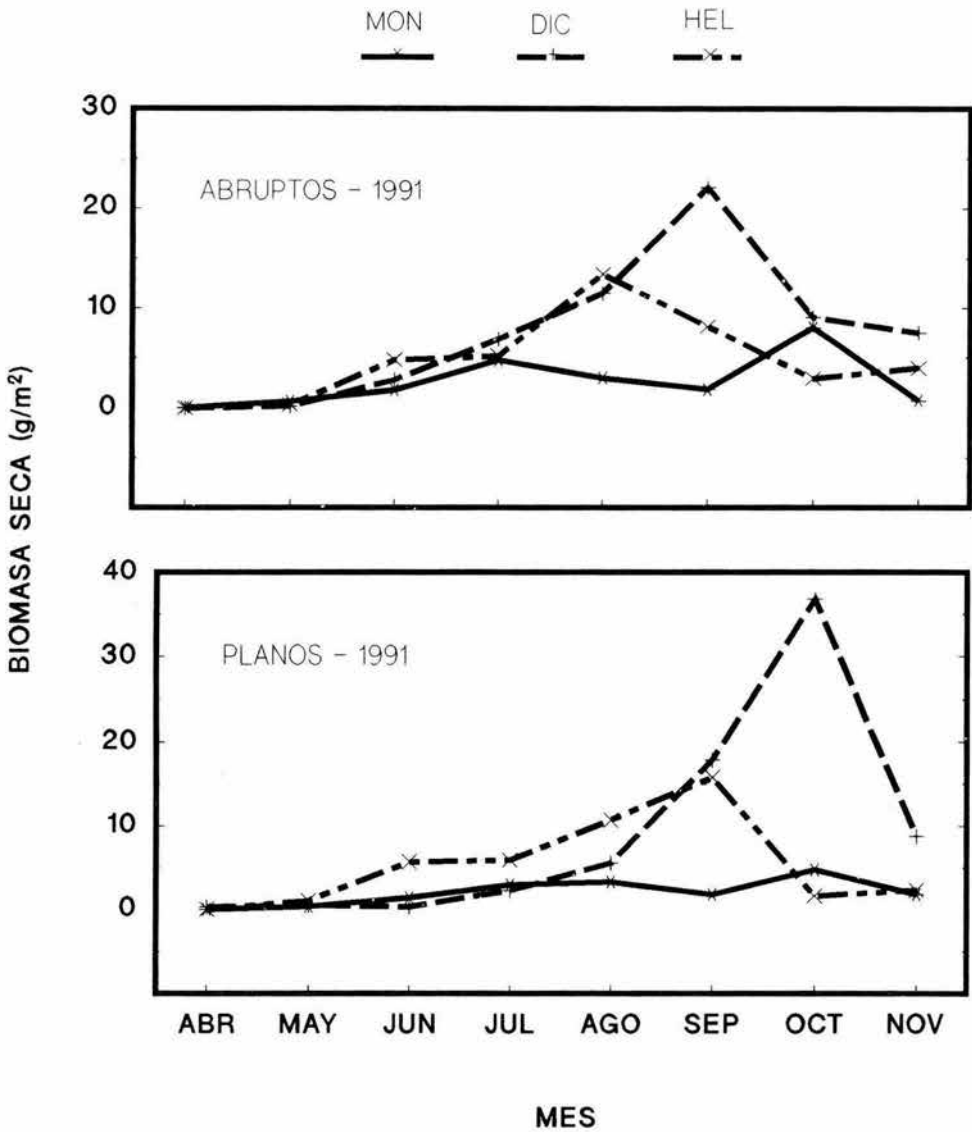


Figura 6.8. Cambio estacional de la biomasa aérea (g/m²) de las herbáceas monocotiledóneas (MON), dicotiledóneas (DIC) y helechos (HEL) en sitios planos y abruptos de la Reserva del Pedregal de San Angel durante 1991. Ver definiciones de las categorías en Tabla 6.1.

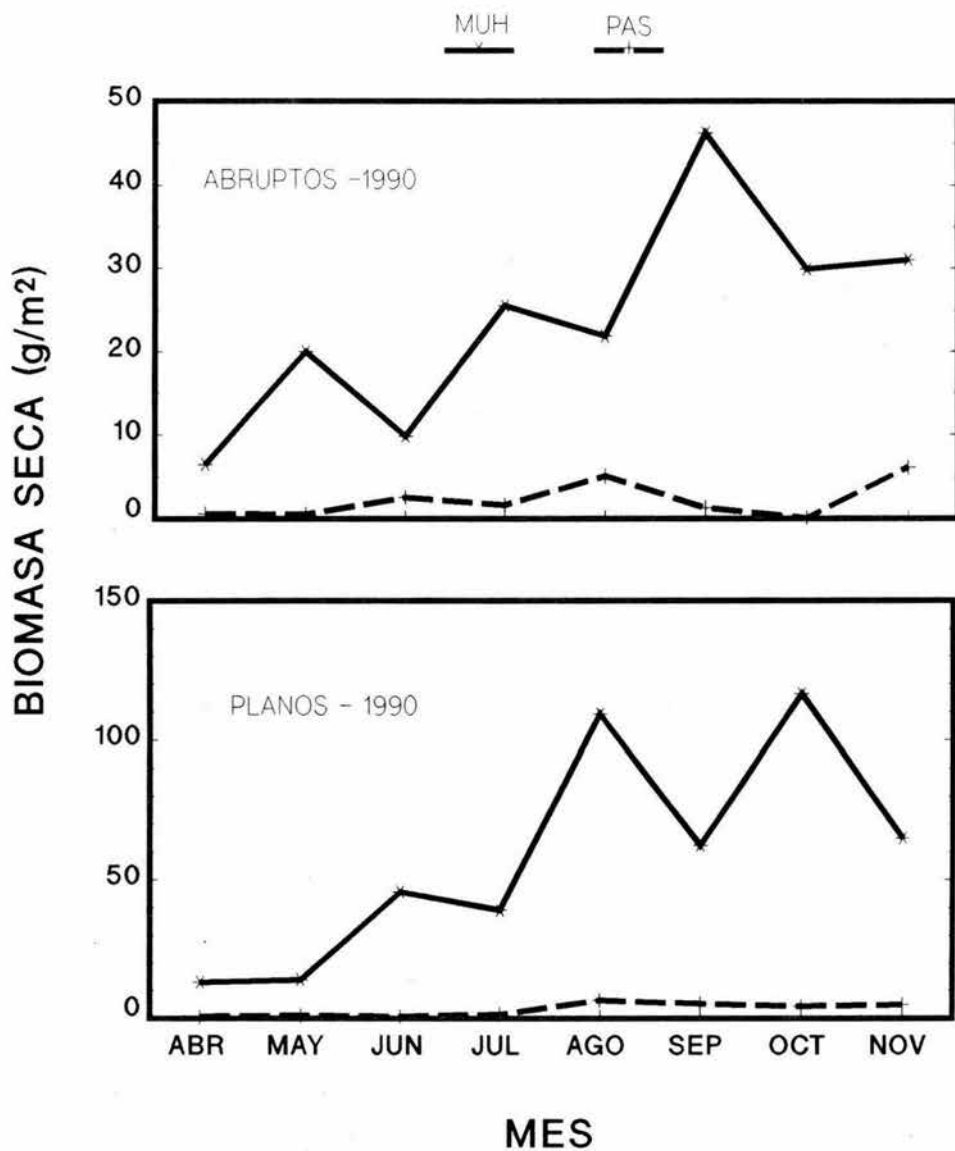


Figura 6.9. Cambio estacional de la biomasa aérea (g/m²) de Muhlenbergia robusta (MUH) y otros pastos (PAS) en sitios planos y abruptos de la Reserva del Pedregal de San Angel durante 1990.

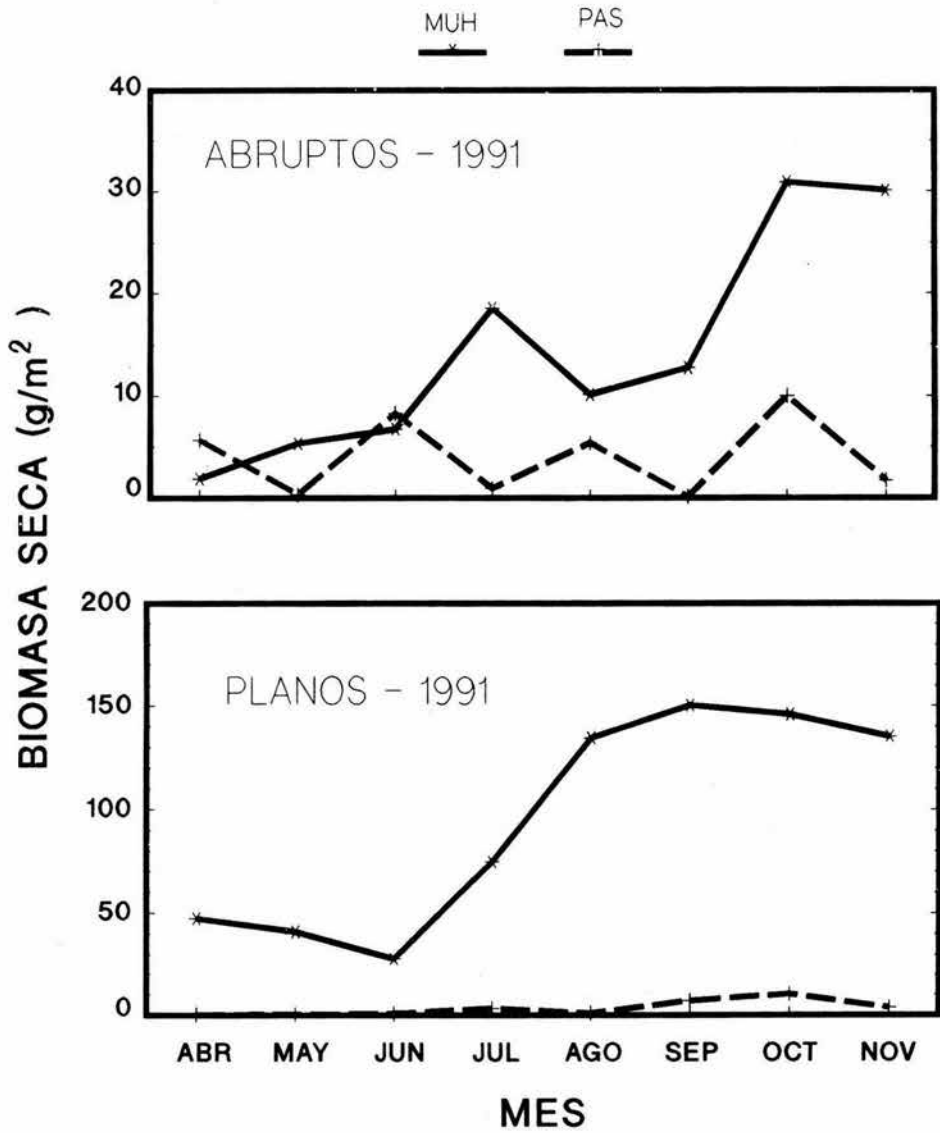


Figura 6.10. Cambio estacional de la biomasa aérea (g/m²) de *Muhlenbergia robusta* (MUH) y otros pastos (PAS) en sitios planos y abruptos de la Reserva del Pedregal de San Angel durante 1991.

más temprano (septiembre; Fig. 6.8). Durante 1990, la biomasa de los helechos experimentó un pico máximo en los sitios abruptos (en julio), y dos en los sitios planos (en junio y noviembre; Fig. 6.7). En 1991 el patrón temporal de biomasa de los helechos presentó un pico bien marcado en agosto en los sitios abruptos y en septiembre en los planos (Fig. 6.8). Muhlenbergia, en general, presentó un patrón de incremento de biomasa entre abril y octubre, aunque se presentaron oscilaciones más o menos pronunciadas, excepto en los sitios planos durante 1991, donde se observó un aumento gradual y continuo de biomasa entre junio a septiembre (Figs. 6.9 y 6.10). También se observó que en ambos años y en ambos tipos de sitio la biomasa de Muhlenbergia sufrió un decremento en noviembre. Los demás pastos también presentaron oscilaciones importantes siendo mucho más pronunciadas y variables en los sitios abruptos de 1991, presentándose los picos máximos de agosto (en los planos en 1990) a noviembre (en los sitios abruptos en 1990). En 1991 éste se presentó en el mes de octubre en ambos tipos de sitio (Figs. 6.9 y 6.10).

Los datos de mortalidad de tejidos previos a la cosecha obtenidos en 1991 para Cissus, Dahlia, Dioscorea, monocotiledóneas y dicotiledóneas se muestran en la Tabla 6.12. En septiembre hubo una mortalidad apreciable sólo en Dioscorea en ambos tipos de sitio (18.1% y 14.0%, sitios planos y abruptos, respectivamente) y en las las monocotiledóneas en los sitios planos (15.4%). En octubre se incrementó drásticamente la fracción de tejidos muertos, llegando a ser del 95.7% en Dioscorea, aunque las dicotiledóneas permanecieron con porcentajes de mortalidad muy bajos (5.8% y 1.9%, sitios planos y abruptos, respectivamente), al igual que las plantas de Dahlia en los sitios abruptos (9.3%).

Los resultados de la contribución a la PPNA de cada uno de los componentes del estrato herbáceo se muestran en la Fig. 6.11, y en términos de biomasa en el Apéndice 1, Tabla A1.6. La PPNA de los sitios planos fue de 6589.9 y 6971.7 kJ m⁻² año⁻¹ (368.3 y 389.9 g m⁻² año⁻¹) para 1990 y 1991, respectivamente. En los sitios abruptos la PPNA fue de 3102.3 y 3611.2 kJ m⁻² año⁻¹ (172.3 y 200.5 g m⁻² año⁻¹). Muhlenbergia, Dahlia, Manfreda y Cissus aportaron juntas entre el 59.8 y el 80.2% de la PPNA en este estrato. La PPNA de herbáceas fue evidentemente más alta en los sitios planos que en los abruptos (en promedio 102% más alta). Muhlenbergia, Dahlia, Manfreda y las dicotiledóneas presentaron mayor PPNA en los sitios planos, en tanto que Dioscorea y los demás pastos tuvieron mayor PPNA en los sitios abruptos (Fig. 6.11). Se observó una PPNA consistentemente mayor en 1991 que en 1990, siendo un 5.8% más alta en los sitios planos, y un 16.4% mayor en los sitios abruptos, suponiendo que no hubo ningún efecto del método utilizado sobre la PPNA final obtenida en este estrato.

6.3.11. Patrones de contribución a la PPNA total de cada estrato.
La PPNA total estimada del Pedregal fue, para los sitios planos 11910.3 kJ m⁻² año⁻¹ en 1990 y 13261.8 kJ m⁻² año⁻¹ en 1991 (643.1 y 718 g m⁻² año⁻¹, respectivamente), y para los sitios abruptos 9922.7 kJ m⁻² año⁻¹ en 1990 y 11768.3 kJ m⁻² año⁻¹ en 1992 (517.4 y 621.1 g

Tabla 6.12. Fracción (%) de tejidos muertos previos a la cosecha de septiembre y octubre de 1991 de las plantas herbáceas, distribuidas en sitios planos y abruptos de la Reserva del Pedregal de San Angel.

Componente	Fracción (%) de tejidos muertos en 1991			
	Sitios planos		Sitios abruptos	
	Septiembre	Octubre	Septiembre	Octubre
<u>Cissus</u>	4.6	50.1	4.5	45.7
<u>Dahlia</u>	4.1	22.7	1.8	9.3
<u>Dioscorea</u>	18.1	70.1	14.0	95.7
Monocotiledóneas	15.4	52.4	5.1	22.5
Dicotiledóneas	0.08	5.8	2.3	1.9

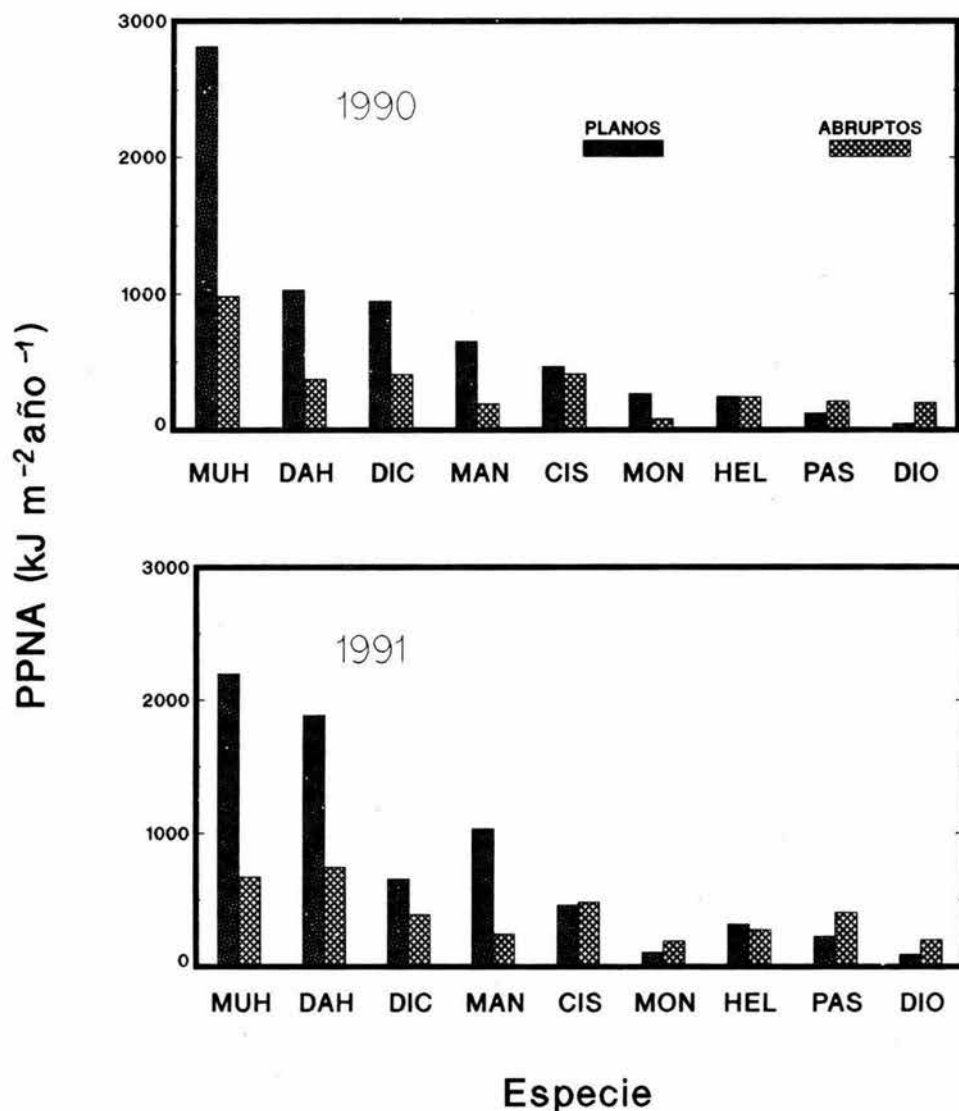


Figura 6.11. PPNA ($\text{kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$) de cada componente del estrato herbáceo de la vegetación en sitios planos y abruptos de la Reserva del Pedregal de San Angel durante 1990 y 1991. Ver claves de los componentes en la Tabla 6.1.

$\text{m}^{-2} \text{año}^{-1}$), lo cual significa que se produce entre 5.3 y 7.9 $\text{ton ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ (Fig. 6.12, y para valores en biomasa ver el Apéndice 1, Tabla A1.7).

En los sitios planos el estrato que más contribuyó a la PPNA es el herbáceo (55.3 y 52.6% en 1990 y 1991, respectivamente), seguido por el estrato arbustivo (28.0 y 30.9%). Los árboles (9.5 y 8.6%) y perennes < 30 cm (7.2 y 7.9%) fueron menos importantes. En cambio, en los sitios abruptos las plantas herbáceas, los arbustos y los árboles contribuyeron más o menos con la misma cantidad de energía a la PPNA (30.3 a 36.8%), siendo las plantas perennes < 30 cm las que tuvieron una contribución menor en estos sitios (3.1 y 3.8%, en 1990 y 1991, respectivamente; Fig. 6.12). La fracción que contribuyó más a la PPNA, después de la de plantas herbáceas, fue la de los tallos y retoños foliares de los arbustos en los sitios planos, mientras que en los abruptos contribuyeron los tallos y retoños de árboles y arbustos por igual (Fig. 6.12). Se encontró una PPNA ligeramente mayor en los sitios planos (16.5% más en promedio) respecto a los abruptos y una PPNA ligeramente mayor en 1991 (15.0% más en promedio) que en 1990.

A pesar de las diferencias en la PPNA entre años, ambos años de estudio resultaron ser muy semejantes en relación a su precipitación y temperatura (Fig. 6.13). De abril de 1990 a marzo de 1991, la precipitación acumulada fue de 838.0 mm y la temperatura media mensual fue de 16.4°C; y de abril de 1991 a marzo de 1992 los registros fueron de 870.7 mm y 16.1°C, respectivamente. Considerando sólo la temporada de crecimiento de las plantas herbáceas (i.e. el periodo de lluvias en que hay reclutamiento y/o crecimiento; abril a octubre), los registros fueron, en 1990: 823.2 mm y 17.4°C, y en 1991: 802.5 mm y 17.5°C.

6.3.12. Aporte relativo de cada especie a la PPNA. Las especies que aportaron más a la PPNA en los sitios planos fueron: Muhlenbergia, Verbesina, Dahlia, B. cordata, Echeveria y Manfreda, a las cuales corresponde en conjunto el 68.9% de la PPNA en 1990, y el 73.6% en 1991 (Tabla 6.13; ver contribución en términos de biomasa en el Apéndice 1, Tabla A1.8). En los sitios abruptos las especies que aportaron más a la PPNA fueron B. cordata, Verbesina, Muhlenbergia, Dodonaea, B. parviflora, Eysenhardtia, Eupatorium, Senecio y Dahlia, las cuales en conjunto aportaron el 73.0% de la PPNA en 1990, y el 70.4% en 1991 (Tabla 6.13).

Promediando los años y ponderando la distribución relativa de sitios planos y abruptos (planos: 59.7%, abruptos: 40.3%; ver sección 3.3), se encontró que las especies más importantes por su aporte a la PPNA del ecosistema son, en orden decreciente: Verbesina (16.3%), Muhlenbergia (15.4%), Buddleia cordata (11.3%), Dahlia (9.2%), Echeveria (5.4%), y Manfreda (5.0%), que juntas aportan el 62.6% de la PPNA promedio del Pedregal, calculada en 11885 $\text{kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$ (635.7 $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$) (Tablas 6.14 y A1.9). Tales porcentajes de contribución para las especies, sin incluir las cosechas de herbáceas, representan, sin embargo, un valor en cierta forma subestimado, ya que no incluye el aporte a la PPNA de las

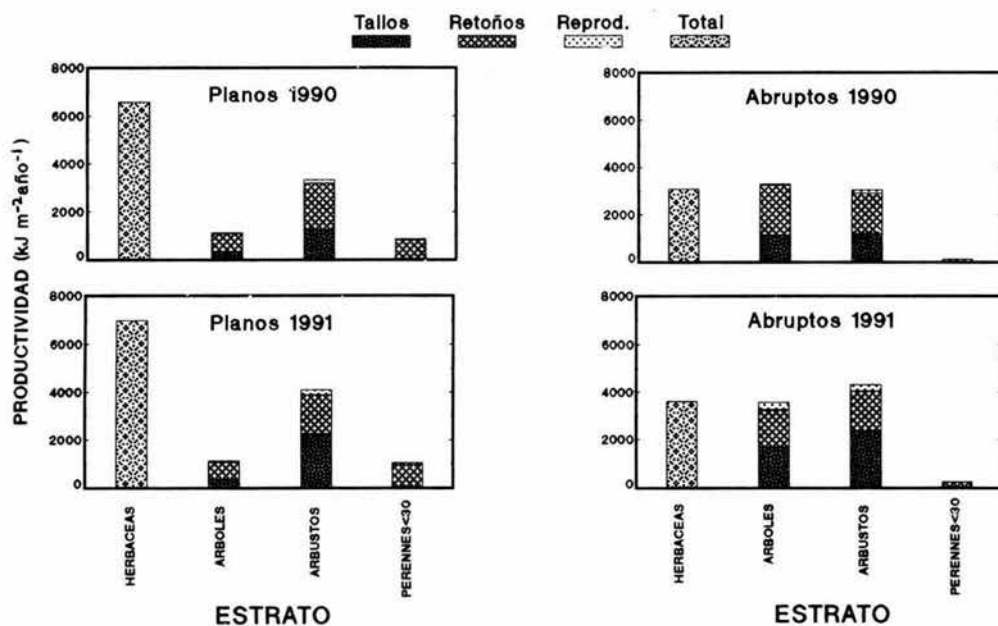


Figura 6.12. Contribución a la PPNA de cada estrato de la vegetación en sitios planos y abruptos de la Reserva del Pedregal de San Angel durante 1990 y 1991.

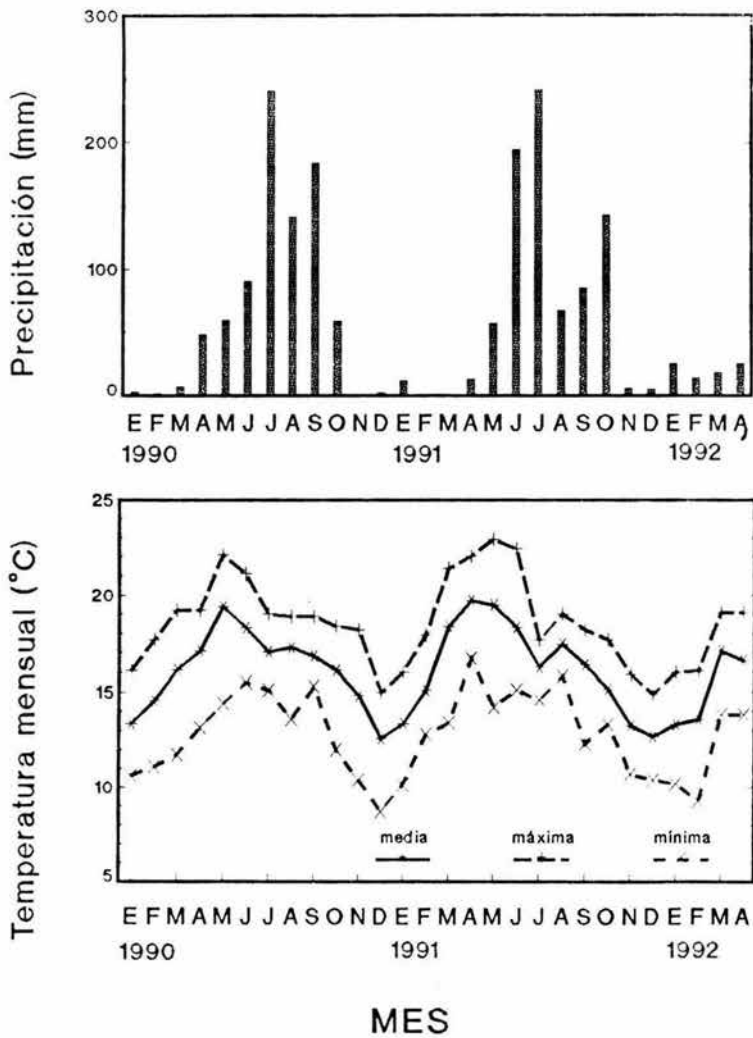


Figura 6.13. Precipitación y temperaturas mensuales registradas en la Estación Meteorológica del Colegio de Geografía, U.N.A.M. (a 1 km al N de la Reserva del Pedregal de San Angel).

Tabla 6.13. Contribución relativa a la PPNA ($\text{kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$) de la comunidad vegetal de la Reserva del Pedregal de San Angel de las principales especies de la comunidad en cada tipo de sitios y para 1990 y 1991. Una especie se consideró importante si aportó $>5.0\%$ a la PPNA en cualquier año, dentro de un tipo de sitios.

Especie	1990		1991	
	$\text{kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$	%	$\text{kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$	%
SITIOS PLANOS				
<u>Muhlenbergia robusta</u>	2816	23.6	2195	16.6
<u>Verbesina virgata</u>	1885	15.8	2615	19.7
<u>Dahlia coccinea</u>	1028	8.6	1884	14.2
<u>Buddleia cordata</u>	983	8.3	946	7.1
<u>Echeveria gibbiflora</u>	840	7.1	1092	8.2
<u>Manfreda brachystachya</u>	651	5.5	1032	7.8
SITIOS ABRUPTOS				
<u>Buddleia cordata</u>	1650	16.6	2174	18.5
<u>Verbesina virgata</u>	1220	12.3	1707	14.5
<u>Muhlenbergia robusta</u>	980	9.9	671	5.7
<u>Dodonaea viscosa</u>	742	7.5	528	4.5
<u>Eysenhardtia polystachya</u>	671	6.8	470	4.0
<u>Buddleia parviflora</u>	634	6.4	490	4.2
<u>Eupatorium petiolare</u>	520	5.2	892	7.6
<u>Senecio praecox</u>	449	4.5	597	5.1
<u>Dahlia coccinea</u>	374	3.8	744	6.3

Tabla 6.14. PPNA ($\text{kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$) de la comunidad vegetal de la Reserva del Pedregal de San Angel y aportación relativa de cada especie y componente de la vegetación, promediando los datos de ambos años de estudio y ponderando la proporción de sitios planos y abruptos (planos: 59.7%, abruptos: 40.3%).

Especie/Componente	PPNA	
	$\text{kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$	%
ESPECIE		
<u>Verbesina virgata</u>	1933	16.3
<u>Muhlenbergia robusta</u>	1838	15.4
<u>Buddleia cordata</u>	1346	11.3
<u>Dahlia coccinea</u>	1095	9.2
<u>Echeveria gibbiflora</u>	647	5.4
<u>Manfreda brachystachya</u>	590	5.0
<u>Senecio praecox</u>	582	4.9
<u>Cissus sicyoides</u>	457	3.8
<u>Buddleia parviflora</u>	378	3.2
<u>Eupatorium petiolare</u>	320	2.7
<u>Eysehhardtia polystachya</u>	294	2.5
<u>Dodonaea viscosa</u>	287	2.4
<u>Stevia salicifolia</u>	165	1.4
<u>Dioscorea galeottiana</u>	122	1.0
<u>Opuntia tomentosa</u>	92	0.8
<u>Montanoa tomentosa</u>	77	0.6
<u>Baccharis ramulosa</u>	73	0.6
<u>Brickellia veronicaefolia</u>	65	0.5
COMPONENTE ^a		
Otras dicotiledóneas	639	5.4
Helechos	273	2.3
Otros Pastos	227	1.9
Otras monocotiledóneas	169	1.4
TOTAL^b	11885	100

^aDescripción detallada en Tabla 6.1.

^bIncluye todas las especies restantes, no contenidas en esta Tabla.

plántulas, las cuales formaron parte de la biomasa de plantas cosechadas. Las dicotiledóneas herbáceas, por ejemplo, aportaron el 5.3%, y las monocotiledóneas, el 1.4% de la PPNA (Tabla 6.14).

Los tallos de las plantas perennes aportaron $2615 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ($139.9 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), valor que representa el 22.0% de la PPNA, de los cuales $793.5 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ($40.9 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) representa la producción de tallos y ramas por los árboles, en tanto que los retoños foliares de las plantas perennes (árboles + arbustos + perennes < 30 cm) aportaron $3475 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ($175 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), que representa el 29.2 % de la PPNA (Tablas 6.15 y A1.10). Las partes reproductivas de estas plantas aportaron sólo el 3.3% de la PPNA.

El estrato que aportó más a la PPNA es el estrato herbáceo con el 45.4%. Le siguió el estrato arbustivo con el 31.3%. Los árboles y las plantas perennes < 30 cm aportaron el 17.8 y el 5.5% de la PPNA, respectivamente (Tabla 6.15).

6.4. DISCUSION

6.4.1. Bondad de los métodos de estimación de la PPNA. En este trabajo se intentó cubrir la mayoría de formas de vida de la Reserva del Pedregal para tener el presupuesto completo de energía fijada por la vegetación. Por esta razón se aplicaron técnicas diferentes para estimar la PPNA, las cuales tienen algunas cualidades y limitaciones que requieren ser analizadas.

6.4.1.1. La aplicación de métodos mixtos para el cálculo de la PPNA. En este trabajo se aplicaron diversos métodos encaminados a explorar el aporte a la PPNA de diferentes componentes y estratos de la vegetación. La aplicación de ecuaciones basadas en el análisis dimensional de las plantas perennes para el cálculo de los incrementos de biomasa en términos de tallos y ramas es más o menos generalizada (Woodwell y Whittaker, 1968; Whittaker y Marks, 1975; Golley, 1979; Catchpole y Wheeler, 1992; Martínez-Yrizar *et al.*, 1992), al igual que la aplicación del método de cosecha sucesivas para el cálculo de la PPNA de herbáceas y pastizales (Woodwell y Whittaker, 1968; Singh *et al.*, 1975; Whittaker y Marks, 1975; Martínez-Yrizar, 1988). En este trabajo se abordó la medición del aporte de las partes reproductivas mediante el conteo de éstas por cada especie de plantas y la estimación de su peso promedio. La medición del aporte de las hojas mediante el conteo de retoños, la medición de su elongación en un período de tiempo, y la traducción de esta elongación en términos de biomasa evita la medición de caída de hojarasca para estimar el aporte de estos dos componentes de la vegetación y es más exacta. Las mediciones de caída de hojarasca, como no toman en cuenta todo el material que se produce en un año, requieren de la aplicación de términos de corrección (Murphy, 1977; Jordan y Murphy, 1978).

6.4.1.2. Control de las pérdidas de biomasa por herbívoros. Con los métodos de medición de la PPNA aplicados a las plantas con tejidos aéreos perennes y a las plantas con tejidos aéreos efímeros se

Tabla 6.15. Aportación relativa de cada estrato de la vegetación a la PPNA de la comunidad de la Reserva del Pedregal de San Angel, promediando los datos de ambos años de estudio y ponderando la proporción de sitios planos y abruptos (planos: 59.7%, abruptos: 40.3%).

Organos/Estrato	PPNA	
	$\text{kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$	%
ORGANOS DE LAS PLANTAS PERENNES		
Tallos	2615	22.0
Retoños Foliareos	3475	29.2
Partes Reproductivas	395	3.3
ESTRATO³		
HERBACEAS	5400	45.4
ARBUSTOS	3715	31.3
ARBOLES	2121	17.8
PERENNES < 30 cm	649	5.5
TOTAL	11885	100

³Descripción detallada en secciones 5.2.1 y 6.2.1.



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

buscó, mediante dos mecanismos, controlar la pérdida de biomasa por herbívoros en el período de medición.

El método utilizado para determinar la PPNA en las plantas perennes hace innecesaria una corrección por pérdidas ocasionadas por herbívoros, debido a que su cálculo se basa en el análisis del crecimiento de tallos, de la elongación de los retoños y de la producción de partes reproductivas, parámetros que se apoyan en modelos elaborados a partir de la cosecha de partes sanas y sin daño aparente ocasionado por herbívoros. Así, por ejemplo, para estimar la producción de un retoño (en hojas principalmente), lo que se toma en cuenta es la elongación promedio de éste, sin importar que sus hojas presenten daño, pues el modelo que predice la biomasa producida por la elongación se basó en el análisis de retoños sin daño aparente ocasionado por herbívoros, patógenos u otros agentes físicos. De este modo, al aplicar el modelo, se reconstruye la parte removida por herbívoros.

En las plantas herbáceas se aplicaron dos insecticidas de diferente acción, los cuales, en este caso, además de proteger a las plantas del ataque de insectos, redujeron aparentemente el daño ocasionado por mamíferos. Es posible que el penetrante y desagradable olor de los insecticidas haya reducido la apetecibilidad de las plantas asperjadas. Debido a la ausencia de daño ocasionado por insectos y vertebrados en las plantas asperjadas, se consideró que la pérdida por herbívoros fue nula. Sin embargo, es necesario cuantificar hasta qué punto los químicos que contienen los insecticidas y el agua en que se diluyó ésta no tuvieron un efecto sobre el crecimiento de las plantas en este estrato.

6.4.1.3. Mortalidad y descomposición temprana de tejidos en plantas herbáceas. Existe en la literatura una gran discusión acerca de las limitaciones de los métodos de cosechas sucesivas que no toman en cuenta la muerte y descomposición de la materia que ocurre en una estación de crecimiento (Wiegert y Evans, 1964; Lomnicki *et al.*, 1968; Bradbury y Hofstra, 1976; Cox y Waithaka, 1989). El análisis de la fenología de la vegetación y de la mortalidad detectada en el Pedregal en 1991 sugiere que probablemente éste no sea un problema grave para algunos componentes de la vegetación. Suponiendo que también en 1990 las plantas experimentaron el mismo patrón de mortalidad de tejidos que en 1991 (Tabla 6.12), entonces las estimaciones de la PPNA en Cissus, Dioscorea (excepto en sitios abruptos en 1990) y las monocotiledóneas no fueron afectadas debido a que sus valores máximos de biomasa ocurrieron de uno a dos meses antes de que ocurriera la mayor tasa de mortalidad de tejidos. Posiblemente la mortalidad de tejidos tampoco afectó significativamente la estimación de biomasa de Dahlia y Manfreda, que son especies que retienen sus tejidos muertos en pie durante meses, y aún en la temporada seca, tal como ocurrió con algunas monocotiledóneas como Commelina spp. y Zephyranthes spp. Tal vez la mortalidad sí afectó las estimaciones de la producción de Dioscorea en los sitios abruptos durante 1990, pues su pico de biomasa ocurrió hasta noviembre. También pudo haber afectado la estimación de la productividad de dicotiledóneas, las cuales, aunque sufren

bajas tasas de mortalidad de tejidos (ver Tabla 6.12), muchas de sus especies sufren abscisión conforme disminuye la precipitación (obs. pers.). Su pico de biomasa se registró generalmente entre octubre y noviembre (Figs. 6.7 y 6.8) debido a la emergencia tardía de especies como Tagetes spp. A causa de que no se conocen con certeza las diferencias de mortalidad entre años y a que los datos de mortalidad de 1991 no indican la pérdida de biomasa, tales medidas no pudieron ser utilizadas para corregir los datos de 1990.

El problema más serio posiblemente sea la mortalidad no cuantificada de las hojas de Muhlenbergia, una especie muy importante del Pedregal, la cual aporta el 15% de la PPNA. Algunos trabajos sobre pastizales sugieren que al no tomar en cuenta la mortalidad de los pastos, la PPNA real de éstos puede ser subestimada entre un 49% y un 84% (Bradbury y Hofstra, 1976; Martínez-Yrizar, 1988). Desde esta perspectiva, aunque se sumen los incrementos positivos para el cálculo de la PPNA, el valor de la aportación de Muhlenbergia fue subestimado, considerando además que los pastos pueden seguir creciendo durante la temporada de secas (Cox y Waithaka, 1989). Es posible, sin embargo, que dada la fenología de esta especie y lo restringido de la temporada de lluvias, esta subestimación no sea muy grande.

6.4.1.4. Categorías de plantas no incluidas. En este trabajo no se calculó la aportación de musgos a la PPNA, suponiendo que ésta no es significativa. Por otro lado, el crecimiento en grosor de los tallos de Cissus con más de un año de edad no fue evaluado. Sin embargo, dado el aporte que tiene esta especie en zarcillos, tallos de menos de 1 año, hojas y frutos, que en conjunto no rebasa el 3.7% de la PPNA total, es muy probable que la aportación de los tallos > 1 año no afecte la PPNA estimada, si bien, se reconoce el que su aporte a la PPNA está subestimado en este trabajo. Otras enredaderas perennes también estuvieron presentes en el muestreo de plantas herbáceas como Cynanchum kunthii Standley (Asclepiadaceae) e Ipomoea sp. (Convolvulaceae). Ambas especies no experimentaron crecimiento detectable durante la temporada de lluvias y como con el método de estimación de incrementos positivos no se detectó producción alguna, ambas especies fueron excluidas del análisis.

6.4.1.5. Tamaño de muestra. Las oscilaciones temporales de la biomasa en las categorías mixtas de plantas herbáceas pueden atribuirse a las diferencias de fenología de cada especie de la comunidad, tal como se ha observado en otros sistemas (Singh y Yadava, 1974; Al-Mufti et al., 1977). Las oscilaciones temporales de la biomasa en las categorías monoespecíficas pueden atribuirse a la mortalidad de partes vegetales ocurrida entre las cosechas mensuales, no registradas con el método utilizado, pero sustituidas por un crecimiento vegetal posterior. No se puede descartar totalmente un problema de muestreo dada la heterogeneidad de la distribución horizontal de la roca y el suelo y el tamaño de muestra (N=15).

Debido al esfuerzo requerido para la estimación de la PPNA, se muestrearon sólo de 10 a 15 sitios por estrato y por tipo de sitio,

lo cual determinó que sólo una fracción de las especies del Pedregal estuvieran representadas. No obstante, es muy probable que las especies no registradas en el muestreo tengan una aportación modesta a la PPNA. Algunas especies no registradas en el muestreo dignas de nombrarse son el árbol Schinus molle L. (Anarcadiaceae), y Agave spp. (Amaryllidaceae). Futuros muestreos permitirán definir la aportación de estas especies.

6.4.1.6. Efecto de la humedad sobre el área basal de los tallos.

Una limitante de los datos de productividad es que se basan en el cálculo de la diferencia en las mediciones del área basal de los tallos. Las diferencias podrían ser ocasionadas por contenidos diferentes de agua en el ambiente. La temporada de enero a abril de 1990 fue más seca que la de enero a abril de 1992, la cual fue inesperadamente húmeda, con bajos pero constantes niveles de precipitación mensual (Fig. 6.13). Esto pudo haber favorecido el incremento del área basal de los tallos, tanto por efecto del crecimiento como por absorción de humedad. Desafortunadamente, con el método empleado no se puede conocer la influencia exacta de este factor.

6.4.2. El contenido calórico como constante ecológica. Varios estudios han puesto en evidencia que el contenido energético de los seres vivos varía estacionalmente (Golley, 1961; Hughes, 1971; Larcher y Thomaser-Thin, 1988; Diamantoglou *et al.*, 1989; Sundriyal, 1992), de un año a otro en respuesta al ambiente (Malone, 1968), entre tipos de plantas y entre partes de las mismas (Aznar, 1993), y entre individuos (Golley, 1961). En este trabajo se tomó en cuenta la variación entre especies, entre partes de las plantas y entre componentes de éstas. Así, por ejemplo, existen valores de bajo contenido energético en los tallos de Opuntia (11.145 kJ/g), hasta los de alto contenido de energía como en las inflorescencias de Loeselia (23.429 kJ/g). Por otro lado, los tallos de los árboles de diferente "edad" (estimada por el tamaño) presentan variaciones significativas en cuanto al contenido calórico, así como entre los tallos leñosos y los no leñosos de las plantas perennes.

En este trabajo se estableció como suposición que los contenidos calóricos de las plantas no variaron entre años dado su parecido en cuanto a condiciones de precipitación y temperatura (Fig. 6.13). Paine (1971) sugiere que para obtener "constantes" calóricas, esto se haga con base en individuos representativos. En tanto que Malone (1968) sugiere que los valores promedio deben utilizarse bajo condiciones ambientales similares. En el presente estudio se obtuvieron las muestras destinadas a quemarse en la bomba calorimétrica a través de la molienda mixta de los materiales orgánicos provenientes de (i) tres individuos seleccionados aleatoriamente, en el caso de los tallos, (ii) los retoños, flores y frutos colectados de más de 10 individuos localizados en diferentes sitios del Pedregal, y (iii) las plantas herbáceas cosechadas a todo lo largo de la temporada de crecimiento.

6.4.3. La PPNA del Pedregal de San Angel. La PPN (i.e. PPNA+PPNB) en términos de biomasa varía considerablemente de un ecosistema a otro. Los valores registrados para los bosques espinosos y los matorrales varían entre 250 y 1200 g m⁻² año⁻¹ (promedio: 700), y para los desiertos y matorrales semidesérticos, entre 10 y 250 g m⁻² año⁻¹ (promedio: 90) (Whittaker, 1975), en tanto que para los pastizales templados el intervalo va de 100 a 1500 g m⁻² año⁻¹ (promedio: 600), y para los chaparrales de 250 a 1500 g m⁻² año⁻¹ (promedio: 800; Lieth, 1975a). La PPNA del Pedregal estimada en este trabajo fue en promedio de 636 g m⁻² año⁻¹, con un intervalo de valores de 517 a 718 g m⁻² año⁻¹. Estos valores son similares al promedio de la PPN para bosques espinosos y matorrales (Whittaker, 1975), y a la PPNA del chaparral de Ceanothus megacarpus (Aerts y Berendse, 1989; Tabla 6.16). Por este motivo se puede considerar al Pedregal de San Angel como un ecosistema muy productivo. Tal nivel alto de productividad puede ser favorecido por el clima templado y por los niveles relativamente altos de precipitación. Esta alta productividad contrasta con el reducido desarrollo y la pobreza de N y P de los suelos del Pedregal, mencionada por Rzedowski (1954). Tales datos motivan a hacer estudios detallados de la distribución y dinámica de los nutrientes en la Reserva. Asimismo, se requieren hacer nuevos estudios para verificar la riqueza nutricional del suelo con métodos químicos más modernos. Soberón et al. (1991), usando regresiones empíricas basadas en la relación directa existente entre evapotranspiración y PPNA (Webb et al., 1983), calcularon una PPNA 6.6 veces más pequeña, es decir, de 96 ± 18 d.e. g m⁻² año⁻¹. Esta subestimación tan considerable puede deberse a que las regresiones empíricas están calculadas con datos de ecosistemas de los Estados Unidos, donde prevalecen características muy diferentes a las del Pedregal, a que el dato de evaporación en que se fundamentó el cálculo es un valor muy inferior a la evapotranspiración real del Pedregal, ya que no toma en cuenta el aporte de evaporación de las plantas, o a ambas cosas. Wigandia urens, por ejemplo, se caracteriza por presentar tasas de transpiración excesivamente altas (Pérez-Estrada, 1993).

Queda aún la pregunta de cuánto aportan las estructuras subterráneas a la PPN en este ecosistema. La determinación de este parámetro en el Pedregal puede ser más difícil de obtener que en otros sistemas dado su sustrato accidentado y rocoso, donde se incrustan las raíces. Los estudios en los que se calcula la PPNB (PPN subterránea) suponen que la relación de productividad entre las partes subterráneas y aéreas es igual a la proporción de biomasa que tengan ambos componentes (Whittaker, 1962; Whittaker y Marks, 1975). Esto no toma en cuenta que las partes subterráneas pueden sufrir pérdida de tricomas radiculares, pelos absorbentes, cutícula, e inclusive raíces completas. Asimismo, no toman en cuenta la producción de exudados de las raíces ni el consumo de raíces por rizófagos (Singh y Yadava, 1974; Whittaker y Marks, 1975). Conociendo la relación raíz/tallo en las plantas estudiadas por Whittaker y Niering (1975), ellos calcularon que la PPNB de las comunidades de matorral de las montañas Santa Catalina en Arizona variaba entre el 52 y el 89% de la PPNA (promedio: 69%, N=5). Sin embargo, se sabe que esta razón raíz/tallo varía aún para una misma

Tabla 6.16. Valores de PPNA ($\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$) en diferentes ecosistemas desérticos y de matorrales. Los datos están ordenados de manera decreciente.

Lugar	Vegetación	PPNA ($\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$)	Referencia
California	Chaparral	850	Schlesinger y Gill (1980)
Mundo	Desiertos	2.6-816	Hadley y Szarek (1981)
Pedregal, D.F.	Matorral xerófilo	517-718	Este estudio
California	Chaparral	671	Mooney <i>et al.</i> (1977)
Holanda	Matorral de <u>Erica</u>	375-376	Aerts y Berendse (1989)
Chile	Chaparral	253	Mooney <i>et al.</i> (1977)
Arizona	Matorrales	92-186	Whittaker y Niering (1975)

especie bajo diferentes condiciones de humedad del suelo (Bray, 1963; Struik, 1965; Struik y Bray, 1970). Tomándolo precautoriamente, por lo antes expuesto, y suponiendo que el cociente raíz/tallo es de 0.69, el Pedregal presentaría una PPN de $20.1 \text{ MJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ o $1074 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, valor que estaría en el límite superior de la PPN registrada para las comunidades arbustivas y los chaparrales (Lieth, 1975a; Whittaker, 1975).

6.4.4. Variación espacial de la PPNA. La variación topográfica del Pedregal, tal como fue discutido en la sección 5.4.4, afecta: (i) la tasa de acumulación de suelo, (ii) el desarrollo diferencial de especies arbóreas, (iii) el microclima de cada tipo de sitio, y (iv) la estructura de la vegetación en cada tipo de sitio. Esta diferenciación espacial de las características del Pedregal originada por la variación topográfica afecta ligeramente la PPNA total en cada tipo de sitio. Los sitios planos presentaron una PPNA 20% mayor que los abruptos en 1990, y un 13% más alta en 1991. No obstante, el efecto más profundo de la variación topográfica ocurre sobre los patrones espaciales de PPNA de la Reserva. Según los datos obtenidos, la PPNA de árboles fue en promedio 3.8 mayor en los sitios abruptos que en los planos (Tabla 6.9). Esta dominancia de especies arbóreas reduce recursos tales como luz, agua, nutrientes y espacio para las plantas de los estratos más bajos y puede ser la causa principal de que se presente una reducción en el aporte a la PPNA de las plantas del estrato herbáceo (cerca de la mitad) y de las plantas perennes < 30 cm (cerca de la quinta parte) en los sitios abruptos con respecto a los planos (Fig. 6.12). Sin embargo, el estrato arbustivo no es afectado en su PPNA por esta variación espacial. Como el estrato herbáceo fue el de mayor aporte a la PPNA (Tabla 6.15), los sitios planos son más productivos que los abruptos.

Otras diferencias espaciales importantes en los patrones de producción aérea son: (i) la mayor abundancia (y mayor aporte a la PPNA) de las plantas de Echeveria menores de 30 cm en los sitios planos, (ii) la preferencia de Eupatorium, Opuntia y Brickellia por los sitios abruptos, que provoca que estas especies tengan una importancia relativa, por su aporte a la PPNA en los sitios abruptos de la que carecen en los sitios planos, (iii) la mayor PPNA total que presentó Verbena en los sitios planos, lo cual sugiere un mejor desempeño de esta especie en este tipo de sitio. Las causas de la distribución diferencial de estas especies no son conocidas y van más allá de los objetivos de este trabajo, pero éstas deben de estar relacionadas con las diferencias microambientales que presentan los dos tipos de sitio estudiados.

6.4.5. Variación temporal de la PPNA. Al comparar dos años de crecimiento de plantas distribuidas en los mismos sitios, y bajo condiciones ambientales parecidas (Fig. 6.13), se encontró que la PPNA de 1991 fue ligeramente mayor que la de 1990: un 11.3% mayor en los sitios planos, y un 18.6% mayor en los sitios abruptos. Este resultado puede ser un artificio porque (i) el método de cosechas en el estrato herbáceo fue diferente, ya que en 1991, se añadió a los datos la cantidad de tejidos muertos antes de la fecha de

cosecha, y (ii) la mayor humedad del ambiente en el invierno 1991-1992 (Fig. 6.13) pudo haber provocado un incremento en el área basal de los tallos de arbustos y árboles no asociado al crecimiento. Tal aumento en la productividad se presentó en Verbesina, Eupatorium, Opuntia, Senecio y Stevia, dentro del estrato arbustivo, así como en Buddleia cordata, Dodonaea y Buddleia parviflora en el estrato arbóreo, aunque sólo en Verbesina se presentaron diferencias significativas entre años. Una manera de estimar la influencia del factor (ii), es comparar el cambio anual en la producción de retoños foliares y de partes reproductivas de Verbesina respecto a su producción de tallos (Tabla 6.8). Así, mientras la producción de retoños se redujo, y la de las partes reproductivas, se incrementó en un 20% de un año a otro, los tallos incrementaron su producción en un 116% (Fig. 6.2). Esto sugiere que el factor (ii) afectó de manera importante la estimación de la PPNA en el período 1991-1992.

6.4.6. Especies vegetales clave en el funcionamiento del Pedregal.

La Reserva del Pedregal de San Angel alberga 301 especies de plantas fanerógamas (Valiente-Banuet y De Luna, 1990) y 15 especies de helechos (Alvarez et al., 1982). De éstas, cuatro especies contribuyen con el 52.2% de la PPNA (y posiblemente de la PPN): Verbesina virgata, Muhlenbergia robusta, Buddleia cordata y Dahlia coccinea (Tabla 6.14). Otras ocho especies contribuyen con un 29.9% adicional. Este estudio puso en relieve la importancia relativa de las principales especies del Pedregal por su capacidad para fijar la energía solar, la cual frecuentemente se intenta estimar indirectamente a partir de su apariencia fisonómica, su cobertura, su biomasa, su densidad y su frecuencia. Con los resultados de este trabajo se tiene idea hacia dónde se invierte la energía fijada (Tabla 6.15) y resulta clara la necesidad de estudiar la ecología de las principales especies de plantas del Pedregal, algunas de las cuales no han sido siquiera tocadas en sus aspectos ecológicos más básicos. Por ejemplo, a pesar de su importancia fisonómica, no hay estudios acerca de la ecología básica de Verbesina, B. cordata y M. robusta en la Reserva del Pedregal. Es posible que estas especies de plantas, junto con Dahlia, tengan un papel central como consumidoras de recursos, fuente de alimento para herbívoros y base de las cadenas alimenticias del ecosistema del Pedregal.

VII. FLUJO DE ENERGIA A TRAVES DE Sphenarium purpurascens

7.1. INTRODUCCION

Los herbívoros interactúan dentro del ecosistema sobre todo como consumidores, sirviendo de puente de movimiento para la materia y energía fijada por las plantas (i.e. la producción primaria neta). Dentro de los ecosistemas terrestres los acridoideos (Orthoptera: Acrididae y Tettigonidae) parecen jugar un papel muy importante asociado a sus características biológicas y ecológicas, que se describen a continuación: (i) están ampliamente distribuidos alrededor del mundo en varios tipos de vegetación, tales como pastizales, desiertos, pantanos y bosques sucesionales (Uvarov, 1966; Smalley, 1960; Odum *et al.*, 1962; Wiegert, 1965; Grylberg, 1969; Guillon, 1983; Parmenter *et al.*, 1991), (ii) pueden ocasionar altos niveles de daño a las plantas (Teal, 1962; Uvarov, 1977), llegando a consumir hasta un 20.1% de la PPN (Smalley, 1960; Kohler *et al.*, 1987), (iii) tanto en ecosistemas naturales como en los manejados por el hombre constituyen el grupo de insectos más importante en términos de densidad y biomasa (Menhinick, 1967; van Hook, 1971; Guillon, 1983; Kaushal y Vats, 1984a; Kaushal y Joshi, 1991; Rios-Casanova, 1993), (iv) durante todo su ciclo de vida (excepto en el estado de huevo) se alimentan del follaje de las plantas (Delvi y Pandian, 1971), y (v) como otros miembros del orden Orthoptera, se caracterizan por su capacidad para responder rápidamente a las perturbaciones, debido en parte a su alta vagilidad, su alta tasa reproductiva y, en algunas especies, su corto tiempo generacional (Uvarov, 1966; Parmenter *et al.*, 1991). Se ha sugerido que, en ausencia de grandes herbívoros, los acridoideos juegan un importante papel ecológico en el flujo de energía y el ciclaje de nutrientes (Parmenter *et al.*, 1991).

A pesar de esto, existen pocos estudios detallados de la energética de los acridoideos. En 1987 sólo se contaba con 25 estudios en todo el mundo (Kohler *et al.*, 1987), los cuales son pocos si se compara con los trabajos publicados sobre Lepidoptera (Slansky y Scriber, 1982). En el mismo sentido, por otra parte, el número de estudios detallados de la energética de los insectos es extremadamente reducido (Wiegert y Petersen, 1983), si se considera el gran número de especies que tiene este grupo (Strong *et al.*, 1984). Por otro lado, ninguno de los estudios ha abordado un análisis de la variación espacial de los patrones de flujo de energía, como una medida del funcionamiento diferencial que pueden tener los ecosistemas en su interior.

Los estudios de la energética de las poblaciones de acridoideos en comunidades templadas permite determinar el impacto real que tienen éstos sobre los productores, así como tener una medida de la aportación de energía (por concepto de heces, exuvias y cuerpos) a otros compartimentos del ecosistema y de la pérdida de energía debida a su metabolismo.

En este capítulo se presenta un estudio de la ecología

energética de la población de Sphenarium purpurascens, uno de los herbívoros más importantes de la Reserva del Pedregal de San Angel, D.F. (México); en su tipo este estudio es el primero en realizarse para una comunidad de México. Con este estudio se pretendió: (i) conocer el papel que tiene esta población en el funcionamiento del ecosistema, (ii) establecer una comparación de los presupuestos energéticos y eficiencias ecológicas de uso de la biomasa y/o energía por este chapulín con otros acridoideos estudiados en otros ambientes, y (iii) determinar el efecto de la topografía del Pedregal (y las variables asociada a ésta) sobre el patrón espacial de flujo de energía. La hipótesis principal supone que la distribución espacial de Sphenarium y, por consiguiente, los parámetros de flujo de energía a través de éste, son afectados por la topografía.

7.2. MATERIALES Y METODOS

7.2.1. Densidad de la población. Se determinó la densidad poblacional de S. purpurascens llevando a cabo 28 y 27 muestreos semanales de junio a diciembre en 1990 y 1991, respectivamente. Se seleccionaron seis sitios contrastantes de 50 x 50 m² cada uno, tres ubicados en sitios planos y tres localizados en sitios abruptos. Dentro de ellos se hicieron muestreos semanales de chapulines en 10 cuadros de 1 x 1 m² seleccionados al azar en cada sitio, abarcando un total de 60 cuadros (30 por tipo de sitios), los cuales fueron diferentes cada semana. En cada muestreo, se siguió el siguiente procedimiento: primero se ubicó el cuadro, luego se delimitó con una varilla de 1 m y se contó el número de chapulines (**Num**) dentro de éste. Todos los pasos fueron realizados sin perturbar a los chapulines. Por último, se colectó la mayoría de los chapulines en el cuadro utilizando una red de golpeo de 28 cm de diámetro. Los chapulines colectados de cada cuadro fueron transportados en bolsas de plástico. El mismo día de colecta se sacrificaron con acetato de etilo, y se separaron por estadio y, en el caso de los adultos, por sexo. Los cadáveres se pesaron en fresco y se secaron a 60°C hasta obtener un peso constante. Los estadios inmaduros se identificaron de acuerdo con las dimensiones de su cabeza (Tabla 4.1).

7.2.2. Biomasa. Para determinar el peso seco de los chapulines de cada estadio ninfal y de cada sexo en adultos, se colectaron entre 28 y 30 individuos de cada estadio ninfal y de cada sexo en adultos. Inmediatamente se sacrificaron con cianuro. Cada individuo fue pesado en fresco y secado a 60°C hasta obtener un peso constante. Con los datos se realizó un análisis de regresión para obtener un modelo que permitiera conocer el peso seco (**Ps**) a partir del peso fresco (**Pf**) (Zar, 1984).

La biomasa en fresco por cuadro dividida entre el número de insectos colectados permitió conocer el peso fresco promedio por individuo (**Pf**) en cada uno de los 30 cuadros muestreados por tipo de sitio en cada fecha de muestreo. La ecuación obtenida permitió transformar cada uno de estos valores en peso seco (**Ps**). El peso seco promedio por individuo para cada muestra semanal i (W_i) se

calculó como la media de los promedios por individuo obtenidos en cada cuadro donde se registraron chapulines. La biomasa seca (**Biom**) en cualquiera de las 30 muestras semanales por tipo de sitio fue calculada con el producto del peso seco promedio por individuo por el número de chapulines en cada cuadro ($Biom = W_i * Num$).

7.2.3. Productividad secundaria. La productividad secundaria total incluye tejido en crecimiento (donde se considera el peso de los huevos incluido) y los exoesqueletos ninfales producidos en cada muda, mediante la ecuación:

$$P = P_{c+r} + P_e \quad (1)$$

donde **P**= productividad secundaria, P_{c+r} = productividad por crecimiento y por producción de huevos, y P_e = productividad por producción en exuvias.

La productividad por crecimiento y por producción de huevos se calculó con la siguiente ecuación (Wiegert, 1965):

$$P_{c+r} = S + \sum_{i=1}^n ((N_i + N_{i-1}) / 2) (W_i - W_{i-1}) \quad (2)$$

donde N_i = número de chapulines por metro cuadrado en la semana i , W_i = peso promedio por chapulín en el tiempo i , **S**= cantidad de tejido existente en el tiempo cuando $i=1$ (i.e. biomasa promedio por unidad de área al inicio), y n = número de muestreos a partir de la aparición del pico de densidad. Se tomó $i=1$ cuando la densidad fue máxima para cada año y sitio estudiado.

Para usar esta relación se supone que $N_i \leq N_{i-1}$ y $W_i \geq W_{i-1}$. Estas suposiciones se justifican cuando todos los nacimientos ocurren en un tiempo muy corto y las generaciones no se traslapan (Wiegert, 1965), tal como es el caso de Sphenarium. Cuando $W_i \leq W_{i-1}$ se consideró una producción de 0 para esa semana.

La productividad por exuvias ninfales (P_e) fue determinada con la ecuación (modificada de Mispagel, 1978):

$$P_e = \sum_{i=1}^n \sum_{k=1}^6 W_{k-1} (N_{ki} - N_{k(i-1)}) \quad (3)$$

donde n = número de muestreos (28 en 1990 y 27 en 1991), W_k = peso seco promedio de las exuvias del estadio k , y N_{ki} = número de individuos del estadio k en la semana i . Un valor negativo en la producción de exuvias debido a que $N_{ki} < N_{k(i-1)}$, fue tomado como una producción de exuvias de 0 para ese período y para ese estadio.

7.2.4. Respirimetría. El consumo de oxígeno es una medida indirecta de la energía requerida para el mantenimiento de un organismo. En este estudio se usó un respirómetro Warburg para medir el oxígeno consumido por chapulines recién colectados del campo (ver detalles metodológicos en Umbreit et al., 1964). Se utilizaron matraces de 20 ml con un receptáculo donde se vertían 0.2 ml de KOH al 10%. El receptáculo se cubrió con una malla de alambre para que los insectos no estuvieran en contacto con la solución alcalina. Como

el consumo de oxígeno depende estrechamente de la temperatura ambiental y del estadio de desarrollo de los chapulines (Bailey y Riegert, 1973; Mispagel, 1978), las determinaciones de consumo se realizaron considerando el efecto de estos dos factores. Se hicieron sobre 2 a 10 individuos dependiendo del estadio de desarrollo (ver Tabla 7.1). Cada lote de individuos fue sometido cuatro veces por 20 min en matraces sumergidos en un baño a 10, 15 y 25°C, con descansos intermedios de 15 min. Para cada temperatura, estadio y sexo en adultos, se hicieron 10-13 repeticiones. Para evaluar el efecto de la temperatura y del estadio (o sexo) sobre el consumo de oxígeno, se aplicó un ANDEVA de 2 vías (Zar, 1984). Igualmente se calcularon regresiones para estimar las tasas respiratorias en función de la temperatura y de los estadios de desarrollo presentes en cada fecha de muestreo de chapulines.

El consumo semanal de oxígeno de los chapulines en el campo se estimó en función de las temperaturas que prevalecieron en el campo en la semana posterior a la fecha de muestreo de chapulines, utilizando como base la temperatura promedio semanal, obtenida de los datos del Observatorio Meteorológico del Colegio de Geografía.

El producto de la biomasa semanal de chapulines y el consumo de O₂ por unidad de peso da una estimación del metabolismo de la población total durante cada semana. El consumo de O₂ anual fue calculado como la suma de las determinaciones semanales.

Suponiendo un cociente respiratorio de 0.82, resultante del metabolismo de aminoácidos (Wiegert, 1964), se utilizó un coeficiente oxicalórico de 0.0202 J/ μ l O₂ (Brody, 1945), que denota la cantidad de energía calórica liberada al consumir 1 μ l de oxígeno.

7.2.5. Egestión. Las tasas de defecación de todos los estadios y de los dos sexos en adultos de Sphenarium fueron determinadas en el laboratorio usando cámaras de crecimiento ajustadas a las siguientes temperaturas: 10, 16, 21 y 27°C. Entre dos y 10 individuos de cada estadio y de cada sexo en adultos (ver Tabla 7.1) fueron colocados en cajas de plástico de 11.5 cm de diámetro por 7 cm de altura con una cantidad suficiente de hojas de las plantas de las siguientes especies: Dahlia coccinea, Buddleia cordata, Verbesina virgata, Senecio praecox y Eupatorium petiolare. Se seleccionaron esas especies por ser muy abundantes en el campo y preferidas por los chapulines (Tovar y Mendoza, mans.). Las heces excretadas durante 24 h fueron colectadas, secadas a 60 °C hasta obtener el peso constante y pesadas. Se probó el efecto de la temperatura y del estadio (o sexo) sobre la tasa relativa de defecación (por mg de insectos y por individuo) con un ANDEVA de 2 vías (Zar, 1984). Se obtuvieron funciones de ajuste para conocer las tasas de defecación en el campo en función de los estadios presentes y de las temperaturas semanales promedio prevalecientes posteriores al muestreo de chapulines, con datos obtenidos del Observatorio Meteorológico del Colegio de Geografía de la UNAM.

Tabla 7.1. Número de individuos utilizados por dispositivo en los ensayos de egestión, respiración y desperdicio, según el estadio de desarrollo y sexo en adultos de los chapulines.

Estadio/ Sexo	No. de individuos por dispositivo		
	Egestión	Respiración	Desperdicio
1o.	10	10	35
2o.	10	7	30
3o.	10	5	28
4o.	5	4	25
5o.	2	2	25
Machos	2	2	25
Hembras	2	2	25

7.2.6. Biomasa vegetal removida y no consumida. Debido a que el impacto de los herbívoros sobre las plantas no es exactamente el consumo de biomasa de éstos, sino la biomasa vegetal total removida (Petrušewicz y Grodzinski, 1975; Huntly, 1991), se estimó la biomasa cortada y no consumida (i.e. desperdicio) mediante encierros de animales a densidades conocidas (25 a 35, según su estadio; ver Tabla 7.1) en bolsas de plástico de 40 x 30 cm dejándose 48 h en el laboratorio con follaje de cinco especies de plantas, ofrecidas en la misma proporción (Verbesina virgata, Senecio praecox, Eupatorium petiolare, Dahlia coccinea, y Buddleia cordata), que fueron especies muy abundantes y preferidas por este chapulín (Tovar y Mendoza, mans.). Se hicieron seis repeticiones de este ensayo para cada estadio y para cada sexo. Los restos vegetales fueron recogidos, mientras que los chapulines fueron sacrificados con acetato de etilo. Los restos vegetales y los insectos fueron secados a 65 °C a peso constante, y pesados.

Se realizó un ANDEVA de una vía (Zar, 1984) para establecer las diferencias en la tasa relativa de desperdicio en función del estadio (o sexo).

Para transformar el peso del material removido y no consumido a unidades calóricas, se utilizó el contenido calórico promedio de los retoños de las plantas perennes y de las plantas herbáceas comestibles de la comunidad vegetal de la Reserva (19.200 kJ/g; Capítulo VI).

7.2.7. Determinaciones calóricas y flujo de energía. Los contenidos calóricos de cadáveres (para cada estadio y sexo en adultos), heces y exuvias fueron determinados separadamente con una Bomba Calorimétrica Adiabática Parr Mod. 1341 (Parr Inc., 1981; ver detalles del método en el Capítulo VI).

Una vez que se hubo conocido la productividad primaria neta aérea (PPNA), la energía del follaje removido y no consumido (W), la energía perdida por defecación (F), la energía perdida por respiración (R), y la energía almacenada en productividad secundaria (P), se hizo el cálculo de la energía asimilada (A) y de la consumida (C), con las siguientes ecuaciones (Phillipson, 1966; Wiegert y Petersen, 1983):

$$\begin{aligned} A &= P + R, \text{ y} \\ C &= P + R + F. \end{aligned}$$

También se calcularon los siguientes cocientes que indican medidas de eficiencias ecológicas: P/R (coeficiente de producción), P/A (eficiencia neta de crecimiento o de producción), A/C (eficiencia de asimilación), P/C (eficiencia ecológica de crecimiento o eficiencia bruta de crecimiento o de producción), R/A (fracción de pérdida respiratoria), y C/PPNA (eficiencia de utilización o de consumo) (Duke y Crossley, 1975; Wiegert y Petersen, 1983).

Se compararon todos esos parámetros (en $\text{kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$), entre los años 1990 y 1991 y entre los sitios planos y los abruptos.

7.3. RESULTADOS Y DISCUSION

7.3.1. Densidad poblacional. Los cambios semanales de las densidades de Sphenarium purpurascens en los dos tipos de sitios y en los dos años de estudio se muestran en la Fig. 7.1A. El reclutamiento de ninfas se inició a principios de junio, alcanzó un pico en julio, y redujo paulatinamente su densidad. Esta llegó a su nivel mínimo a mediados de diciembre, aunque unos cuantos adultos sobrevivieron hasta enero del siguiente año.

Las densidades máximas alcanzadas en ambos años fueron similares, 22.0 y 22.8 ind/m², encontrándose, para cada año, que el pico de densidad ocurrió a principios de julio en ambos sitios (Fig. 7.1A). Sin embargo, fue notable la caída drástica en la población de chapulines en 1991 después de alcanzado el pico, hecho que no ocurrió en 1990. Esa caída drástica provocó que las densidades promedio en 1991 fueran más bajas que en 1990, hecho que afectó las biomásas (por m²), las cuales se redujeron en un 35% en 1991. A pesar de que a simple vista ambos años son muy parecidos en su precipitación y temperatura promedio anual, en 1991 los meses de mayo y junio presentaron mayor precipitación que sus correspondientes en 1990 (Fig. 6.13). Se ha sugerido que en veranos húmedos, cuando los niveles de insolación son bajos, el desarrollo juvenil de los ortópteros es lento (Grant *et al.*, 1993), y que los altos niveles de humedad pueden causar mortalidad a las ninfas de los primeros estadios de desarrollo, debido a que se favorece el ataque por hongos (Parker, 1930 en Rodell, 1977). Pickford (1966) encontró una relación directa entre los niveles de precipitación y la mortalidad de ninfas jóvenes. Aunados a la humedad, los aguaceros pueden causar mortalidad por inundamiento. Es posible que la alta humedad presente al inicio de la temporada de crecimiento de Sphenarium en 1991 pudo haber causado la alta mortalidad observada en combinación con las bajas temperaturas promedio semanales de 1991, en comparación a las presentes en 1990 (Fig. 7.2). Parker (1930, en Rodell, 1977) y Putnam (1963) encontraron que las bajas temperaturas causan la muerte a ninfas y adultos y reducen la tasa de crecimiento de las ninfas de ortopteroides. Al parecer, las poblaciones de ortopteroides son controladas por factores abióticos primordialmente (Rodell, 1977), tal como ocurre en muchos insectos (Varley *et al.*, 1973). Pianka (1970) ha sugerido que los organismos terrestres que viven menos de un año están gobernados primordialmente por una regulación densoindependiente.

En general, las densidades no difirieron entre sitios, salvo en algunas semanas de muestreo. Fue notorio el reclutamiento de nuevos individuos en los sitios abruptos alrededor del 3 de septiembre de 1990, cuando alcanzó más o menos abruptamente una densidad de 19.2 ± 4.4 ind/m² en contraste con 11.7 ± 2.1 ind/m² que mantenían los sitios planos en esa misma fecha. Después de esa fecha las densidades en ambos sitios volvieron a ser muy parecidas. En 1991 se observó que, sobre todo al principio de la temporada de

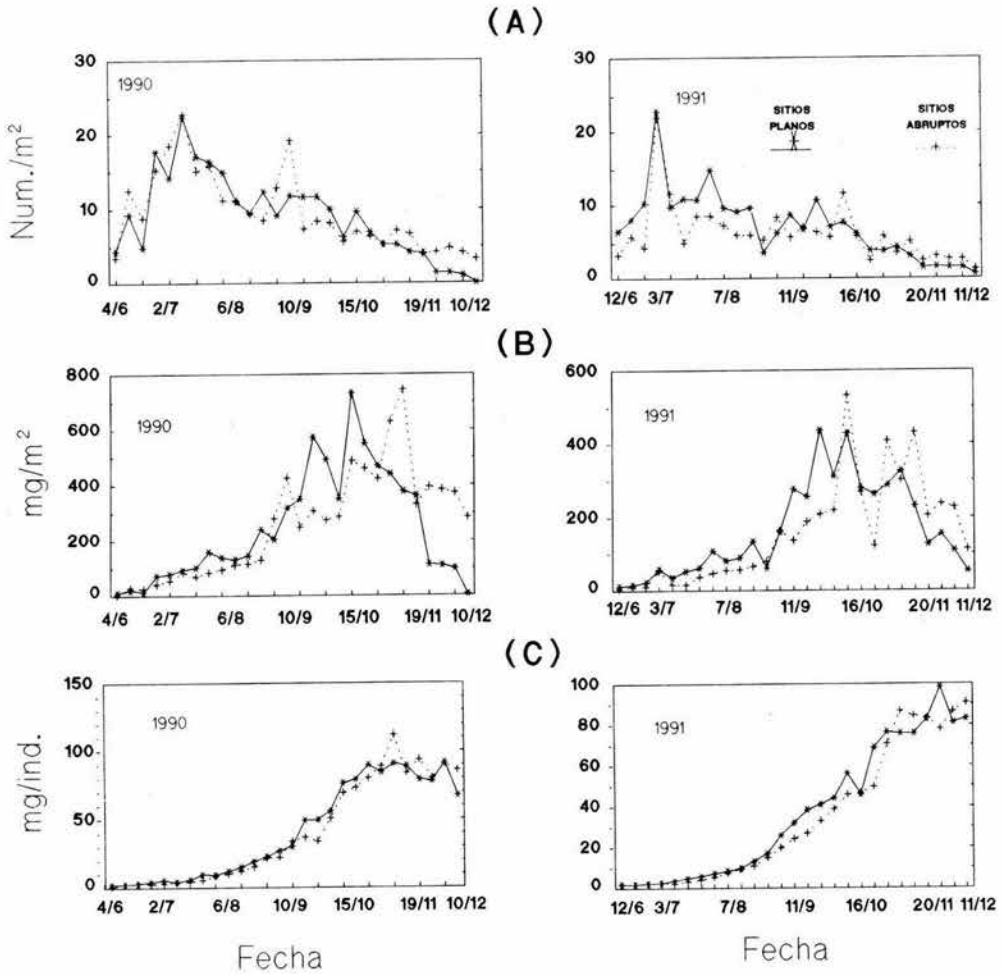


Figura 7.1. Densidad poblacional (A; No./m²), biomasa (B; mg/m²) y peso promedio de los individuos (C; mg/ind) de Sphenarium purpurascens durante las temporadas de crecimiento de 1990 y 1991, en sitios planos y abruptos de la Reserva del Pedregal de San Angel.

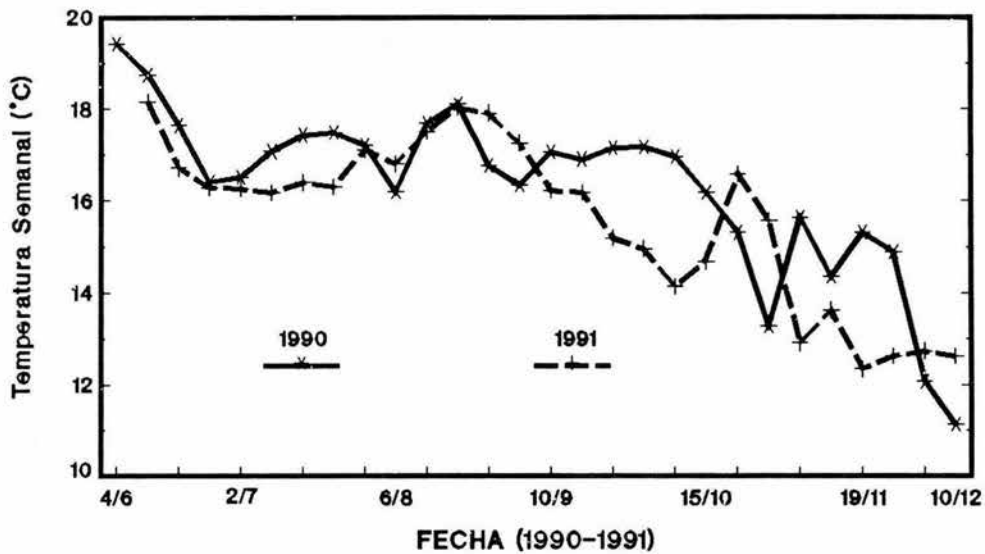


Figura 7.2. Temperaturas semanales promedio registradas en el Observatorio Meteorológico del Colegio de Geografía (U.N.A.M.), en las temporadas de crecimiento de Sphenarium purpurascens de 1990 y 1991.

crecimiento (exceptuando el pico), los sitios planos mantienen una mayor densidad que los abruptos, aunque a partir del 28 de agosto las densidades de sitios planos y abruptos se mantienen similares. En ambos años se observa hacia al final de la estación que los sitios abruptos presentan mayores densidades. Al parecer, la presencia de vegetación herbácea en los sitios planos (cf. Fig. 6.4) favorece el reclutamiento y el crecimiento de chapulines a principios de la temporada de crecimiento; sin embargo, a finales de la temporada, cuando la cobertura de este tipo de plantas decae debido a la reducción en la precipitación, es en los sitios abruptos donde aún se mantiene cierta vegetación herbácea verde y niveles más altos de humedad y menor oscilación de temperaturas diurnas por efecto de la presencia de la vegetación arbórea.

Las densidades encontradas para cada estadio y para cada sexo en adultos se presentan en el Apéndice 2, Tablas A2.1 a A2.4.

7.3.2. Biomasa. La ecuación que permitió conocer el peso seco (Y) a partir del peso fresco (X) de los chapulines fue: $Y = 0.2365 X + 0.053$ ($r^2 = 0.952$, $N = 207$; e.e. ordenada: 0.711, e.e. pendiente: 0.0037; $P < 0.001$). En la Tabla 7.2 se muestran los pesos promedio de los cuerpos y exuvias de cada estadio y sexo de Sphenarium. Se puede observar que, a pesar del dimorfismo sexual en adultos el peso seco de machos y hembras fue similar. Asimismo, el peso de cuerpos y exuvias se incrementó considerablemente de un estadio a otro. Los cuerpos pesaron de 1.7 a 71 mg, y las exuvias de 0.02 a 3.74 mg de peso seco.

La biomasa existente por unidad de área se señala en la Fig. 7.1B. Las biomásas máximas encontradas fueron, para 1990: 732.3 y 744.6 mg/m², y para 1991: 428.7 y 532.0 mg/m² (en los sitios planos y abruptos, respectivamente). En general, se observó que la biomasa de chapulines es mayor en los sitios planos a principios de la temporada de crecimiento, pero, al final de ésta, son los sitios abruptos los que presentaron una mayor biomasa de Sphenarium. El pico de biomasa en los sitios planos en 1990 ocurrió un mes antes que en los abruptos en ese año, mientras que, en 1991, los picos ocurrieron en la misma semana. No hay elementos para explicar las drásticas reducciones en biomasa ocurrida en los sitios planos el 1/10/1990 y en los abruptos el 23/10/1991, fenómenos que promovieron la presencia de un doble pico en la biomasa (Fig. 7.1B). La variación temporal en la presencia de vegetación herbácea y en el microclima pueden explicar estos patrones (ver sección 7.3.2)

La biomasa promedio de los individuos no varió entre sitios en el transcurso de la temporada de crecimiento, aunque se nota un peso seco promedio ligeramente mayor de los individuos de los sitios planos tanto en 1990 como en 1991 (Fig. 7.1C). Los individuos alcanzaron un peso promedio máximo de 91.4 mg en los sitios planos en 1990, 111.7 mg en los sitios abruptos, 98.4 mg en los sitios planos en 1991, y 90.9 mg en los sitios abruptos en 1991; estos valores no concordaron con los datos para adultos de la Tabla 7.2. En este punto se tiene que considerar el hecho de que,

TABLA 7.2. Peso seco de cuerpos de ninfas de cada estadio y de adultos de ambos sexos, así como de las exuvias producidas al final de cada estadio ninfal de *Sphenarium purpurascens*. N= tamaño de muestra.

Estadio/Sexo	Cuerpos		Exuvias	
	mg \pm e.e.	N	mg \pm e.e.	N
1o.	1.71 \pm 0.10	30	0.021 \pm 0.01	10
2o.	5.06 \pm 0.28	28	0.59 \pm 0.05	13
3o.	8.80 \pm 0.53	30	1.51 \pm 0.16	7
4o.	21.52 \pm 1.06	30	2.04 \pm 0.32	9
5o.	51.58 \pm 1.85	30	3.74 \pm 0.21	8
Machos	70.93 \pm 5.34	30	-	-
Hembras	69.84 \pm 4.04	29	-	-

a pesar de que los individuos aumentan de tamaño por efecto del crecimiento natural (Cueva-Del Castillo, 1994) muestran que el tamaño de los adultos que emergen se va reduciendo conforme avanza la temporada de reproducción, de modo que la fecha de colecta es determinante para encontrar el peso promedio de los individuos adultos.

La variación en biomasa de cada estadio y de cada sexo en los adultos, útiles para calcular el gasto respiratorio y producción de excretas, se encuentran en el Apéndice 2, Tablas A2.5 a A2.8.

7.3.3. Productividad Secundaria. El cálculo de la productividad secundaria por efecto del crecimiento y de la producción de huevos (P_{cr}), para cada tipo de sitios y para cada año fue calculada con la ecuación (2) (Wiegert, 1965; ver cálculos en el Apéndice 3, Tabla A3.1). Considerando que el contenido energético promedio en los cuerpos de Sphenarium fue de 22.377 kJ/g (Tabla 7.3), esta productividad fue transformada a unidades de energía. Así, la productividad por crecimiento y huevos fue de 22.17 (991) y 23.90 kJ m⁻² año⁻¹ (1068 mg m⁻² año⁻¹), en 1990 y de 14.85 (664) y 12.74 kJ m⁻² año⁻¹ (569 mg m⁻² año⁻¹), en 1991 en los sitios planos y abruptos, respectivamente.

Según se muestra en la Tabla 7.3, el contenido calórico de los cuerpos de Sphenarium varió de 21.313 a 23.818 kJ/g. Las hembras adultas fueron las que presentaron el mayor contenido energético, lo cual puede estar asociado a un mayor contenido de grasas (Golley, 1961). Sin embargo, para fines prácticos se usó el valor promedio de 22.377 kJ/g, muy cercano al registrado como promedio para artrópodos por Cummins y Wuycheck (1971), que es de 22.140 kJ/g. En una revisión hecha por Kohler *et al.* (1987) se registran datos que están dentro del intervalo que va de 20.31 (en ninfas del primer estadio de Encoptolophus sordidus; Bailey y Riegert, 1973) a 27.2 (en ninfas de estadios finales de Melanoplus bivittatus; Bailey y Mukerji, 1977). Los datos de la Tabla 7.3 muestran que las ninfas del último estadio ninfal y los adultos presentan mayor contenido energético que las ninfas más jóvenes, lo cual parece ser una tendencia que se observa en varios acridoideos según la revisión hecha por Kohler *et al.* (1987: 116).

En cuanto a la producción de exuvias, usando la ecuación (3) (Mispagel, 1978), ésta fue de 61 y 64 mg m⁻² año⁻¹ en 1990, y de 56 y 70 mg m⁻² año⁻¹, en 1991, en los sitios planos y abruptos, respectivamente.

El contenido energético de las exuvias de Sphenarium purpurascens, el cual no fue calculado separadamente para cada estadio y sexo, fue en promedio 26.016 kJ/g (Tabla 7.3), valor que es más alto que el registrado para Chorthippus biguttulus + Gomphocerus rufus (23.49; Kohler *et al.* 1987), Myrmeleotettix maculatus (20.9; Gueguen y Delaunay, 1980), Encoptolophus sordidus (22.52; Bailey y Riegert, 1973), Schistocerca gregaria (23.27; Carefoot, 1977), y Chorthippus parallelus (20.00; Grylzenberg, 1969).

TABLA 7.3. Contenido energético de materiales asociados con el flujo de energía de *S. purpurascens* en sus diferentes estadios y sexos de adultos. N denota el tamaño de muestra.

	Estadio/ Sexo	kJ/g \pm E.E	N
Cuerpos	Primero	22.030 \pm 0.126	2
	Segundo	22.021 \pm 0.227	2
	Tercero	21.313 \pm 0.442	3
	Cuarto	21.751 \pm 0.107	2
	Quinto	22.795 \pm 0.392	3
	Hembras	23.818 \pm 0.012	2
	Machos	22.910 \pm 0.145	2
	Promedio	-	22.377 \pm 0.320
Heces	Todos	17.305 \pm 0.151	2
Exuvias	Todos	26.016 \pm 1.072	2
Plantas ^a	-	19.200 \pm	

^aContenido energético promedio de retoños de plantas perennes de la Reserva del Pedregal de San Angel (Cap. VI).

Transformando los datos de producción en peso seco de exuvias a unidades de energía, se obtuvo una producción de 1.58 y 1.66 kJ m⁻² año⁻¹ en 1990, y 1.44 y 1.82 kJ m⁻² año⁻¹ en 1991, en sitios planos y abruptos, respectivamente. Esto permitió calcular la productividad secundaria total, la cual fue de 23.75 y 25.57 kJ m⁻² año⁻¹ en 1990, y de 16.29 y 14.56 kJ m⁻² año⁻¹ en 1991, en sitios planos y abruptos, respectivamente, lo cual señaló evidentemente una diferencia entre años y una gran similitud entre sitios.

7.3.4. Respirimetría. Las tasas de consumo de oxígeno de Sphenarium purpurascens se muestran en la Tabla 7.4. Las ninfas de primer estadio consumieron de 1.7 a 3.4 µl O₂/h, mientras que las hembras consumieron de 54.1 a 173.6 µl O₂/h, entre los 10 y los 25 °C. Sin embargo, se observó que las tasas respiratorias relativas (i.e. en términos de µl O₂ g⁻¹ h⁻¹) decrecieron conforme avanzó la edad de los chapulines, lo cual se ha observado en otras especies de acridoideos (Bailey y Mukerji, 1977; Mispagel, 1978). Asimismo, es evidente que las tasas respiratorias aumentan conforme aumenta la temperatura ambiental, lo cual se ha visto en acridoideos (Smalley, 1960; Wiegert, 1965; Gryllesberg, 1969; van Hook, 1971; Bailey y Riegert, 1973; Bailey y Mukerji, 1977; Duke y Crossley, 1975; Mispagel, 1978), y en otros insectos (Turner, 1983). Se encontró que efectivamente hubo un efecto significativo de la temperatura, del estadio (o sexo) y de la interacción temperatura x estadio sobre las tasas relativas de respiración (ANDEVA de 2 vías; temperatura: F= 227.2, gl=6,301, P<0.001; estadio: F= 25.77, gl=6,301, P<0.001; interacción: F= 1.850, gl=18,301, P= 0.02) y sobre las tasas respiratorias por individuo (ANDEVA de 2 vías; temperatura: F= 115.5, gl= 3,301, P<0.001; estadio: F= 322.2, gl= 6,301, P<0.001; interacción: F= 19.93, gl= 18,301, P<0.001).

Los análisis de regresión de consumo de oxígeno por gramo de peso seco y por individuo por hora para cada estado del ciclo de vida mostraron una alta correlación positiva con la temperatura en el intervalo de 10 a 25 °C (P<0.001; r=0.678-0.944; Tabla 7.5). Las pendientes que comparan el oxígeno consumido en función de la temperatura variaron entre 0.021 y 0.038, las cuales manifestaron un incremento conforme avanzó el estado de desarrollo, exceptuando a los adultos. Tal relación fue encontrada para Boottettix punctatus (Mispagel, 1978), aunque en este estudio los adultos mantuvieron mayores pendientes que las ninfas.

Al llevar a cabo los análisis de regresión de la tasa respiratoria en función del peso seco de los chapulines en el intervalo de temperaturas de 10 a 25 °C, se obtuvieron valores en las pendientes que variaron de 0.818 a 0.901 (Tabla 7.6). Los valores más bajos se encontraron a los 10 y 15 °C. Para Boottettix punctatus, Mispagel (1978), encontró pendientes de 0.58 y 0.73, a 10 y 20 °C, respectivamente.

Utilizando las ecuaciones de las tasas de consumo de oxígeno en µl O₂ mg⁻¹ h⁻¹ (Tabla 7.5), se calculó el consumo de oxígeno de cada estadio y sexo en adultos en cada semana de muestreo en función de las temperaturas semanales (Fig. 7.2). Al transformar las

TABLA 7.4. Consumo de oxígeno (μl) de Sphenarium purpurascens por gramo de peso seco por hora y por individuo por hora para cada estadio ninfal y para cada sexo en adultos en función de la temperatura. Datos promedio \pm e.e. N= tamaño de muestra.

Est./ Sexo	N	Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)			
		10	15	20	25
		$\mu\text{l O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$			
1o.	9-12	764 \pm 78	1133 \pm 102	1521 \pm 103	1719 \pm 171
2o.	12	800 \pm 70	935 \pm 52	1234 \pm 92	1766 \pm 93
3o.	12	611 \pm 49	666 \pm 49	1303 \pm 80	1910 \pm 74
4o.	10	442 \pm 36	612 \pm 30	1030 \pm 64	1524 \pm 33
5o.	13	462 \pm 45	536 \pm 25	1058 \pm 72	1442 \pm 96
♂	12	417 \pm 42	504 \pm 28	1010 \pm 57	1192 \pm 92
♀	12	420 \pm 30	583 \pm 50	926 \pm 52	1305 \pm 95
		$\mu\text{l O}_2$ por individuo por h			
1o.	9-12	1.7 \pm 0.2	2.3 \pm 0.2	3.1 \pm 0.2	3.4 \pm 0.3
2o.	12	3.4 \pm 0.3	4.0 \pm 0.2	5.2 \pm 0.4	7.6 \pm 0.4
3o.	12	6.7 \pm 0.6	7.1 \pm 0.5	14.2 \pm 1.1	20.6 \pm 1.1
4o.	10	8.6 \pm 0.9	11.4 \pm 0.8	19.7 \pm 1.6	29.1 \pm 1.1
5o.	13	20.4 \pm 2.1	24.9 \pm 2.9	46.7 \pm 2.0	64.3 \pm 3.9
♂	12	41.5 \pm 3.5	50.2 \pm 2.6	101.5 \pm 6.7	117.7 \pm 7.4
♀	12	54.1 \pm 4.0	76.1 \pm 6.4	123.4 \pm 8.3	173.6 \pm 14.4

TABLA 7.5. Análisis de regresión de las tasas de consumo de oxígeno de *Sphenarium purpurascens* por gramo de peso seco y por individuo por hora para cada estadio ninfal y para cada sexo en adultos en función de la temperatura (°C) con una transformación logarítmica decimal en la variable dependiente. Para todos los casos la regresión fué significativa a $P < 0.001$.

Estadio/Sexo	Ecuación	N	r	F
$\mu\text{l O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (R) y temperatura (T)				
1o.	$\log R = 0.023T + 2.667$	45	0.681	37.3
2o.	$\log R = 0.024T + 2.645$	48	0.762	70.6
3o.	$\log R = 0.036T + 2.351$	48	0.865	136.6
4o.	$\log R = 0.037T + 2.250$	40	0.944	311.8
5o.	$\log R = 0.037T + 2.224$	52	0.803	91.1
♂	$\log R = 0.034T + 2.244$	48	0.835	106.2
♀	$\log R = 0.034T + 2.262$	48	0.850	120.1
$\mu\text{l O}_2$ por individuo por h (R) y temperatura (T)				
1o.	$\log R = 0.021T + 0.017$	45	0.678	36.8
2o.	$\log R = 0.024T + 0.257$	48	0.778	70.6
3o.	$\log R = 0.037T + 0.379$	48	0.821	94.9
4o.	$\log R = 0.038T + 0.518$	40	0.900	162.4
5o.	$\log R = 0.038T + 0.864$	52	0.804	91.6
♂	$\log R = 0.034T + 1.243$	48	0.843	113.4
♀	$\log R = 0.034T + 1.370$	48	0.858	128.4

TABLA 7.6. Análisis de regresión del efecto del peso seco de un individuo de *Sphenarium purpurascens* (W, mg) sobre la tasa de consumo de oxígeno (R, $\mu\text{l O}_2 \text{ h}^{-1}$ individuo⁻¹) de 10 a 25°C con una transformación log-log. N= tamaño de muestra. Todas las regresiones fueron significativas a $P < 0.001$.

Temperatura (°C)	Ecuación	N	r	F
10	$R = 0.866W^{0.827}$	80	0.962	964
15	$R = 1.129W^{0.818}$	83	0.972	1396
20	$R = 1.513W^{0.897}$	83	0.984	2615
25	$R = 2.000W^{0.901}$	83	0.983	2330

lecturas de consumo de oxígeno se obtuvieron los siguientes gastos energéticos anuales por concepto de respiración: 16.49 y 16.07 kJ m⁻² año⁻¹ en 1990, y 9.62 y 8.67 kJ m⁻² año⁻¹ en 1991, en sitios planos y abruptos, respectivamente. Se observó que las diferencias en la biomasa de chapulines entre los dos años provocó menores valores de gasto respiratorio en 1991.

Al analizar las temperaturas promedio semanales prevalecientes en la Reserva del Pedregal durante la temporada de crecimiento de Sphenarium purpurascens (Fig. 7.2), se encontró que en los dos años, conforme avanzó la temporada de crecimiento, las temperaturas semanales fueron haciéndose más frías, encontrándose un intervalo de variación de los 10 a los 20°C. Asimismo, se observó que varias semanas de 1990 fueron más cálidas que sus correspondientes en 1991, lo cual tuvo que haber afectado la tasa respiratoria y de defecación de los chapulines.

7.3.5. Egestión. Para el intervalo de temperaturas de 10 a 27°C, hubo un efecto significativo de la temperatura, estadio de desarrollo e interacción temperatura x estadio sobre tasa de producción de heces por mg de peso seco por hora (ANDEVA de 2 vías; temperatura: F= 104.5, gl= 1,222, P<0.001; estadio: F= 5.66, gl= 6,175, P<0.001; interacción: F= 1.921, gl= 18,175, P<0.02), y por individuo por día (ANDEVA de 2 vías; temperatura: F= 75.12, gl= 3,175, P<0.001; estadio: F= 66.06, gl= 6,175, P<0.001; interacción: F= 15.35, gl= 18,175, P<0.001). Las ninfas de primer estadio produjeron 0.07-0.35 mg de heces por día (37-142 µg de heces por mg por día), mientras que las hembras produjeron 3.22-29.41 mg de heces por día (43-353 µg de heces por mg por día) en el intervalo de temperaturas de 10 a 27 °C (Tabla 7.7). La cantidad de heces producidas por mg fue mayor en las hembras y no guardaron un patrón claro en función del estadio, aunque existe cierta variación entre un estadio y otro. Tanto la producción de heces por gramo como por individuo por día para cada estadio de desarrollo estuvieron correlacionadas directamente con la temperatura en el intervalo 10-27°C (P<0.001; r= 0.701-0.917; Tabla 7.8).

Los resultados del análisis de regresión del efecto del peso seco de los chapulines con la tasa de producción de excretas en el intervalo de temperaturas de 10 a 27°C mostraron valores de las pendientes que fluctuaron entre 1.054 y 1.170 (Tabla 7.9). La pendiente con el valor más bajo se encontró en las medidas a 10°C.

Utilizando las ecuaciones de tasas de defecación (µg heces mg⁻¹ día⁻¹) en función de la temperatura y del estadio (Tabla 7.8), de acuerdo con la biomasa de chapulines presente en cada muestra semanal (Apéndice 2, Tablas A2.5 a A2.8) y a las temperaturas prevalecientes (Fig. 7.2), se obtuvo una producción anual de excretas de 3425 y 3471 mg m⁻² en 1990, y 2023 y 1867 mg m⁻² en 1991, para sitios planos y abruptos, respectivamente.

El contenido energético de una mezcla de excretas de individuos de varios estadios de Sphenarium purpurascens recolectados en el campo durante toda una temporada de crecimiento

TABLA 7.7. Producción de excretas de *Sphenarium purpurascens* en μg por mg por día y en mg por individuo por día (pesos secos) para cada estadio ninfal y para cada sexo en adultos en función de la temperatura. Datos promedio \pm e.e. N= 6, salvo que se indique lo contrario (entre paréntesis).

Est./ Sexo	Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)			
	10	16	21	27
	$\mu\text{g heces mg}^{-1} \text{ día}^{-1}$			
1o.	37 ± 3	52 ± 4	71 ± 12	142 ± 17 (18)
2o.	34 ± 4	81 ± 20	102 ± 12	242 ± 15 (18)
3o.	25 ± 4	108 ± 20	138 ± 9	236 ± 17 (15)
4o.	30 ± 8	78 ± 10	130 ± 30	192 ± 36 (7)
5o.	36 ± 7	72 ± 5	128 ± 34	184 ± 23 (7)
♂	44 ± 9	72 ± 10	127 ± 19	248 ± 30
♀	43 ± 5	111 ± 14	156 ± 11	353 ± 46
	$\text{mg heces por individuo por día}$			
1o.	0.07 ± 0.01	0.13 ± 0.01	0.23 ± 0.04	0.35 ± 0.04 (18)
2o.	0.10 ± 0.01	0.50 ± 0.14	0.62 ± 0.10	1.06 ± 0.06 (18)
3o.	0.21 ± 0.04	1.15 ± 0.20	1.41 ± 0.06	1.57 ± 0.15 (15)
4o.	0.36 ± 0.10	1.96 ± 0.29	3.37 ± 0.78	3.80 ± 0.64 (7)
5o.	1.80 ± 0.53	3.17 ± 0.06	5.97 ± 1.71	9.96 ± 1.56 (7)
♂	2.84 ± 0.60	4.18 ± 0.44	8.38 ± 1.68	19.84 ± 2.67
♀	3.22 ± 0.67	8.26 ± 1.83	10.54 ± 1.02	29.41 ± 4.48

TABLA 7.8. Análisis de regresión de las tasas de producción de heces (mg) de *Sphenarium purpurascens* por mg y por individuo por día (pesos secos) para cada estadio ninfal y para cada sexo en adultos en función de la temperatura (°C) con una transformación logarítmica decimal en la variable dependiente. Para todos los casos la regresión fué significativa a $P < 0.001$.

Estadio/Sexo	Ecuación	N	r	F
mg heces $\text{mg}^{-1} \text{ día}^{-1}$ (F) y temperatura (T)				
1o.	$\log F = 0.033T - 1.815$	36	0.707	34.0
2o.	$\log F = 0.050T - 2.003$	36	0.893	133.7
3o.	$\log F = 0.056T - 2.111$	33	0.842	75.3
4o.	$\log F = 0.053T - 2.136$	25	0.701	22.2
5o.	$\log F = 0.042T - 1.885$	25	0.775	34.5
♂	$\log F = 0.048T - 1.918$	24	0.848	56.2
♀	$\log F = 0.052T + 2.262$	24	0.917	116.9
mg heces por individuo por día (R) y temperatura (T)				
1o.	$\log F = 0.038T - 1.533$	36	0.727	38.2
2o.	$\log F = 0.056T - 1.470$	36	0.880	117.2
3o.	$\log F = 0.047T - 1.015$	33	0.734	36.3
4o.	$\log F = 0.064T - 1.053$	25	0.731	26.3
5o.	$\log F = 0.045T - 0.249$	25	0.734	26.9
♂	$\log F = 0.053T - 0.196$	24	0.849	56.9
♀	$\log F = 0.055T - 0.073$	24	0.868	67.2

TABLA 7.9. Análisis de regresión del efecto del peso seco de un individuo de Sphenarium purpurascens (W, mg) sobre la tasa de producción de heces (F, mg de peso seco de heces día⁻¹ individuo⁻¹) de 10 a 27°C con una transformación log-log. N= tamaño de muestra. Todas las regresiones fueron significativas a P<0.001.

Temperatura (°C)	Ecuación	N	r	F
10	$F = 0.026W^{1.054}$	42	0.904	178.6
16	$F = 0.052W^{1.124}$	42	0.946	339.6
21	$F = 0.065W^{1.170}$	42	0.924	233.8
27	$F = 0.150W^{1.118}$	77	0.951	710.2

fue de 17.305 kJ/g (Tabla 7.3). Este valor es muy cercano al registrado para las heces de Chortippus parallelus (17.405 kJ/g; Grylberg, 1969) y de Encoptolophus sordidus (17.087 kJ/g; Bailey y Riegert, 1973). Kohler *et al.* (1987), en una revisión de literatura, encontraron valores que van de 16.6 (en heces de Gomphocerus rufus) a 20.3 kJ/g (en heces de Aulacobothrus strictus). Las heces siempre presentan contenidos energéticos menores que los valores encontrados para el cuerpo de acridoideos (Kohler *et al.*, 1987), lo cual coincide con lo observado en Sphenarium purpurascens (Tabla 7.3). Esto puede ser ocasionado por la absorción de sustancias con alto valor energético del alimento que consumen los chapulines.

Transformando los valores de la producción anual de heces a unidades energéticas se tiene que, en 1990, se produjeron 59.27 y 60.08 kJ m⁻² año⁻¹, y en 1991 se produjeron 35.02 y 32.31 kJ m⁻² año⁻¹ por concepto de heces fecales en sitios planos y abruptos, respectivamente).

7.3.6. Biomasa vegetal removida y no consumida. La biomasa vegetal removida y no consumida por los chapulines, referida en este trabajo como desperdicio, aumentó significativamente conforme se incrementó el tamaño de los chapulines (i.e. el estadio de desarrollo) (Tabla 7.10), y varió de 0.037 mg/día, en individuos del primer estadio ninfal, hasta 3.231 mg/día, en las hembras (ANDEVA de una vía; $F= 14.22$, $gl= 6,35$, $P<0.001$). Sin embargo, la tasa relativa de desperdicio de masa vegetal (mg por mg por día) no difirió significativamente entre estadios ($F= 1.796$, $gl= 6,35$, $P>0.05$; Tabla 7.10), lo que implicó que la tasa de desperdicio por parte los chapulines era aproximadamente la misma si se tratara de 1 g de chapulines de primer estadio o de 1 g de chapulines adultos. La tasa de desperdicio promedio fue de 0.022 (± 0.002) mg de masa vegetal no usada por mg de chapulín por día ($n=42$), independientemente de su estadio de desarrollo. La función que ajustó mejor el efecto del peso de los chapulines (X , en mg) a la tasa individual de desperdicio (Y , en mg por individuo por día), fue:

$$\log_{10} Y = 1.035 \pm 0.080 \log_{10} X - 1.812 \pm 0.113$$

($F= 165.6$, $gl= 6,35$, $P<0.001$; $r^2= 0.805$).

Considerando un contenido calórico promedio de 19.20 kJ/g para las hojas de las que se alimenta Sphenarium y la biomasa semanal de chapulines (Fig. 7.1; Tabla A3.1), se calculó que esta población de acridos desperdició 19.30 y 21.18 kJ m⁻² año⁻¹ en 1990, y 13.10 y 12.45 kJ m⁻² año⁻¹ en 1991, en sitios planos y abruptos, respectivamente.

Las actividades de forrajeo de Sphenarium provocan que parte de la masa vegetal removida no sea consumida por él, sino que desperdicia parte de los tejidos enviándolos al suelo. En este trabajo se calculó la tasa de desperdicio a temperatura ambiente y con hojas de cinco especies de plantas consideradas como preferidas por Sphenarium, lo cual limita la exactitud cálculo del parámetro,

TABLA 7.10. Tasa de caída de biomasa vegetal cortada y no consumida (mg de peso seco) por *Sphenarium purpurascens* por individuo y por mg de peso seco de chapulín por día en ninfas de cada estadio y en adultos de ambos sexos. N= tamaño de muestra. Valores promedio \pm e.e.

Estadio/Sexo	mg individuo ⁻¹ día ⁻¹	mg mg ⁻¹ día ⁻¹	N
1o.	0.037 \pm 0.008	0.019 \pm 0.006	6
2o.	0.133 \pm 0.044	0.027 \pm 0.006	6
3o.	0.222 \pm 0.080	0.023 \pm 0.007	6
4o.	0.271 \pm 0.081	0.018 \pm 0.006	6
5o.	0.383 \pm 0.089	0.012 \pm 0.002	6
♂	3.262 \pm 0.565	0.031 \pm 0.006	6
♀	3.231 \pm 0.863	0.022 \pm 0.005	6
GLOBAL	-	0.022 \pm 0.002	42

ya que esta tasa de desperdicio puede depender de la morfología de la planta, como ha sugerido Gandar (1982). Asimismo, considerando el efecto que tiene la temperatura sobre las tasas de defecación y respiración, sería lógico suponer que este parámetro afecta también la tasa de desperdicio, ya que, al parecer, la temperatura modifica la actividad de los chapulines. Sin embargo, en este estudio se hizo la suposición de que las tasas de desperdicio encontradas son un indicador de lo que puede estar sucediendo en el campo. Andrzejewska *et al.* (1967) suponen que los acrididos pueden destruir 4.8 veces más biomasa que la que consumen, por lo cual se ha utilizado esta supuesta constante para sus estimaciones (Matsumoto, 1971; Bailey y Riegert, 1973; Kohler *et al.*, 1987). Más recientemente, Rodell (1977) encontró que la biomasa vegetal desperdiciada por los acrididos varía entre el 1 y el 6900% de la biomasa consumida (típicamente entre 50 y 250%), lo cual refleja la gran variabilidad entre las especies de ortópteros respecto a este factor. En este trabajo se encontró que *Sphenarium* desperdicia entre el 20 y el 22% de la biomasa consumida, lo cual parece reducido respecto al desperdicio que tienen otros ortópteros. Sin embargo, es posible que *Sphenarium*, como otros ortópteros, al alimentarse de pastos, tienden a consumir la parte tierna de la base de las hojas, desperdiciando la gran mayoría de las láminas de cada hoja atacada (Matsumoto, 1971; R. Dirzo, com. pers.). Esto puede ser difícil de estimar en el campo y ser, sin embargo, un factor de subestimación importante.

Esta biomasa desperdiciada por los insectos herbívoros ocasiona una verdadera lluvia verde (Risley y Crossley, 1988), que puede conducir a un ciclaje de nutrientes más acelerado en las zonas sometidas a forrajeo. El análisis del contenido de minerales en esta lluvia verde confirmaría la magnitud del efecto de los ortópteros sobre esta vía de circulación de nutrientes en el ecosistema.

7.3.7. Flujo de energía. Los parámetros del flujo de energía de *Sphenarium* en dos tipos de sitios y en los dos años de estudio están resumidos en la Tabla 7.11. Esta población de acrididos asimiló 40.24 y 41.64 kJ m⁻² año⁻¹ en 1990, y 25.92 y 23.23 kJ m⁻² año⁻¹ en 1991, en sitios planos y abruptos, respectivamente. Asimismo, en 1990 consumieron 99.51-101.72 kJ m⁻² año⁻¹ y en 1991 55.53-60.93 kJ m⁻² año⁻¹. Sin embargo, el total de energía removida de las plantas fue de 119.44 y 122.898 kJ m⁻² año⁻¹ en 1990, y 74.04 y 67.98 kJ m⁻² año⁻¹ en 1991, en sitios planos y abruptos, respectivamente. Los parámetros del flujo de energía, como se observa, no variaron entre sitios, pero sí entre años, siendo menores los de 1991.

En general, las últimas etapas de desarrollo del insecto (ninfas de quinto estadio y adultos) contribuyeron más a la producción de exuvias y a la pérdida de energía por respiración y producción de heces (Tabla 7.12).

El patrón temporal de flujo de energía varió entre sitios (Fig. 7.3), ya que en los sitios planos los mayores niveles de daño

Tabla 7.11. Presupuestos energéticos anuales para la población de *Sphenarium purpurascens* del Pedregal de San Angel en dos tipos de sitios, planos (PLA) y abruptos (ABR) en 1990 y 1991.

Parámetro	Unidades	1990		1991	
		PLA	ABR	PLA	ABR
Productividad (P)					
crecimiento + huevos (P_{c+r})	mg m ⁻²	990	1068	664	569
	kJ m ⁻²	22.2	23.9	14.8	12.7
exuvias (P_e)	mg m ⁻²	61	64	56	70
	kJ m ⁻²	1.6	1.7	1.4	1.8
Total ($P = P_{c+r} + P_e$)	mg m ⁻²	1052	1132	719	639
	kJ m ⁻²	23.8	25.6	16.3	14.6
Respiración (R)	ml O ₂ m ⁻²	816	796	476	429
	kJ m ⁻²	16.5	16.1	9.6	8.7
Egestión (F)	mg m ⁻²	3425	3472	2024	1867
	kJ m ⁻²	59.3	60.1	35.0	32.3
Asimilación ($A = P + R$)	kJ m ⁻²	40.2	41.6	25.9	23.2
Consumo ($C = A + F$)	kJ m ⁻²	99.5	101.7	60.9	55.5
Desperdicio (W)	mg m ⁻²	1040	1103	682	648
	kJ m ⁻²	19.9	21.2	13.1	12.4
Remoción total ($= C + W$)	kJ m ⁻²	119.4	122.9	74.0	68.0

Tabla 7.12. Aportación de cada estadio y de cada sexo en adultos de Sphenarium purpurascens a la producción de exuvias, al gasto en respiración, y a la producción de heces (en kJ por m² por año y %) en dos tipos de sitios, en 1990 y 1991.

Est./ Sexo	Prod. exuvias		Respiración		Aportación Heces	
	kJ/m ²	%	kJ/m ²	%	kJ/m ²	%
Sitios planos - 1990						
1	0.04	2.5	0.46	2.8	0.80	1.3
2	0.09	5.7	0.91	5.5	2.04	3.4
3	0.22	13.9	3.65	22.1	9.85	16.6
4	0.34	21.5	1.50	9.1	4.12	7.0
5	0.89	56.3	2.74	16.6	9.26	15.6
Machos	-	-	3.71	22.5	18.91	31.9
Hembras	-	-	3.52	21.3	14.29	24.1
Total	1.58	100	16.49	100	59.27	100
Sitios abruptos - 1990						
1	0.05	3.0	0.71	4.4	1.25	2.1
2	0.17	10.2	0.84	5.2	1.90	3.2
3	0.23	13.9	1.41	8.8	3.79	6.3
4	0.29	17.5	1.52	9.5	4.16	6.9
5	0.93	56.0	2.11	13.1	7.11	11.8
Machos	-	-	4.14	25.8	20.47	34.1
Hembras	-	-	5.34	33.2	21.41	35.6
Total	1.66	100	16.07	100	60.08	100
Sitios planos - 1991						
1	0.06	4.2	0.42	4.4	0.72	2.1
2	0.14	9.7	0.49	5.1	1.06	3.0
3	0.24	16.7	0.74	7.7	1.99	5.7
4	0.46	31.9	0.94	9.8	2.55	7.3
5	0.55	38.2	2.05	21.3	6.84	19.5
Machos	-	-	2.46	25.6	11.84	33.8
Hembras	-	-	2.54	26.4	10.02	28.6
Total	1.44	100	9.62	100	35.02	100
Sitios abruptos - 1991						
1	0.04	2.2	0.36	4.2	0.62	1.9
2	0.08	4.4	0.33	3.8	0.72	2.2
3	0.24	13.2	0.55	6.3	1.47	4.5
4	0.22	12.1	0.70	8.1	1.87	5.8
5	1.24	68.1	1.40	16.1	4.67	14.5
Machos	-	-	2.59	29.9	12.28	38.0
Hembras	-	-	2.75	31.7	10.68	33.1
Total	1.82	100	8.67	100	32.31	100

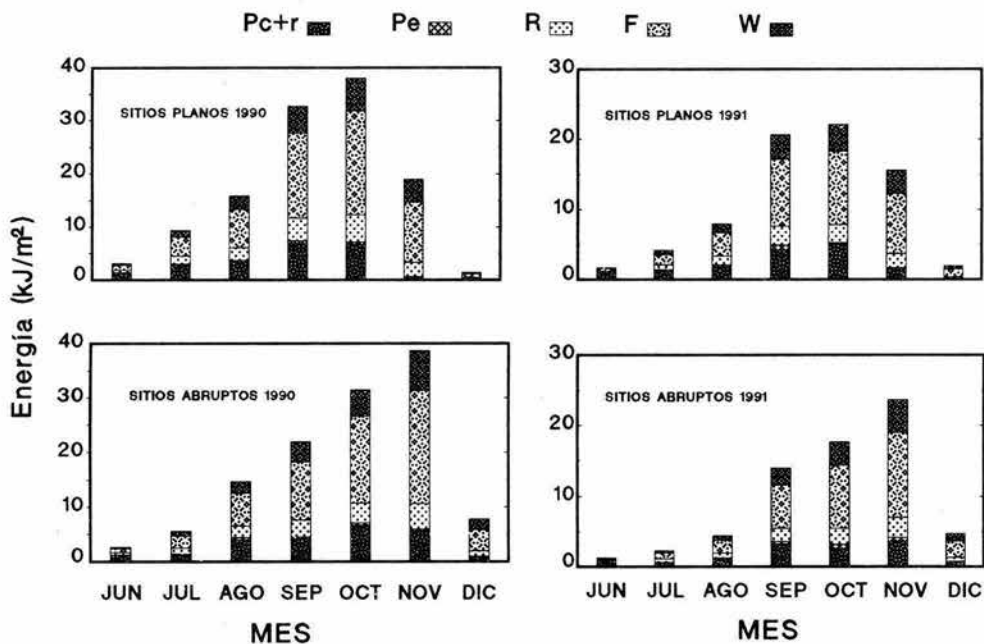


Figura 7.3. Variación estacional en el patrón del flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* en sitios planos y abruptos de la Reserva del pedregal de San Angel durante 1990 y 1991. Ver símbolos en la Tabla 7.11.

y consumo a las plantas se presentan en septiembre y octubre en ambos años de estudio, en tanto que los mayores niveles de daño y consumo de tejidos vegetales en los sitios abruptos ocurrió en octubre y noviembre en los dos años. La mayoría de la biomasa cortada por Sphenarium fue devuelta al sistema en forma de heces fecales.

La productividad secundaria de Sphenarium purpurascens se encuentra entre los valores más altos registrados para acridoideos hasta la fecha (Tabla 7.13). Su productividad secundaria máxima de $26 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ que presentó en los sitios abruptos en 1990, es más alta que la que presentan otros acridoideos en el mundo. Sin embargo, el valor más alto de productividad secundaria registrado es el de Melanoplus sanguinipes en los pastizales de Tennessee en 1968-1969 (van Hook, 1971) la cual alcanzó los $110 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. El consumo que mantuvo Sphenarium también fue alto ($56-102 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) comparado con el que se ha registrado para los demás acridoideos.

La variación espacial de la Reserva no afectó el presupuesto anual de energía de la población de Sphenarium purpurascens (Tabla 7.11). Sin embargo, se encontraron diferencias espaciales en el patrón mensual de flujo de energía (Fig. 7.3). Al final de la estación de crecimiento, cuando en los sitios planos la vegetación herbácea decae (Figs. 6.4 a 6.10), la densidad de chapulines también decrece en estos sitios (Fig. 7.1A). No es posible determinar si la disminución se debió a mortalidad o a emigración hacia los sitios abruptos, los cuales mantienen una mayor densidad de chapulines. Esto puede provocar un patrón de consumo diferencial temporal dentro de un año entre sitios (Fig. 7.3), pues en los sitios planos el mayor consumo y remoción de tejidos se concentra en septiembre y octubre, decreciendo en noviembre, en tanto que, en los sitios abruptos el consumo y remoción de tejidos se concentra en los meses de octubre y noviembre, con un decaimiento drástico en diciembre debido a la mortalidad de adultos. Sin embargo, tal patrón no afecta el resultado final del flujo de energía.

Por otro lado, es sorprendente la variación en el flujo energético entre años. En términos de remoción total, ésta se redujo al 38% en los sitios planos y al 45% en los abruptos en 1991, respecto a los valores obtenidos en 1990. Este fenómeno es ocasionado por las diferencias contrastantes en la densidad de chapulines relacionada con diferencias ambientales existentes entre los dos años (Figs. 6.13 y 7.2), lo cual ha sido discutido en la sección 7.3.1.

7.3.8. Eficiencias ecológicas. La población de Sphenarium purpurascens de la Reserva del Pedregal de San Angel presentó las siguientes eficiencias ecológicas en el periodo de estudio (ver Fig. 1.2 para facilitar la lectura): $P/R= 144-168\%$, $P/A= 59-63\%$, $A/C= 40-42\%$, $P/C= 24-26\%$, y $R/A= 37-41\%$ (Tabla 7.14). Comparando estos datos con los citados en la literatura (Tabla 7.15) se observa que, mientras la eficiencia de asimilación (A/C) se encuentra dentro y cerca del valor máximo del intervalo de valores publicados (20-58%), Sphenarium presenta altas eficiencias de

TABLA 7.13. Comparación de varios estudios de energética de Orthoptera enlistados en orden decreciente de productividad secundaria. C= ingestión o consumo, P= productividad secundaria, R= respiración, F= excreción, A= asimilación, ND= no hay datos disponibles. Valores en $\text{kJ m}^{-2} \text{año}^{-1}$. Tabla modificada de Duke y Crossley (1975) y Mispagel (1978).

Taxa	C	P	R	F	A	Referencia
<u>Melanoplus sanguinipes</u>	ND	110	106	ND	216	van Hook (1971)
Acrididae	924-1120	51-104	ND	ND	ND	Kaushal y Vats (1984)
<u>Orchelimum fidicinium</u>	448	45	78	325	123	Smalley (1960)
Orthoptera	ND	17-42	90-226	ND	107-268	Odum et al. (1962)
<u>Chortippus parallelus</u>	133-192	17-26	21-36	92-138	38-62	Gryllenberg (1969)
<u>Sphenarium purpurascens</u>	56-102	15-26	9-16	32-60	23-42	Este estudio
Acridoidea ^a	151	19	36	96	55	Wiegert (1965)
Orthoptera	113-127	9-11	ND	ND	ND	Kaushal y Joshi (1991)
Orthoptera	18-87	3-11	3-13	12-65	6-24	Riegert y Varley (1973)
Acridoidea	254	10	47	197	57	Gandar (1982)
<u>Conocephalus fasciatus</u>	ND	10	15	ND	25	van Hook (1971)
<u>Melanoplus bivittatus</u>	49-59	7-10	13-14	29-36	20-24	Bailey y Mukerji (1977)
<u>Encoptolophus sordidus</u>	43-60	6-7	7	30-46	13-14	Bailey y Riegert (1973)
<u>Melanoplus femurrubrum</u>	54-55	6-8	12-13	34-39	18-21	Bailey y Mukerji (1977)
<u>Chorthippus parallelus</u>	58	3	17	38	20	Koller et al (1987)
Acridoidea ^b	11-20	2-3	3-5	7-13	4-7	Wiegert (1965)
<u>Gomphocerus rufus</u>	36	2	8	26	10	Koller et al. (1987)
Orthoptera	ND	2.00	3.87	ND	5.86	Menhinick (1967)
<u>Chortippus parallelus</u> ^c	7.25	1.16	1.10	4.99	2.26	Qasrawi (1966)
<u>Trimerotropis saxatilis</u>	6.64	0.39	0.92	5.31	1.33	Duke y Crossley (1975)
<u>Boottettix punctatus</u>	0.21-1.68	0.02-0.11	0.03-0.23	0.16-1.35	0.05-0.33	Mispagel (1978)

^aEn un campo de alfalfa.

^bEn un campo de pastoreo abandonado por 32 años.

^cCalculado a partir de los datos de respiración y productividad reportados en Humphreys (1979) y la eficiencia P/C reportada en Kohler et al. (1987).

Tabla 7.14. Eficiencias ecológicas (%) de la población de *Sphenarium purpurascens* del Pedregal de San Angel en dos tipos de sitios (planos y abruptos) en 1990 y 1991. Abreviaturas como en la Tabla 7.13.

Eficiencia	1990		1991	
	Planos	Abruptos	Planos	Abruptos
P/R	144	159	163	168
P/A	59	61	63	63
A/C	40	41	42	42
P/C	24	25	27	26
R/A	41	39	37	37

TABLA 7.15. Comparación de las eficiencias ecológicas (%) de varios estudios de energética de Orthoptera enlistados en orden decreciente de productividad secundaria. C= ingestión o consumo, P= productividad secundaria, R= respiración, F= excreción, A= asimilación, ND= no hay datos.

Taxa	P/R	P/A	A/C	P/C	R/A	Referencia
<u>Melanoplus sanguinipes</u>	104	51	ND	ND	49	van Hook (1971)
Acrididae	ND	ND	ND	5-11	ND	Kaushal y Vats (1984)
<u>Orchelimum fidicinium</u>	58	37	28	10	63	Smalley (1960)
Orthoptera	19	16-17	ND	ND	ND	Odum et al. (1962)
<u>Chortippus parallelus</u>	70-82	41-44	29-40	13-17	55-56	Gryllenberg (1969)
<u>Sphenarium purpurascens</u>	144-169	59-63	40-42	24-27	37-41	Este estudio
Acridoidea ^a	52	34	37	13	66	Wiegert (1965)
Orthoptera	ND	ND	ND	7-10	ND	Kaushal y Joshi (1991)
Orthoptera	64-96	43-48	30	12-15	52-57	Riegert y Varley (1973)
Acridoidea	22	20	23	4	82	Gandar (1982)
<u>Conocephalus fasciatus</u>	67	40	ND	ND	60	van Hook (1971)
<u>Melanoplus bivittatus</u>	57-67	36-40	40-41	15-16	60-64	Bailey y Mukerji (1977)
<u>Encoptolophus sordidus</u>	92-98	48-50	23-31	11-15	50-52	Bailey y Riegert (1973)
<u>Melanoplus femurrubrum</u>	54-64	35-39	32-38	11-15	61-65	Bailey y Mukerji (1977)
<u>Chorthippus parallelus</u>	20	17	35	6	83	Koller et al (1987)
Acridoidea ^b	57-65	36-39	37	13-14	61-63	Wiegert (1965)
<u>Gomphocerus rufus</u>	25	20	28	6	80	Koller et al. (1987)
Orthoptera	52	34	ND	ND	66	Menhinick (1967)
<u>Chortippus parallelus</u> ^c	105	51	28	16	43	Qasrawi (1966)
<u>Trimerotropis saxatilis</u>	42	30	20	6	70	Duke y Crossley (1975)
<u>Boottettix punctatus</u>	47-81	32-45	20-23	6-10	55-68	Mispagel (1978)

^aEn un campo de alfalfa.

^ben un campo de pastoreo abandonado por 32 años.

^cCalculados a partir de los datos de respiración y productividad reportados en Humphreys (1979) y la eficiencia P/C reportada en Kohler et al. (1987).

producción (P/R %, P/A % y P/C %), debido a su bajo gasto de energía por respiración en relación a su consumo, lo cual promovió que el coeficiente de producción (P/R) fuera mayor a 1 y que la eficiencia neta de producción (P/A) fuera mayor a 0.5, lo cual no ha sido registrado comúnmente, con las excepciones del estudio de Qasrawi (1966 en Humphreys, 1979 y Kohler *et al.*, 1987) y de van Hook (1971) donde se encontró una $P/R > 1$ (105 y 104%, respectivamente) y una $P/A > 0.5$ (51%, en ambos casos) para Chortippus y Melanoplus. Estas eficiencias resultan de cualquier manera muy bajas respecto a las que presenta Sphenarium (144-169%). Del mismo modo, las eficiencias brutas de producción (P/C) para acridoideos presentadas en la literatura varían entre 4 y 16%, pero Sphenarium presentó eficiencias P/C de entre 24 y 26%. Estos datos sugieren que Sphenarium es un herbívoro eficiente por el uso que le da a la energía que consume para transformarlo en tejidos corporales, sin desperdiciarla en respiración. Valores mayores a uno en el coeficiente de producción (P/R) son raros en la literatura, sobre todo en invertebrados (Humphreys, 1979), pues la mayoría de los animales desperdician mucha energía en la respiración, sobre todo los homeotermos (Humphreys, 1979). Sin embargo, algunos insectos sí llegan a presentar altos valores en el coeficiente P/R , como por ejemplo el áfido Eucalipterus tillae (Homoptera) con $P/R = 146\%$, Cardioclaudius (Diptera) con 200%, la libélula Phyrrhosoma nymphula con 124%, y el mirido Leptoterna dolobrata (Hemiptera) con 140%, siendo la máxima registrada para insectos y artrópodos por la revisión de Humphreys (1979) el valor de 215% para la avispa Pimpla instigator (Hymenoptera: Ichneumonidae). El valor máximo registrado para invertebrados en general, es 471% para el gasterópodo Physa integra (referencias en Humphreys, 1979).

Las altas eficiencias observadas por la población de Sphenarium asociadas a su bajo gasto respiratorio, pueden deberse a varias razones:

(i) Las bajas temperaturas relativas en la Reserva del Pedregal, en relación a la que se presenta en otras localidades en las que se han estudiado otros acridoideos, lo cual reduce las tasas respiratorias de los insectos (Tabla 7.4). Aunque en muchos de los estudios no presentan datos climáticos completos, se detectó que en la mayoría de los trabajos sobre chapulines se realizaron en sitios con temperaturas máximas de 21.5 a 31°C (Smalley, 1960; Wiegert, 1965; Bailey y Riegert, 1973; Duke y Crossley, 1975; Bailey y Mukerji, 1977; Mispagel, 1978; Kohler *et al.*, 1987). En el Pedregal las temperaturas variaron entre 12 y 18°C, y las mayores densidades de individuos adultos (que son los que contribuyeron con la mayor pérdida en la tasa respiratoria; Tabla 7.12) se registraron cuando las temperaturas fueron las más bajas. En los sitios donde van Hook (1971) calculó una $P/R = 104\%$ para Melanoplus sanguinipes, la temperatura promedio fue de 14°C. Las tasas respiratorias de Sphenarium (Tablas 7.4 y 7.5) y las de Boottettix punctatus (Mispagel, 1978: 784) son muy parecidas, sin embargo, las temperaturas a las que estuvo sometido Boottettix fueron más altas que las que se presentaron en el Pedregal en los años de estudio

(aprox. 10 a 40°C).

(ii) Las tasas respiratorias de Sphenarium son más bajas que las registradas para otros Acridoideos. A pesar de que mantiene un metabolismo muy parecido a Boottettix punctatus (Mispagel, 1978), Sphenarium presenta tasas respiratorias más bajas que Melanoplus bivittatus (Bailey y Mukerji, 1977), Melanoplus femurrubrum (Bailey y Mukerji, 1977), Encoptolophus sordidus (Bailey y Riegert, 1973), y Orchelimum fidicinium (Smalley, 1960). Esto puede estar relacionado con un metabolismo diferente asociado con la capacidad de volar de algunos acridoideos (Wiegert, 1965). Sphenarium es áptero, lo cual puede determinar que tenga tasas metabólicas más bajas.

(iii) Aunque de menor importancia, las condiciones que impone el cálculo de la productividad secundaria por la ecuación de Wiegert (1965; ver sección 7.2.3), donde una vez que se alcanza la biomasa máxima se detiene el muestreo, pueden afectar el cálculo de pérdida por respiración ya que los adultos que se mantienen vivos y ya no crecen más siguen teniendo actividad respiratoria. El hecho de no seguir colectando a los insectos después del pico de biomasa ocasiona que la pérdida por respiración (y defecación) sea subestimada. En este trabajo se siguió colectando individuos hasta que sus densidades bajaran al mínimo.

(iv) Los resultados pueden verse afectados por la falta de unificación de los métodos. Por ejemplo, Parsons y De la Cruz (1980) calcularon la pérdida de energía por respiración utilizando las tasas respiratorias de subadultos (ninfas del último estadio) sometidas a un baño a 32.5°C, lo cual afecta la estimación de las pérdidas respiratorias porque no se toman en cuenta las temperaturas prevalecientes en el campo.

Por otra parte, se ha sugerido que altas eficiencias de producción (P/A) corresponden a poblaciones altamente densas, con una alta productividad (Bobek, 1969), lo cual es el caso de Sphenarium. Humphreys (1979) critica este argumento, aunque acepta que si bien esta aseveración no se cumple para animales homeotermos, existe cierta tendencia en este sentido en animales poiquilotermos. Bailey y Mukerji (1977) sugieren que poblaciones con un alto aprovechamiento de la energía asimilada (i.e. con alto coeficiente de productividad, P/R), deben ser consumidores de importancia dentro de las cadenas tróficas.

7.3.9. Consumo de la PPNA. Considerando los niveles de PPNA encontrados en la Reserva del Pedregal (Fig. 6.12), Sphenarium consumió el 0.8 y 0.5% de la PPNA en los sitios planos, y el 1.0 y 0.5% en los sitios abruptos, en 1990 y 1991, respectivamente. Asimismo consumió y desperdició (= daño total a los productores primarios) el 1.0 y 0.6% de la PPNA en los sitios planos, y el 1.2 y 0.6% en los abruptos, en 1990 y 1991, respectivamente. Comparando este consumo con el registrado para otros acridoideos en el mundo, el de Sphenarium es bajo, ya que aquél varía entre 0.3%, en los tetigónidos Conocephalinae de un pantano de Juncus roemerianus

(Parsons y De la Cruz, 1980), y 20.1%, registrado para Orchelimum fidicinium de un pantano de Georgia (Smalley, 1960; Tabla 7.16). Sin embargo, como se observa en la Tabla 7.16, los registros de consumos mayores al 5% representan el 25% de los datos publicados, y corresponden en su mayoría a pastizales, a un alfalfar y a un pantano.

Al parecer, el efecto de los acridoideos en los ecosistemas es variable en diferentes regiones, y en general éste es bajo comparado con los niveles de consumo que tienen los mamíferos (Detling, 1988). Sin embargo, el nivel bajo de remoción de tejidos vegetales por Sphenarium sí puede afectar el funcionamiento del ecosistema del Pedregal de San Angel, ya que aunque en pequeñas dosis, este material removido retorna al suelo en forma de heces, exuvias y cadáveres. Así, este insecto aporta en cada m² cada año entre 1.9 y 3.4 g de heces, 0.6-1.1 g de tejidos vegetales no consumidos, y 15-26 g de masa animal seca, lo cual acarrea una aceleración en el ciclaje de nutrientes. Además, hay que considerar el hecho de que sus actividades de forrajeo no se distribuyen homogéneamente, lo cual puede provocar una distribución en mosaico de los materiales que produce y retorna al suelo. Por otra parte, los efectos de las actividades alimenticias de Sphenarium sobre la estructura de la comunidad probablemente son mínimos ya que sus actividades de forrajeo ocurren difusamente sobre más de 25 especies de plantas (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana y Oyama, 1994; Tovar y Mendoza, mans.), aunque, al parecer, mantiene ciertas preferencias de alimentación que van variando a lo largo de la temporada de crecimiento (Tovar y Mendoza, mans.).

A pesar del valor informativo de los datos aquí presentados, se requieren estudios experimentales para conocer, en detalle, el efecto de las actividades de forrajeo de Sphenarium purpurascens sobre el ciclo de nutrientes y la estructura de la comunidad.

Tabla 7.16. Consumo (%) de la PPNA por poblaciones de acridoideos, basado en valores de biomasa (peso seco) o de energía. Modificada de Kohler et al. (1987).

Taxa	Area	C/PPNA	Autor
Conocephalinae	EUA, Mississippi, pantano	0.3	Parsons y De la Cruz (1980)
Acrididos	Canadá, pastizal	0.2-0.4	Rodell (1977)
<u>Myrmeleotettix maculatus</u>	Francia	0.4-0.6	Gueguen (1980) ^a
<u>Aulacobothrus strictus</u>	India, pastizal	0.8	Kaushal y Vats (1984a)
<u>Sphenarium purpurascens</u>	México, matorral xerófilo	0.5-1.0	Este estudio
Acridoideos	Japón, pastizal	1.1	Matsumoto (1971)
<u>Gomphocerus rufus</u>	Alemania, pradera	0.8-1.3	Kohler et al. (1987)
<u>Boottettix punctatus</u>	EUA, Mojave, matorral	0.8-1.9	Mispagel (1978)
<u>Chortippus parallelus</u>	Alemania, pradera	0.5-3.2	Kohler et al. (1987)
Acridoideos	Nueva Zelanda, pradera alpina	1.0-2.0	White (1978)
Acridoideos	Nueva Zelanda, pastizal alpino	2.4	White (1974) ^a
<u>Chortippus parallelus</u>	Finlandia, pradera	1.4-2.6	Grylzenberg (1969)
<u>Chortippus parallelus</u>	Alemania, pradera	0.5-3.2	Kohler et al. (1987)
<u>Poecilocerus alliaceus</u>	India	3.4	Delvi y Pandian (1979)
Acridoideos	India, pastizal	2.1-4.7	Kaushal y Vats (1984b)
Acrididos	EUA, Michigan	5.0	Wiegert (1965)
<u>Pariapleurus alliaceus</u>	Japón	<5.0	Matsumoto (1971)
Acrididos	EUA, Michigan	5.0	Wiegert (1965)
Orthoptera	EUA, Carolina del Sur	2.0-7.0	Odum et al. (1962)
Acridoideos	EUA, Tennessee, pastizal	9.0	Van Hook (1971)
Orthoptera	URSS, pradera	2.0-10.0	Stolyarov (1977) ^a
<u>Encoptolophus sordidus</u>	Canadá, pastizal	2.0-14.0	Bailey y Riegert (1973)
Acrididos	EUA, Michigan, alfalfar	16.1	Wiegert (1965)
<u>Orchelimum fidicinium</u>	EUA, Georgia, pantano	20.1	Smalley (1960)

^aCitado en Kohler et al. (1987).

VIII. DISCUSION GENERAL

8.1. TOPOGRAFIA, SUCESIÓN Y FUNCIONAMIENTO DEL PEDREGAL

La Reserva del Pedregal es espacialmente heterogénea. La causa de esta variabilidad es la topografía del sustrato. Esta variación topográfica parece la clave para explicar la variabilidad espacial en la estructura de la vegetación (Fig. 8.1) y en el funcionamiento del ecosistema (Fig. 8.2). Al parecer, la tasa diferencial de formación y acumulación de suelo en diferentes zonas (Rzedowski, 1954) promovió lo que podría ser una sucesión diferencial dependiente de la topografía. Este fenómeno es sugerido por el hecho de que en los sitios abruptos se presentan dos características que indican un mayor avance en la etapa sucesional, que son (i) la acumulación de suelo, y (ii) la presencia de plantas de estados sucesionales avanzados. En tanto, en los sitios planos se presentan (i) un suelo ausente o poco profundo, y (ii) dominancia de plantas herbáceas, de etapas sucesionales tempranas (Fig. 8.1). Aunque hacen falta más estudios al respecto, se puede sugerir que los sitios más planos se comportan como zonas de sucesión lenta, en tanto que los sitios abruptos se comportan como zonas de sucesión rápida. La acumulación diferencial de suelo en distintas zonas ha favorecido el establecimiento de especies arbóreas en las zonas con una topografía más accidentada. El grado de desarrollo de las condiciones del suelo es una característica que define el estado sucesional de un sitio (Crocker y Major, 1955; Drury y Nisbet, 1973; Ranwell, 1974, en Begon *et al.*, 1986; Krebs, 1978). Desgraciadamente, no hay un estudio sobre la dinámica del suelo del Pedregal, lo cual limita este análisis. Sin embargo, en este ecosistema se presenta una distribución diferencial de los árboles que puede ser adjudicada al desarrollo del suelo que ocurre a diferentes tasas en los sitios abruptos y planos. En otra escala espacial, en un gradiente topográfico en Wyoming, se encontró que los terrenos elevados sometidos frecuentemente al fuego presentan una sucesión lenta, en tanto que en los terrenos más escondidos, como cañones y cañadas, la sucesión secundaria después del fuego es más rápida y directa (Romme y Knight, 1981). En Glacier Bay, Alaska la topografía del terreno afecta también la ruta sucesional que sigue la comunidad vegetal (Crocker y Major, 1955).

La distribución diferencial de árboles provoca que el paisaje del Pedregal sea heterogéneo, presentándose, en los sitios planos, un ambiente más abierto, y en los sitios abruptos un ambiente cerrado (Fig. 8.1). Esta variación en el paisaje provoca diferencias en las condiciones microambientales en ambos tipos de sitio, lo cual puede favorecer una distribución diferencial de las especies vegetales y animales en el Pedregal. *Buddleia cordata*, por ejemplo, presenta altas tasas de germinación en un ambiente sombreado (González y Camacho, 1994). La distribución heterogénea de árboles, como se mostró en el presente estudio, afecta otros aspectos de la ecología del Pedregal, ya que en los sitios planos hay una mayor dominancia en los tres estratos de plantas perennes y una diversidad de plantas menor (Tabla 5.9). En un estudio de la sucesión secundaria en bosques de la India, se encontró que la

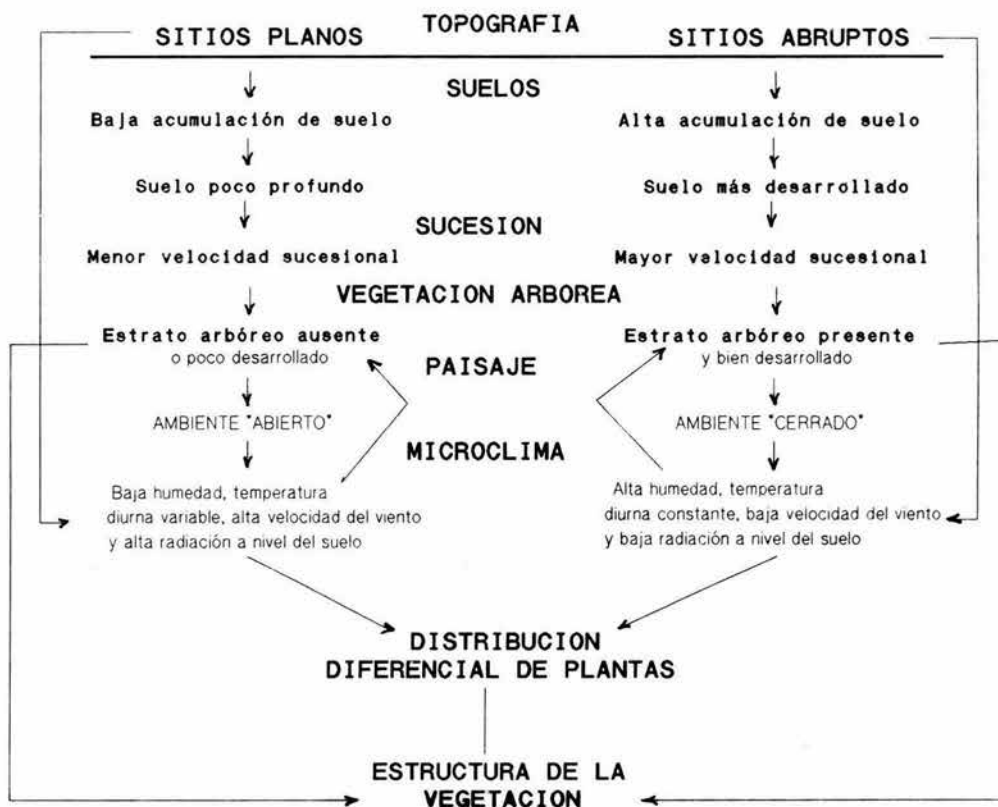


Figura 8.1. Modelo esquemático de los efectos de las diferencias topográficas del Pedregal de San Angel sobre las características del suelo, la velocidad sucesional, el desarrollo de la vegetación arbórea, el paisaje, el microclima, la distribución espacial de las plantas y la estructura de la vegetación. Además se muestra cómo estas características influyen unas sobre otras. La influencia de estos factores trasciende al funcionamiento del ecosistema, según se señala la Fig. 8.2.

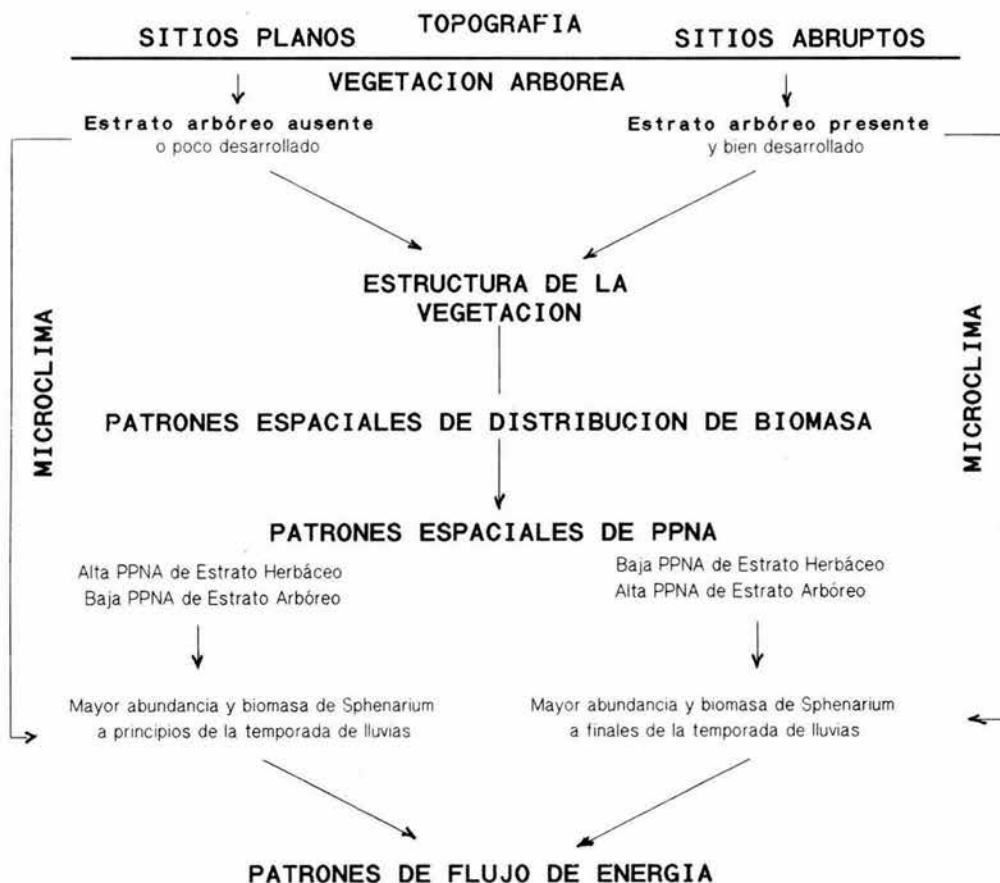


Figura 8.2. Continuación del modelo esquemático iniciado en la Fig. 8.1 de los efectos de las diferencias topográficas sobre los patrones espaciales de distribución de biomasa y de PPNA (entre estratos de la vegetación), así como sobre los patrones de flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens*, mediados por el desarrollo diferencial del estrato arbóreo, y los subsecuentes cambios en el microclima y en la estructura de la vegetación.

sucesión va acompañada de un incremento en la diversidad, una dominancia reducida y una mayor productividad (Toky y Ramakrishnan, 1983). La mayor biomasa y cobertura de árboles de los sitios abruptos está asociada con una menor altura de los arbustos, una menor productividad de las plantas herbáceas y una menor biomasa y productividad de las plantas perennes < 30 cm (Fig. 8.2). La topografía accidentada, en primera instancia, y la mayor densidad de árboles asociada, después, afectan la estructura de la vegetación de los estratos más bajos. En los bosques australianos, por ejemplo, la presencia de una mayor área basal de árboles disminuye la productividad de las plantas del sotobosque (Walker *et al.*, 1986; Scanlan y Burrows, 1990; Scanlan, 1991).

Algunas poblaciones de plantas son afectadas por esta variación espacial en el Pedregal. Las plantas de Echeveria menores de 30 cm de altura presentan mayor PPNA y biomasa de tallos en los sitios planos, en tanto que el arbusto Eupatorium presenta una mayor biomasa de tallos y PPNA en los sitios abruptos. La biomasa de tallos de Opuntia y de las plantas de Echeveria > 30 cm, así como la PPNA de Brickellia, fueron también mayores en los sitios abruptos. En contraste, la PPNA de Verbesina fue más alta en los sitios planos.

Las diferencias entre los sitios en el flujo de energía a través de Sphenarium son notables. Las diferencias en el flujo están asociadas con el hecho de que a finales de la temporada de crecimiento de la vegetación herbácea, la densidad y la biomasa de Sphenarium son mayores en los sitios abruptos. Esto fue debido, probablemente, a la disminución en la calidad y cantidad de alimento verde, y a las condiciones físicas (alta radiación solar, elevada variación de temperaturas diurnas, baja humedad del aire y efectos negativos del viento) prevalecientes en los sitios planos a finales del otoño. Todo esto determina que el pico de actividad forrajeadora de Sphenarium en los sitios planos se concentra en septiembre y octubre, mientras que en los sitios abruptos esto sucede en noviembre, afectando el patrón de flujo de energía (cf. Fig. 7.3; Fig. 8.2). Rios-Casanova (1993) detectó en el Pedregal diferencias en la densidad de ácaros, insectos y arañas entre sitios, las cuales, en general, fueron más altas en los sitios planos ("abiertos"). Asimismo, encontró que en los sitios planos la diversidad de artrópodos epífitos varía significativamente de una estación del año a otra, fenómeno que no ocurre en los sitios abruptos ("cerrados"). Esto apoya la idea de que existe una mayor estabilidad microclimática en los sitios abruptos respecto a los planos.

Estas observaciones son corroboradas por los resultados de un estudio realizado por Larson y colaboradores (Larson, 1992; Larson *et al.*, 1994), quienes al hacer un análisis de la demografía de Echeveria en dos sitios contrastantes encontraron que en el sitio con la topografía menos accidentada hay una mayor dominancia del estrato herbáceo, en contraste con el sitio más accidentado, que presentaba arbustos y árboles "bien desarrollados". Esta estructura de la vegetación afectó la distribución espacial de Echeveria, la

cual se establece preferentemente en sitios menos sombreados. Ellos encontraron una correlación positiva entre la profundidad de suelo y la altura de la vegetación, y elaboraron una hipótesis que establece que esta relación está vinculada con el hecho de que conforme avanza la edad sucesional se genera más suelo y la vegetación aumenta de tamaño.

En conclusión, la variación espacial del Pedregal de San Angel determina un gran contraste en las características funcionales y estructurales de la comunidad.

8.2. RITMOS TEMPORALES EN EL FUNCIONAMIENTO DEL PEDREGAL

El funcionamiento del ecosistema del Pedregal de San Angel es característicamente estacional. La aparición de muchas especies de herbáceas anuales y efímeras ocurre sólo en la temporada de lluvias. El follaje de la gran mayoría de plantas se desarrolla principalmente en la temporada de lluvias. Rios-Casanova (1993) registró una variación estacional marcada de insectos, ácaros y arácnidos. Sphenarium purpurascens inicia sus actividades forrajeadoras en la temporada de lluvias y permanece latente, en estado de huevo, durante la temporada seca. Varios insectos, en particular los lepidópteros, inician su ciclo de vida a principios de la temporada de lluvias (Cano-Santana, 1987). El inicio de la temporada de lluvias y el subsecuente desarrollo de la vegetación favorece la aparición de herbívoros, sobre todo insectos, lo cual a su vez promueve la aparición de depredadores, principalmente arañas (Rios-Casanova, 1993). Los períodos de floración y fructificación de las plantas están estrechamente ligado a ritmos estacionales (Meave et al., 1994). Estos ritmos estacionales son característicos de numerosas comunidades arbustivas alrededor del mundo (Edmonds y Specht, 1981; Kruger, 1981; Specht et al., 1981; Woolhouse y Kwolek, 1981).

La biomasa en pie del Pedregal durante la temporada de secas calculada en términos de tallos, fue de 673.6 g/m² en promedio. Esta biomasa, la cual representa una subestimación de la biomasa total, se incrementa considerablemente en la temporada de lluvias, y, sumando la aportación de biomasa de las plantas herbáceas (Fig. 6.4), ésta llegó a ser de más de 750 g/m² en los sitios planos y de más de 1034 g/m² en los sitios abruptos en octubre de 1990 (promedio ponderado: 865 g/m²). El flujo de energía que ocurre a través de Sphenarium, por su parte, se incrementa conforme avanza la temporada de crecimiento y cesa en diciembre (Fig. 7.3).

Este estudio se llevó a cabo en dos años muy semejantes entre sí por su temperatura y patrón de precipitación mensual (Fig. 6.13), pero con diferente patrón de distribución de las lluvias. A pesar de la semejanza, se encontró una disminución pronunciada en los parámetros del flujo de energía de Sphenarium, la cual no está asociado con diferencias en la fenología, que es más o menos predecible (Meave et al., 1994), sino más bien con diferencias en los niveles de precipitación a principios de la temporada de

crecimiento de los chapulines, que pudo haber provocado una significativa mortalidad de ninfas.

8.3. ESPECIES IMPORTANTES EN EL FUNCIONAMIENTO DEL PEDREGAL.

Algunos trabajos previos a éste han sugerido la importancia funcional que tienen para el Pedregal especies de plantas tales como Dahlia coccinea y Buddleia cordata (Soberón et al., 1991), y de animales como Sphenarium purpurascens (Cano-Santana, 1987; Soberón et al., 1991; Rios-Casanova, 1993), el ácaro Mochloribatula sp. (Rios-Casanova, 1993), y el ratón Peromyscus gratus (Chávez, 1993). Considerando la aportación de cada especie a la PPNA (Tabla 6.14), las especies más importantes son:

(i) Verbesina virgata, el arbusto más abundante del Pedregal que, por ser perenne, es una especie muy importante como alimento para insectos folívoros, nectarívoros y polívoros. Es la segunda especie más importante por su biomasa de tallos (108 g/m²). Es ampliamente utilizada por Sphenarium purpurascens como alimento (Tovar y Mendoza, mans.).

(ii) Muhlenbergia robusta, la planta herbácea más abundante del Pedregal. Aunque no es ampliamente utilizada como alimento por los insectos por la dureza de sus hojas, debida al alto contenido de sílice en ellas, sus yemas foliares a principios de la estación son comidas por mamíferos (obs. pers.), posiblemente conejos. Sphenarium puede alimentarse del polen de sus inflorescencias (Tovar y Mendoza, mans.). Dentro de su follaje se albergan en el día algunas mariposas nocturnas (obs. pers.). Esta especie presentó una biomasa máxima de 116 g/m² en octubre de 1990 y de 146 g/m² en septiembre de 1991 en los sitios planos.

(iii) Buddleia cordata es la especie arbórea más abundante, y además de su aportación a la PPNA, es la especie que presenta mayor biomasa de tallos en la temporada seca (250 g/m²; Tabla 5.5). Probablemente sea la especie que sostiene al número más elevado de especies de herbívoros. Por ser perenne algunas especies de insectos la aprovechan como alimento en la temporada de secas (L. Vázquez, com. pers.). Nodonota curtula (Coleoptera), un herbívoro especializado en el follaje de B. cordata, resultó ser una de las especies con mayor valor de importancia dentro de la comunidad de artrópodos epífitos (Rios-Casanova, 1993). Es una especie utilizada ampliamente como alimento por Sphenarium purpurascens, sobre todo después del tercer estadio.

(iv) Dahlia coccinea es la planta herbácea no gramínea más importante. Sus inflorescencias son visitadas por 25 especies de insectos (Soberón et al., 1991). Sus hojas son un alimento preferido por Sphenarium desde el primer estadio, cuando los brotes de Dahlia inician su crecimiento.

Las siguientes especies vegetales importantes por su aportación a la PPNA son Echeveria gibbiflora, Manfreda brachystachya, Senecio praecox, Cissus sicyioides, Buddleia

parviflora, Eupatorium petiolare, Eysendhardtia polystachya y Dodonaea viscosa (Tabla 6.14). Todas ellas son consumidas en diversos grados por Sphenarium, aunque Echeveria, Manfreda y Cissus son plantas que únicamente consume en estado adulto con una baja frecuencia (Tovar y Mendoza, mans.).

8.4. Sphenarium purpurascens Y EL PEDREGAL.

El matorral xerófilo de la Reserva del Pedregal, en comparación con otras comunidades xerófitas, presenta una alta PPNA favorecida por el clima del Valle de México y a pesar del bajo grosor y contenido nutricional registrado en sus suelos (Rzedowski, 1954). Esta alta PPNA determina que, a pesar de que Sphenarium presenta un alto nivel de productividad secundaria en comparación con otros acridoideos, el porcentaje de la PPNA que remueve es comparativamente bajo. El flujo de energía promedio que ocurre a través de Sphenarium en el Pedregal se presenta en la Figura 8.3 (promedio ponderado de los dos años de estudio, considerando una distribución de sitios planos/sitios abruptos de 59.7%/40.3%). De los 11885 kJ m⁻² año⁻¹ que se produce en tejidos aéreos por las plantas, Sphenarium remueve el 0.8%, consume el 0.7%, asimila el 0.3% y almacena en tejidos corporales el 0.2%. Desperdicia por respiración el 0.1% de la PPNA, lo cual indica que la población de Sphenarium del Pedregal utiliza de manera eficiente la energía que consume de las plantas.

Sphenarium desperdicia 16.6 kJ m⁻² año⁻¹ de energía consumida (Fig. 8.3). Esta energía contenida en la masa de hojas, junto con la energía devuelta al suelo contenida en forma de heces y exuvias, acarrea una aceleración en el ciclaje de nutrientes en el Pedregal, ya que los retorna estos materiales de manera más desmenuzada dejando a los nutrientes en posibilidades de ser liberados más rápidamente. Asimismo, dichos nutrientes llegan al suelo más rápido por mediación del herbívoro, que si éstos esperaran hasta la abscisión natural de las hojas. Sin embargo, se requieren trabajos experimentales para determinar el grado en que es afectado este ciclaje por efecto del forrajeo de Sphenarium.

Sphenarium purpurascens ocupa un lugar intermedio en la cadena trófica que le permite cumplir un doble papel, como forrajeador y como presa. Es probable que el funcionamiento del ecosistema del Pedregal y la estructura de la cadena trófica serían muy diferentes en ausencia de este herbívoro, que puede ser considerado como el más importante de la Reserva del Pedregal dada su biomasa, densidad, distribución y el flujo de energía que ocurre a través de él (Cano-Santana, 1987; Soberón *et al.*, 1991; Rios-Casanova, 1993; Cano-Santana y Oyama, 1994a; Tovar y Mendoza, mans.). Rodell (1977), al hacer un modelo para predecir el efecto de los acridoideos sobre el funcionamiento de los pastizales, obtiene una reducción en la PPN, un incremento en la tasa de descomposición de hojarasca y una mayor transferencia de carbono al suelo, conforme la densidad de acridoideos es mayor.

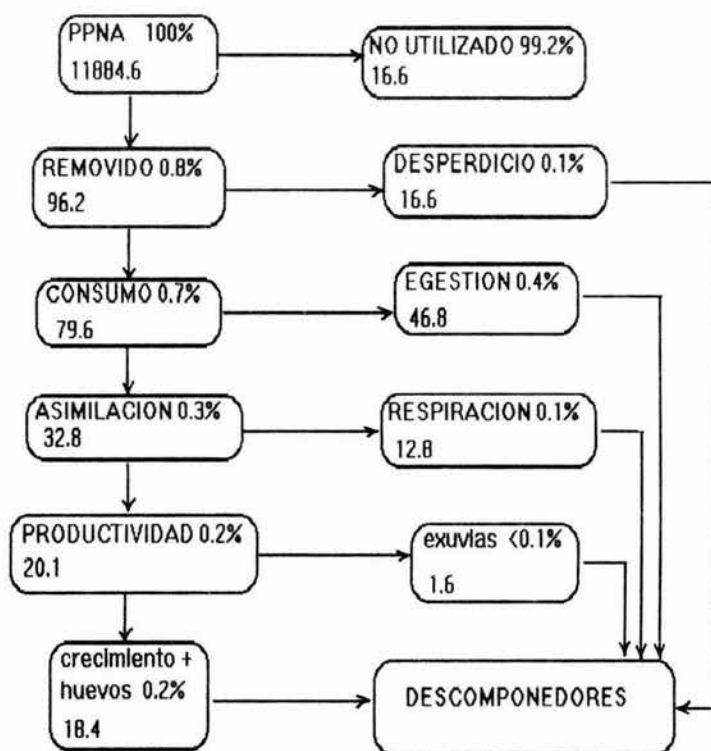


Figura 8.3. Flujo de energía ($\text{kJ m}^{-2}\text{año}^{-1}$) a través de *Sphenarium purpurascens* en la Reserva del Pedregal de San Angel. Se indica el promedio ponderado de dos años (1990 y 1991), considerando una distribución de sitios planos y abruptos de 59.7% y 40.3%, respectivamente.

Con este estudio se dió a conocer como es repartida la energía en diferentes componentes de la vegetación de un ecosistema xerófito, y cual es el impacto de una población de herbívoros sobre la comunidad de plantas. El enfoque energético de los fenómenos que ocurren en un ecosistema, permite conocer la importancia que tiene cada especie en la intrincada red de su funcionamiento. Esta herramienta puede ser de gran utilidad para manejar los recursos que ofrecen los sistemas naturales. Wiegert (1988) sostiene que el futuro de la ecología energética radica en que con el uso de una nueva tecnología, la aplicación de modelos y las investigaciones con un enfoque experimental se puede iniciar un productivo avance de esta disciplina.



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

LITERATURA CITADA.

- Aerts, R. y F. Berendse. 1989. Above-ground nutrient turnover and net primary production of an evergreen and deciduous species in a heathland ecosystem. *J. Ecol.* **77**: 343-356.
- Akiyama, T., S. Takahashi, M. Shiyomi y T. Okubo. 1984. Energy flow at the producer level. The energy dynamics of grazed grassland 1. *Oikos* **42**: 129-137.
- Al-Mufti, M.M., C.L. Sydes, S.B. Furness, J.P. Grime y S.R. Brand. 1977. A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *J. Ecol.* **65**: 759-791.
- Alvarez, J. 1991. Productividad primaria neta de una selva tropical húmeda. *Bol. Soc. Bot. México* **51**: 3-12.
- Alvarez, F.J., J. Carabias, J. Meave, P. Moreno-Casasola, D. Nava, F. Rodríguez, C. Tovar y A. Valiente. 1982. **Proyecto para la creación de una Reserva en el Pedregal de San Angel.** Lab. de Ecología, Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México. 49 págs.
- Andrzejewska, L., A. Bremeyer, A. Kajak y Z. Wojcik. 1967. Experimental studies on trophic relationship of terrestrial invertebrates. Pp. 477-495. In: Petrusewicz, K. (ed.). **Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems.** Varsovia, Polonia.
- Aznar, L.A. 1993. Contenido calórico de diferentes componentes estructurales de la vegetación de una selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Bailey, C.G. y P.W. Riegert. 1973. Energy dynamics of Encoptolophus sordidus costalis (Scudder) (Orthoptera: Acrididae) in a grassland ecosystem. *Can. J. Zool.* **51**: 91-100.
- Bailey, C.G. y M.K. Mukerji. 1977. Energy dynamics of Melanoplus bivittatus and M. femurrubrum (Orthoptera: Acrididae) in a grassland ecosystem. *Can. Ent.* **109**: 605-614.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1986. **Ecology: individuals, populations and communities.** Blackwell Sci. Pub., Oxford. 876 pp.
- Bobek, B. 1969. Survival, turnover and production of small rodents in a beech forest. *Acta Theriologica* **14**: 137-144.
- Bradbury, I.K. y G. Hofstra. 1976. Vegetation death and its importance in primary production measurements. *Ecology* **57**: 209-211.
- Bray, J.R. 1963. Root production and the estimation of net

- productivity. *Can. J. Bot.* **41**: 65-72.
- Bray, J.R., D.B. Lawrence y L.C. Pearson. 1959. Primary production in some terrestrial communities. *Oikos* **10**: 38-49.
- Brix, H. y F. Ebell. 1969. Effects of nitrogen fertilization on growth, leaf area, and photosynthesis rate in Douglas-fir. *Forest Sci.* **15**: 189-196.
- Brody, S. 1945. **Bioenergetics and growth**. Reinhold Publ. Corp., New York. 1032 pp.
- Brown, V.K. 1985. Insect herbivores and plant succession. *Oikos* **44**: 17-22.
- Brown, V.K. y A.C. Gange. 1989. Differential effects of above- and below-ground insect herbivory during early plant succession. *Oikos* **54**: 67-76.
- Budowski, G. 1963. Forest succession in tropical lowlands. *Turrialba* **13**: 16-42.
- Burns, T.P. 1989. Lindeman's contradiction and the trophic structure of ecosystems. *Ecology* **70**: 1355-1362.
- Burton, R.L. 1986. Effect of greenbug (Homoptera: Aphididae) damage on root and shoot biomass of wheat seedlings. *J. Econ. Entomol.* **79**: 633-636.
- Cabrales-Vargas, R.A. 1991. Demografía e historia natural de Datura stramonium L. en el Pedregal de San Angel con algunas implicaciones evolutivas. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Cain, M.L., W.P. Carson y R.B. Root. 1991. Long-term suppression of insect herbivores increases the production and growth of Solidago altissima rhizomes. *Oecologia* **88**: 251-257.
- Cano-Santana, Z. 1987. Ecología de la relación entre Wigandia urens (Hydrophyllaceae) y sus herbívoros en el Pedregal de San Angel, D.F. (México). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Cano-Santana, Z. 1994. La Reserva del Pedregal como ecosistema: estructura trófica. Pp. 149-158. In: Rojo, A. (comp.). **Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo**. U.N.A.M., México.
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1992. Variation in leaf trichomes and nutrients of Wigandia urens (Hydrophyllaceae) and its implications for herbivory. *Oecologia* **92**: 405-409.
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1994. Ambito de hospederos de tres especies de insectos herbívoros de Wigandia urens

(Hydrophyllaceae). **Southwest. Entomol. 19:** 167-172.

- Carbajal, T. 1975. Estudio ecológico de los insectos que viven en Wigandia caracasana H.B.K. de una zona del Pedregal de San Angel, D.F. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México. 103 pp.
- Carefoot, T. H. 1977. Energy partitioning in the desert locust Schistocerca gregaria (Forsk.). **Acrida 6:** 85-107.
- Catchpole, W.R. y C.J. Wheeler. 1992. Estimating plant biomass: a review of techniques. **Aust. J. Ecol. 17:** 121-131.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 1986. **Los mamíferos de Chanela, Jalisco.** Instituto de Biología, U.N.A.M., México.
- Chávez, T.J.C. 1993. Dinámica poblacional y uso del hábitat por roedores en un matorral de palo loco (Senecio praecox). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Chew, R.M. 1974. Consumers as regulators of ecosystems: an alternative to energetics. **Ohio J. Sci. 74:** 359-370.
- Cody, M.L. 1975. Towards a theory of continental species diversities. Pp. 214-257. In: Cody, M.L. y J.M. Diamond (eds.). **Ecology and Evolution of Communities.** Belknap, Cambridge, Massachusetts.
- Cody, M.L. y J.M. Diamond (eds.). 1975. **Ecology and Evolution of Communities.** Belknap, Cambridge, Massachusetts. 545 pp.
- Coppock, D.L., J.K. Detling, J.E. Ellis y M.I. Dyer. 1983. Plant-herbivore interactions in a North American mixed-grass prairie I. Effects of black-tailed prairie dogs on intraseasonal aboveground plant biomass and nutrient dynamics and plant species diversity. **Oecologia 56:** 1-9.
- Cox, G.W. y J.M. Waithaka. 1989. Estimating aboveground net production and grazing harvest by wildlife on tropical grassland range. **Oikos 54:** 60-66.
- Crawley, M.L. 1983. **Herbivory. The Dynamics of Animal-Plant Interactions.** Studies in Ecology No. 10. Blackwell Sci. Pub., Oxford.
- Crocker, R.L. y J. Major. 1955. Soil development in relation to vegetation and surface age at Gaiçier Bay, Alaska. **J. Ecol. 43:** 427-448.
- Cueva-Del Castillo, R. 1994. Protandria y conducta de apareo de Sphenarium purpurascens. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México. 56 pp.
- Cuevas, E., S. Brown y A.E. Lugo. 1991. Above- and belowground

- organic matter storage and production in a tropical pine plantation and a paired broadleaf secondary forest. **Plant and Soil** 35: 257-268.
- Cummins, K.W. y J.C. Wuycheck. 1971. Caloric equivalents for investigations in Ecological Energetics. **Mitt. Internat. Verein. Limnol.** (18): 158 pp.
- Dahlman, R.C. y C.L. Kucera. 1965. Root productivity and turnover in native prairie. **Ecology** 46: 84-89.
- DeBano, L.F. y C.E. Conrad. 1978. The effect of fire on nutrients in a chaparral ecosystem. **Ecology** 59: 489-497.
- Delvi, M.R. y T. J. Pandian. 1971. Ecophysiological studies on the utilization of food in the paddy field grasshopper Oxya velox. **Oecologia** 8: 267-275.
- Detling, J.K. 1988. Grasslands and Savannas: regulation of energy flow and nutrient cycling by herbivores. Pp. 131-148. In: Pomeroy, L.R. y J.J. Alberts (eds.). **Concepts of Ecosystem Ecology: A Comparative View**. Springer-Verlag, Berlín.
- Diamantoglou, S., R. Rhizopoulou, A. Herbig y U. Kull. 1989. Seasonal trends in energy content and storage substances in the mediterranean shrub Ephedra. **Acta Oecol./Oecol. Plant.** 10: 263-274.
- Dirzo, R. 1985. The role of the grazing animal. Pp. 343-355. In: White, J. (ed.). **Studies on Plant Demography: a Festschrift for John L. Harper**. Academic Press, Londres.
- Drury, W.H. y I.C.T. Nisbet. 1973. Succession. **J. Arnold Arboretum** 54: 331-368.
- Duke, K. M. y D. A. Crossley, Jr. 1975. Population energetics and ecology of the rock grasshopper Trimerotropis saxatilis. **Ecology** 56: 1106-1107.
- Edmonds, S.J. y M.M. Specht. 1981. Dark Island Heathland, South Australia: faunal rhythms. Pp. 15-27. In: Specht, R.L. (ed.). **Heathlands and related Shrublands**. Ecosystems of the world Vol. 9B. Elsevier Sci. Pub., Amsterdam.
- Eguiarte, L. 1983. Biología floral de Manfreda brachystachya (Cav.) Rose en el Pedregal de San Angel México, D.F. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Enciso de la Vega, S. 1979. Las lavas del Pedregal de San Angel. **Ciencia y Desarrollo** 25: 89-93.
- Falk, J.H. 1980. The primary productivity of lawns in a temperate environment. **J. Appl. Ecol.** 17: 689-696.

- Fitter, A.H. 1982. Influence of soil heterogeneity on the coexistence of grassland species. *J. Ecol.* **76**: 139-148.
- Gandar, M.V. 1982. The dynamics and trophic ecology of grasshoppers (Acridoidea) in a south african savanna. *Trophic Ecology of grasshoppers in south african Savanna. Oecologia* **54**: 370-378.
- García, E. 1964. **Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)**. García, México.
- Giller, P.S. 1984. **Community Structure and the Niche**. Chapman and Hall, Londres. 176 pp.
- Gillon, Y. 1983. The invertebrates of the grass layer. Pp. 289-311. In: Bourliere, F. (ed.), **Tropical Savannas**. Elsevier Sci. Pub. Co., Amsterdam.
- Golley, F.B. 1961. Energy values of ecological materials. *Ecology* **42**: 581-584.
- Golley, F.B. 1968. Secondary productivity in terrestrial communities. *Amer. Zoologist* **8**: 53-59.
- Golley, F.B. 1979. Production primaire brute et nette, parametres de croissance. Pp. 252-268. In: UNESCO. **Recherches sur les ressources naturelles: Ecosystemes Forestiers Tropicaux**. UNESCO-PNE-FAO, Paris, Francia.
- González, K.V. y M.F. Camacho. 1994. Avances en la propagación de cuatro especies presentes en el Pedregal de San Angel D.F. Pp. 403-410. In: Rojo, A. (comp.). **Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo**. U.N.A.M., México.
- Gosz, J.R., R.T. Holmes, G.E. Likens y F.H. Bormann. 1978. The flow of energy in a forest ecosystem. *Sci. Am.* **238**(3): 92-102.
- Grant, A., M. Hassal y S.J. Willot. 1993. An alternative theory of grasshopper life cycles. *Oikos* **66**: 263-268.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* **52**: 107-145.
- Grylzenberg, G. 1969. The energy flow through Chorthippus parallelus (Zett.) (Orthoptera) population on a meadow in a Tvarminne, Finland. *Acta Zool. Fenn.* **123**: 1-74.
- Gueguen, A. y G. Delaunay. 1980. Ecologie et bioénergétique d'une population de Myrmeleotettix maculatus Thunb (Orthopt. Acrididae) dans une formation pionnière de lande armoricaine. I. Utilisation de l'énergie au cours du développement. *Bull.*

- Ecol. 11:** 483-496.
- Hadley, N.F. y S.R. Szarek. 1981. Productivity of desert ecosystems. **BioScience 31:** 747-753.
- Harman, V.N. 1972. Benthic substrates: their effect on freshwater molluscs. **Ecology 53:** 271-272.
- Harper, J.L. 1969. The role of predation in vegetational diversity. **Brookhaven Symp. Biol. 22:** 48-62.
- Harper, J.L. 1977. **Population Biology of Plants.** McGraw-Hill, Londres.
- Heitschmidt, R.K., D.L. Price, R.A. Gordon, y J.R. Frasure. 1982. Short duration grazing at the Texas Experimental ranch: Effects on aboveground net primary productivity and seasonal growth dynamics. **J. Range Manage. 35:** 367-372.
- Hilbert, D.W., D.M. Swift, J.K. Detling y M.I. Dyer. 1981. Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. **Oecologia 51:** 14-18.
- Holland, E.A. y J.K. Detling. 1990. Plant response to herbivory and below-ground nitrogen cycling. **Ecology 71:** 1040-1049.
- Holland, E.A., W.J. Parton, J.K. Detling y D.L. Coppock. 1992. Physiological responses of plant populations to herbivory and their consequences for ecosystem nutrient flow. **Am. Nat. 140:** 685-706.
- Hughes, M.K. 1971. Seasonal calorific values from a deciduous woodland in England. **Ecology 52:** 923-926.
- Humphreys, W. F. 1979. Production and respiration in animal populations. **J. Anim. Ecol. 48:** 427-453.
- Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. **Ann. Rev. Ecol. Syst. 22:** 477-503.
- Ingham, R.E. y J.K. Detling. 1984. Plant-herbivore interactions in a North American mixed-grass prairie. III. Soil nematode populations and root biomass on Cynomys ludovicianus colonies and adjacent uncolonized areas. **Oecologia 63:** 307-313.
- Jefferies, R.L. 1988. Vegetational mosaics, plant-animal interactions and resources for plant growth. Pp. 341-369. In: Gottlieb, D. Leslie y S.K. Jain (eds.). **Plant Evolutionary Biology.** Chapman & Hall, Londres.
- Jordan, C.F. 1971. Productivity of tropical rain forest ecosystems and its relations to a world pattern of energy storage. **J. Ecol. 59:** 127-142.

- Jordan, C.F. 1983. Productivity of tropical rain forest ecosystems and the implications for their use as future wood and energy sources. Pp. 117-136. In: Golley, F.B. (ed.). **Tropical Rain Forest Ecosystems, A. Structure and Function**. Elsevier, Amsterdam.
- Jordan, C.F. y P.G. Murphy. 1978. A latitudinal gradient of wood and litter production and its implications regarding competition and species diversity in trees. **Am. Midl. Nat.** **99**: 415-432.
- Kaushal, B.R. y P.C. Joshi. 1991. Energy dynamics of grasshopper populations in a temperate grassland community in India. **Aust. J. Ecol.** **16**: 295-300.
- Kaushal, B.R. y L.K. Vats. 1984a. Population dynamics, biomass and secondary net production of orthopterans with emphasis on acridians in a tropical grassland. **Acta Oecologica/Oecol. Gener.** **5**: 333-349.
- Kaushal, B.R. y L.K. Vats. 1984b. Population dynamics, secondary productivity and energy budget of Aulacobothrus strictus Bolv. (Orthoptera: Acrididae). **Proc. Indian natn. Sci. Acad. B** **50**(3): 286-294.
- Kevan, D.K. 1977. The american Pyrgomorphidae. **Rev. Soc. Ent. Argentina** **36**: 3-28.
- Kitchell, J.F., R.V. O'Neill, D. Webb, G.W. Gallepp, S.M. Bartell, J.F. Koonce y B.S. Ausmus. 1979. Consumer regulation of nutrient cycling. **BioScience** **29**: 28-34.
- Kohler, G., H.-P. Brodhun y G. Shaller. 1987. Ecological energetics of central european grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). **Oecologia** **74**: 112-121.
- Krebs, C.J. 1978. **Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance**. Harper and Row, Nueva York. 678 pp.
- Kruger, F.J. 1981. Seasonal growth and flowering rythms: South African heathlands. Pp. 1-4. In: Specht, R.L. (ed.). **Heathlands and related Shrublands**. Ecosystems of the world Vol. 9B. Elsevier Sci. Pub. Co., Amsterdam.
- Larcher, W. y W. Thomaser-Thin. 1988. Seasonal changes in energy content and storage patterns of mediterranean sclerophylls in a northern-most habitat. **Acta Oecol./Oecol. Plant.** **9**: 271-283.
- Larson, J. 1992. Estudio demográfico de Echeveria gibbiflora D.C. (Crassulaceae) en el Pedregal de San Angel. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Larson, J., L.E. Eguiarte y C. Cordero. 1994. Demografía de

- Echeveria gibbiflora (Crassulaceae) en dos ambientes contrastantes del Pedregal de San Angel. Pp. 205-218. In: Rojo, A. (comp.). **Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo**. U.N.A.M., México.
- Lauenroth, W.K., H. W. Hunt, D.M. Swift y J. S. Singh. 1986. Estimating aboveground net primary production in grasslands: a simulation approach. **Ecological Modelling** 33: 297-314.
- Lavoisier, A.L. 1777. Expériences sur la respiration des animaux et sur les changements qui arrivent l'air en passant par leurs poumons. **Mem. Acad. Sci.** 1985 pp.
- Lechuga, V.N.R. 1971. Estudio ecológico de los insectos de Senecio praecox D.C. en el Pedregal de San Angel. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Lieth, H. 1975a. Primary productivity in ecosystems: comparative analysis of global patterns. Pp. 67-88. In: van Dobben, W.H. y R.H. Lowe-McConnell (eds.). **Unifying Concepts in Ecology**. Dr. W. Junk Junk Pub., La Haya.
- Lieth, H. 1975b. Measurement of caloric values. Pp. 118-129. In: Lieth, H. y R. Whittaker. (eds.). **Primary Productivity of the Biosphere**. Springer-Verlag, Berlin.
- Lightfoot, D.C. y W.G. Whitford. 1990. Phytophagous insects enhance nitrogen flux in a desert creosotebush community. **Oecologia** 82: 18-25.
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. **Ecology** 23: 399-418.
- Lomnicki, A., E. Bandola y K. Jankowska. 1968. Modification of the Wiegert-Evans method for estimation of net primary productivity. **Ecology** 49: 147-149.
- Lubchenco, J. 1983. Littorina and Fucus: effects of herbivores substratum heterogeneity, and plant escapes during succession. **Ecology** 64: 1116-1123.
- Malone, C.R. 1968. Variation in caloric equivalents for herbs as a possible response to environment. **Bull. Torrey Bot. Club** 95: 87-91.
- Margalef, R. 1968. **Perspectives in Ecological Theory**. University of Chicago Press, Chicago.
- Márquez, C. 1968. Contribución al estudio de los ortópteros de México. IV. Ortópteros del Pedregal de San Angel, Villa Obregón, D. F. **An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, Ser. Zool.** 39: 107-112.
- Marroquín, J.S. 1985. Sapindaceae. Pp. 44-46. In: Rzedowski, J.

y G.C. Rzedowski (eds.). **Flora Fanerogámica del Valle de México**. Vol. 2. Xalapa, Veracruz, México.

- Martínez-Yrizar, A. 1988. Above-ground productivity, nutrient dynamics and leaf characteristics in a chalk grassland. Tesis Doctoral. University of Cambridge, Clare Hall, Cambridge.
- Martínez-Yrizar, A., J. Sarukhán, A. Pérez-Jiménez, E. Rincón, J.M. Maass, A. Solís-Magallanes y L. Cervantes. 1992. Above-ground phytomass os a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, México. **J. Trop. Ecol.** **8**: 87-96.
- Martínez-Yrizar, A., J.M. Maass, L.A. Pérez-Jiménez y J. Sarukhán. (Mans.). Net primary productivity of a Tropical Deciduous Forest ecosystem in Western Mexico.
- Matsumoto, T. 1971. Estimation of population productivity of Parapleurus alliaceus Germar (Orthoptera: Acridiidae) on a Miscanthus sinensis Anders. grassland. **Oecologia** **7**: 16-25.
- Mattson, W.J. y N.D. Addy. 1975. Phytophagous insects as a regulators of forest primary production. **Science** **190**: 515-522.
- McArthur, R.H. y J.W. McArthur. 1961. On bird species diversity. **Ecology** **42**: 594-598.
- McBrien, H., R. Harmsen y A. Crowder. 1983. A case of insect grazing affecting plant succession. **Ecology** **64**: 1035-1039.
- McMaster, G.S., W.M. Jowry y J. Kummerow. 1982. Response of Adenostoma fasciculatum and Ceanothus greggii chaparral to nutrient additions. **J. Ecol.** **70**: 745-756.
- McNaughton, S.J. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. **Am. Nat.** **113**: 691-703.
- McNaughton, S.J. 1985. Ecology of a grazing system: The Serengeti. **Ecol. Monogr.** **55**: 259-294.
- McNaughton, S.J., R.W. Ruess y S.W. Seagle. 1988. Large mammals and process dynamics in African ecosystems. **BioScience** **38**: 794-800.
- Meave, J., J. Carabias, V. Arriaga y A. Valiente-Banuet. 1994. Observaciones fenológicas en el Pedregal de San Angel. Pp. 91-105. In: Rojo, A. (comp.). **Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo**. U.N.A.M., México.
- Méndez, D.R. y J. Montoya. 1993. "Los chapulineros": colecta, preparación y consumo del chapulín Sphenarium purpurascens Charpentier (Orthoptera: Acrididae). Pp. 38-39. In: Valenzuela, J. y L. Delgado (eds.) **Resúmenes del XXVIII**

Congreso Nacional de Entomología. Cholula, Puebla, México.

- Menhinick, E.F. 1967. Structure, stability and energy flow in plants and arthropods in a sericea Lespedeza stand. **Ecol. Monogr.** 37: 255-272.
- Mispagel, M.E. 1978. The ecology and bioenergetics of the acridid grasshopper, Boottettix punctatus on creosotebush, Larrea tridentata, in the northern Mojave desert. **Ecology** 59: 779-788.
- Mooney, H.A., J. Kummerow, A.W. Johnson, D.J. Parsons, S. Keeley, A. Hoffmann, R.I. Hays, J. Gilberto y C. Chu. 1977. The producers-their resources and adptative responses. Pp. 85-143. In: Mooney, H.A. (ed.). **Convergent evolution in Chile and California Mediterranean Climate Ecosystems.** Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
- Moran, N.A. y T.G. Whitham. 1990. Interspecific competition between rootfeeding and leaf-galling aphids mediated by host-plant resistance. **Ecology** 71: 1050-1058.
- Moreno, N.P. 1984. **Glosario Botánico Ilustrado.** INIREB, Xalapa, Veracruz, México. 300 pp.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. **Aims and Methods of Vegetation Ecology.** Wiley, New York.
- Murphy, P.G. 1977. Rates of primary productivity in tropical grassland, savanna and forest. **Geo. Eco. Trop.** 1: 95-102.
- Naiman, R.J. 1988. Animal influences on ecosystem dynamics. **BioScience** 38: 750-752.
- Negrete, A. y J. Soberón. 1994. Los mamíferos silvestres de la Reserva Ecológica del Pedregal. Pp. 219-228. In: Rojo, A. (comp.). **Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo.** U.N.A.M.,
- Núñez-Farfán, J. 1991. Biología evolutiva de Datura stramonium L. en el Centro de México: Selección Natural de la resistencia a los herbívoros, sistema de cruzamiento y variación intra e interpoblacional. Tesis Doctoral. Centro de Ecología/UACPyP-CCH, U.N.A.M., México.
- Ochoa, G.S. 1976. La Familia Hydrophyllaceae en el Valle de México. Tesis Profesional. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México.
- Ochoa, G.S. 1985. Hydrophyllaceae. Pp. 262-267. In: Rzedowski, J. y G.C. Rzedowski (eds.). **Flora Fanerogámica del Valle de México.** Vol. 2. Xalapa, Veracruz, México.
- Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. **Science**

164: 262-270.

- Odum, E.P. 1971. **Fundamentals of Ecology**. W.B. Saunders, Filadelfia.
- Odum, E.P. y A.E. Smalley. 1959. Comparisons of population energy flow of herbivorous and a deposit feeding invertebrate in a salt marsh ecosystem. **Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.** 45: 617-622.
- Odum, E.P., C.E. Connell y L.V. Davenport. 1962. Population energy flow of three primary consumer components of old field ecosystems. **Ecology** 43: 88-96.
- Oksanen, L., S.D. Fretwell, J. Arruda y P. Niemelä. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. **Am. Nat.** 118: 240-261.
- Oyama, K., Z. Cano-Santana y S. Careaga. 1994. Estudios sobre la interacción herbívoro-planta en el Pedregal de San Angel, D.F. Pp. 301-311. In: Rojo, A. (comp.). **Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo**. U.N.A.M., México.
- Paine, R.T. 1971. The measurement and application of the calorie to ecological problems. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 2: 145-164.
- Parmenter, R.R., J.A. McMahon y C.A.B. Gilbert. 1991. Early sucesional patterns of arthropod recolonization on reclaimed Wyoming strip mines: the grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) and allied faunas (Orthoptera: Gryllacrididae, Tettigonidae). **Environ. Entomol.** 20: 135-142.
- Parr Inc. 1981. Instructions for the 1341 plain jacket oxygen bomb calorimeter. Manula No. 147. Moline, Illinois. 23 pp.
- Parra, V., C. Vargas y L.E. Eguarte. 1993. Reproductive biology, pollen and seed dispersal, and neighborhood size in the hummingbird-pollinated Echeveria gibbiflora (Crassulaceae). **Am. J. Bot.** 80: 153-159.
- Parsons, K.A. y A.A. De la Cruz. 1980. Energy flow and grazing behavior of conocephaline grasshoppers in a Juncus roemerianus marsh. **Ecology** 61: 1045-1050.
- Pastor, J., R.J. Naiman, B. Dewey y P. McInnes. 1988. Moose, microbes, and the boreal forest. **Bioscience** 38: 770-777.
- Pérez-Estrada, L. 1993. Factores que afectan la densidad de tricomas urticantes en Wigandia urens (Hydrophyllaceae). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México. 55 pp.
- Petrusewicz, K. y W.L. Grodzinski. 1975. The role of herbivore consumers in various ecosystems. Pp. 64-70. In: **Productivity**

- of world ecosystems.** National Academy of Sciences, Washington.
- Petrusewicz, K. y A. Macfayden. 1970. **Productivity of terrestrial animals, principles and methods.** IBP Handb. No. 13. Blackwell Sci. Pub., Oxford.
- Phillipson, J. 1966. **Ecological Energetics.** Edward Arnold, Londres.
- Pianka, E.R. 1967. On lizards species diversity: North American flatland deserts. **Ecology** **48**: 333-351.
- Pianka, E.R. 1970. On r- and K-selection. **Am. Nat.** **104**: 592-597.
- Pianka, E.R. 1982. **Ecología Evolutiva.** Omega, Barcelona. 365 pp.
- Pickford, R. 1966. The influence of the date of oviposition and climatic conditions on hatching of *Camnula pellucida* (Scudder) (Orthoptera: Acrididae). **Can. Entomol.** **98**: 1145-1159.
- Pomeroy, L.R., E.C. Hargrove y J.J. Alberts. 1988. The ecosystem perspective. Pp. 1-27. In: Pomeroy L.R. y J.J. Alberts (eds.). **Concepts of ecosystems.** Ecological studies No. 67. Springer-Verlag, Nueva York.
- Putnam, L.G. 1963. The progress of nymphal development in pest grasshoppers (Acrididae) of western Canada. **Can. Entomol.** **95**: 1210-1216.
- Ram, J., J.S. Singh y S.P. Singh. 1989. Plant biomass, species diversity and net primary production in a Central Humalayan altitude grassland. **J. Ecol.** **77**: 456-468.
- Ramos-Elorduy, J. 1982. **Los insectos como fuente de proteínas del futuro.** Limusa, México. 144 pp.
- Ramos-Elorduy, J., M.J. Pino, C. Márquez, F. Rincón, M. Alvarado, E. Escamilla y H. Bourges. 1984. Protein content of some edible insects in Mexico. **J. Ethnobiol.** **4**: 61-70.
- Redak, R.A., J.L. Capinera y C.D. Bonham. 1992. Effects of sagebrush removal and herbivory by mormon crickets (Orthoptera: Tettigonidae) on undersory plant biomass and cover. **Environ. Entomol.** **21**: 94-102.
- Riegert, P.W. y J.L. Varley. 1973. Above ground invertebrates: III. Bioenergetics of grasshoppers. Matador Project. Canadian International Biological Program Technical Report 17.
- Rios-Casanova, L. 1993. Análisis espacial y temporal de la comunidad de artrópodos epífitos del Pedregal de San Angel, D.F. (México). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México. 73 pp.

- Rios-Casanova, L. y Z. Cano-Santana. 1994. Análisis cuantitativo de los artrópodos epífitos del Pedregal de San Angel. Pp. 275-281. In: Rojo, A. (comp.). **Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo**. U.N.A.M., México.
- Risley, L.S. y D.A. Crossley Jr. 1988. Herbivore-caused greenfall in the Southern Appalachians. **Ecology** **69**: 1118-1127.
- Rodell, C.F. 1977. A grasshopper model for a grassland ecosystem. **Ecology** **58**: 227-245.
- Rodin, L.E. y N.I. Bazilevich. 1967. **Production and Mineral Cycling in Terrestrial Vegetation**. Oliver & Boyd, Edinburgo y Londres.
- Rojo, A. (comp.). 1994. **Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo**. U.N.A.M., México. 410 pp.
- Romme, W.H. y D.H. Knight. 1981. Fire frequency and subalpine forest succession along a topographic gradient in Wyoming. **Ecology** **62**: 319-326.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Angel (D.F., México). **An. Esc. Cien. Biol. I. P. N. Méx.** **8**: 59-129.
- Rzedowski, J. 1978. **Vegetación de México**. Limusa, México. 432 pp.
- Rzedowski, J. y G. C. Rzedowski. 1979. **Flora Fanerogámica del Valle de México**. Vol. I. Continental, México.
- Sánchez, S.O. 1980. **La Flora del Valle de México**. Herrero, México. 513 pp.
- Scanlan, J.C. 1991. Woody overstorey and herbaceous understorey biomass in Acacia harpophylla (brigalow) woodlands. **Aust. J. Ecol.** **16**: 521-529.
- Scanlan, J.C. y W.H. Burrows. 1990. Woody overstorey impact on herbaceous understorey in Eucalyptus spp. communities in Central Queensland. **Aust. J. Ecol.** **15**: 191-197.
- Schlesinger, W.H. y D.S. Gill. 1980. Biomass, production, and the changes in the availability of light, water, and nutrients during the development of pure stands of the chaparral shrub, Ceanothus megacarpus, after fire. **Ecology** **61**: 781-789.
- Seastedt, T.R. 1985. Maximization of primary production and secondary productivity by grazers. **Am. Nat.** **126**: 559-564.
- Seastedt, T.R., R.A. Ramundo y D.C. Hayes. 1988. Maximization of densities of soil animals by foliage herbivory: empirical evidence, graphical and conceptual models. **Oikos** **51**: 243-248.

- Serrano-Limón, G. y J. Ramos-Elorduy. 1989. Biología de Sphenarium purpurascens Charpentier y algunos aspectos de su comportamiento (Orthoptera: Acrididae). **An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, Ser. Zool. 59**: 139-152.
- Shroeder, L.A. 1981. Consumer growth efficiencies: their limits and relationships to ecological energetics. **J. theor. Biol. 93**: 805-828.
- Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. **Nature 163**: 688.
- Simpson, G.G. 1964. Species density of North American recent mammals. **Syst. Zool. 13**: 57-73.
- Singh, J.S. y P.S. Yadava. 1974. Seasonal variation in composition, plant biomass, and net primary productivity of a tropical grassland at Kurukshetra, India. **Ecol. Monogr. 44**: 351-376.
- Singh, J.S., W.K. Lauenroth y R.K. Steinhorst. 1975. Review and assessment of various techniques for estimating net aerial primary production in grasslands from harvest data. **Bot. Rev. 41**: 181-232.
- Slansky, F., Jr., y J.M. Scriber. 1982. Selected bibliography and summary of quantitative food utilization by immature insects. **Entomol. Soc. Am. Bull. 28**: 43-55.
- Smalley, A.E. 1960. Energy flow of a salt marsh grasshopper population. **Ecology 41**: 672-677.
- Smolik, J.D. y J.L. Dodd. 1983. Effect of water and nitrogen and grazing on nematodes in a shortgrass prairie. **J. Range Manage. 36**: 744-748.
- Soberón, J., M.C. Rosas y G. Jiménez. 1991. Ecología hipotética de la Reserva del Pedregal de San Angel. **Ciencia y Desarrollo 99**: 25-38.
- Southwood, T.R.E. 1978. **Ecological Methods**. 2nd. ed. Chapman and Hall, Londres.
- Specht, R.I., R.W. Rogers y A.J.M. Hopkins. 1981. Seasonal growth and flowering rhythms: Australian heathlands. Pp. 5-13. In: Specht, R.L. (ed.). **Heathlands and related Shrublands**. Ecosystems of the world Vol. 9B. Elsevier Sci. Pub. Co., Amsterdam.
- Sprugel, D.G. 1985. Natural disturbance and ecosystem energetics. Pp. 335-352. In: Pickett, S. y P.S. White. (eds.). **The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics**. Academic Press, Londres.
- Strayer, D. 1991. Notes on Lindeman's progressive efficiency. **Ecology 72**: 348-350.

- Strong, D.R., J.H. Lawton y T.R.E. Southwood. 1984. **Insects on plants**. Blackwell Sci. Pub., Oxford. 313 pp.
- Struik, G.J. 1965. Growth patterns of some native annual and perennial herbs in southern Wisconsin. **Ecology** **46**: 401-420.
- Struik, G.J. y J.R. Bray. 1970. Root-shoot ratios of native forest herbs and Zea mays at different soil-moisture levels. **Ecology** **51**: 892-893.
- Sundriyal, R.C. 1992. Structure, productivity and energy flow in an alpine grassland in the Garhwal Himalaya. **J. Veg. Sci.** **3**: 15-20.
- Tansley, A.G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. **Ecology** **16**: 284-307.
- Teal, J.M. 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. **Ecology** **43**: 614-624.
- Thrower, N.J.W. y D.E. Bradbury. 1977. **Chile-California Mediterranean Scrub Atlas: A Comparative Analysis**. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
- Tilman, D.C. 1980. **Resource Competition and Community Structure**. Princeton University Press, Princeton.
- Toky, O.P. y P.S. Ramakrishnan. 1983. Secondary succession following slash and burn agriculture in north-eastern India. I. Biomass, litterfall and productivity. **J. Ecol.** **71**: 735-745.
- Tonn, W.M. y J.J. Magnuson. 1982. Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in northern Wisconsin lakes. **Ecology** **63**: 1149-1166.
- Tovar, S.E. y P.C. Mendoza. (Mans.). Ecología de forrajeo de Sphenarium purpurascens (Orthoptera: Acrididae) en la Reserva del Pedregal de San Angel, México, D.F. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México. (En preparación).
- Turner, B.D. 1983. Annual respiration and production estimates for collembolan and psocopteran epiphyte herbivores on larch trees in southern England. **Ecol. Entomol.** **8**: 213-228.
- Umbreit, W. W., R. H. Burris y J. F. Stauffer. 1964. **Manometric techniques and related methods for the study of tissue metabolism**. Burgess, Minneapolis, Minnesota, USA.
- Uvarov, B. 1966. **Grasshoppers and locusts. A handbook of General Acridology**. Vol. 1. Cambridge University Press, Cambridge.
- Uvarov, B. 1977. **Grasshoppers and locusts. A handbook of General Acridology**. Vol 2. Centre of Overseas Pest Research, Londres.

- Valiente-Banuet, A. y E. De Luna. 1990. Una lista florística actualizada para la Reserva del Pedregal de San Angel, México, D.F. *Acta Bot. Mex.* 9: 13-30.
- van Hook, R.I., Jr. 1971. Energy and nutrient dynamics of spider and orthopteran populations in a grassland ecosystem. *Ecol. Monogr.* 41: 1-26.
- Varley, G.C., G.R. Gradwell y M.P. Hassell. 1973. **Insect Population Ecology: An Analytical Approach.** Blackwell Sci. Pub., Oxford. 212 pp.
- Walker, J., J.A. Robertson, L.K. Penridge y P.J.H. Sharpe. 1986. Herbage response to tree and thinning in a Eucalyptus crebra woodland. *Aust. J. Ecol.* 11: 135-140.
- Waring, R.H. y W.H. Schlesinger. 1985. **Forest Ecosystems: Concepts and Management.** Academic Press, Orlando. 340 pp.
- Webb, W.L., W.K. Lauenroth, S.R. Szarek y J.S. Kinerson. 1983. Primary production and abiotic controls in forest, grasslands, and desert ecosystems in the United States. *Ecology* 64: 134-151.
- White, E.G. 1978. Energetics and consumption rates of alpine grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in New Zealand. *Oecologia* 33: 17-44.
- Whittaker, R.H. 1961. Estimation of net primary production of forest and shrub communities. *Ecology* 42: 177-180.
- Whittaker, R.H. 1962. Net production relations of shrubs in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 43: 357-377.
- Whittaker, R.H. 1963. Net production relations of heath balds and forest heaths in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 44: 176-182.
- Whittaker, R.H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147: 250-260.
- Whittaker, R.H. 1975. **Communities and Ecosystems.** Macmillan, Nueva York.
- Whittaker, R.H. y P.L. Marks. 1975. Methods of assessing terrestrial productivity. Pp. 55-118. In: Lieth, H. y R.R. Whittaker (eds.). **Primary Productivity of the Biosphere.** Springer-Verlag, Berlin.
- Whittaker, R.H. y W.A. Niering. 1975. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. V. Biomass, production, and diversity along the elevation gradient. *Ecology* 56: 771-790.
- Wiegert, R.G. 1964. Population energetics of meadow spittlebugs

(*Philaenus spumarius* L.) as affected by migration and habitat. **Ecol. Monogr.** 34: 217-241.

- Wiegert, R.G. 1965. Energy dynamics of the grasshopper populations in old field and alfalfa ecosystems. **Oikos** 16: 161-176.
- Wiegert, R.G. (ed.). 1976. **Ecological Energetics**. Benchmark Papers in Ecology No. 4. Dowden, Hutchinson y Ross, Stroudsburg, Pa.
- Wiegert, R.G. 1988. The past, present, and future of Ecological Energetics. Pp. 29-55. In: Pomeroy, L.R. y J.J. Alberts (eds.). **Concepts of Ecosystem Ecology**. Ecological studies No. 67. Springer-Verlag, Nueva York.
- Wiegert, R.G. y F.C. Evans. 1964. Primary production and the disappearance of dead vegetation in an old field in southeast Michigan. **Ecology** 45: 49-63.
- Wiegert, R.G. y C.E. Petersen. 1983. Energy transfer in insects. **Ann. Rev. Entomol.** 28: 455-486.
- Woodwell, G.M. y R.H. Whittaker. 1968. Primary productivity in terrestrial ecosystems. **Amer. Zool.** 8: 19-30.
- Woolhouse, H.W. y A.V.A. Kwolek. 1981. Seasonal growth and flowering rhythms in European heathlands. Pp. 29-39. In: Specht, R.L. (ed.). **Heathlands and related Shrublands**. Ecosystems of the world Vol. 9B. Elsevier Sci. Pub. Co., Amsterdam.
- Zar, J.H. 1984. **Biostatistical Analysis**. Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, Nueva Jersey.

APENDICE 1
PATRONES DE PPNA EN TERMINOS DE BIOMASA
(Tablas A1.1 a A1.10)

Tabla A1.1. Productividad de tallos en términos biomasa ($\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$) en el estrato arbustivo del Pedregal de San Angel en sitios planos y abruptos en 1990 y 1991. Los datos son promedios de 10 sitios y están ordenados de manera decreciente de acuerdo con el aporte que tienen las especies en los sitios abruptos en 1990.

Sp ^a	Abruptos 1990		Planos 1990		Abruptos 1991		Planos 1991	
	$\bar{x} \pm ee$	%	$\bar{x} \pm ee$	%	$\bar{x} \pm ee$	%	$\bar{x} \pm ee$	%
Ver	23.5 ±5.3	35.4	40.2 ±8.7	59.7	51.4 ±8.7	39.6	85.4 ±19.9	71.2
Eup	13.1 ±5.2	19.7	0.8 ±0.8	1.2	27.0 ±12.4	20.8	2.5 ±2.4	2.1
Opu	8.0 ±2.3	12.0	2.3 ±1.6	3.4	14.6 ±4.3	11.3	3.7 ±1.4	3.1
Sen	7.4 ±3.9	11.1	14.7 ±6.4	21.8	10.8 ±4.3	8.3	16.6 ±6.4	13.8
Mont	3.9 ±3.0	5.9	1.3 ±1.2	1.9	7.2 ±6.1	5.6	0.9 ±0.9	0.8
Ice	2.5 ±2.3	3.7	-	-	2.4 ±2.2	1.9	-	-
Ste	2.1 ±1.2	3.2	2.0 ±1.0	3.0	5.8 ±3.4	4.5	2.3 ±1.3	1.9
Bri	1.8 ±1.4	2.7	0.2 ±0.1	0.2	4.7 ±3.0	3.6	0.2 ±0.2	0.2
Bc	1.6 ±1.2	2.4	0.8 ±0.3	1.2	1.3 ±0.6	1.0	1.4 ±0.6	1.2
Bac	0.8 ±0.7	1.2	0.3 ±0.2	0.5	1.5 ±1.2	1.1	0.8 ±0.5	0.7
Plu	0.6 ±0.5	0.9	-	-	0.2 ±0.2	0.2	0.3 ±0.2	0.2
Loe	0.3 ±0.2	0.4	1.3 ±0.9	1.9	-	-	1.6 ±1.2	1.4
Ica	0.3 ±0.2	0.4	-	-	0.5 ±0.3	0.4	0.05 ±0.05	0.05
Bou	0.2 ±0.2	0.3	0.1 ±0.03	0.1	0.1 ±0.04	0.05	0.1 ±0.03	0.1
Dv	0.2 ±0.1	0.2	0.5 ±0.5	0.7	0.4 ±0.3	0.3	1.8 ±1.7	1.5
Ech	0.1 ±0.1	0.2	0.01 ±0.004	0.01	0.1 ±0.04	0.1	0.003 ±0.003	0.002

Tabla A1.1. (Continúa).

Sp ^a	Abruptos 1990		Planos 1990		Abruptos 1991		Planos 1991	
	$\bar{x} \pm ee$	%	$\bar{x} \pm ee$	%	$\bar{x} \pm ee$	%	$\bar{x} \pm ee$	%
Cal	0.1 ±0.1	0.2	-	-	0.1 ±0.1	0.1	-	-
Sal	0.05 ±0.05	0.1	0.2 ±0.2	0.3	1.6 ±1.4	1.2	0.3 ±0.3	0.2
Wu	0.02 ±0.01	0.03	1.1 ±1.1	1.7	0.03 ±0.02	0.02	1.1 ±1.0	0.9
Bp	0.01 ±0.01	0.02	0.9 ±0.8	1.3	0.02 ±0.02	0.02	0.6 ±0.6	0.5
Ep	0.001 ±0.001	0.001	0.6 ±0.5	0.8	0.002 ±0.002	0.001	0.2 ±0.1	0.2
Lag	-	-	0.1 ±0.1	0.2	-	-	0.2 ±0.1	0.1
TOTAL	66.5 ±7.4	100	67.3 ±9.6	100	129.7 ±17.5	100	119.9 ±21.7	100

^aClaves de las especies en la Tabla 5.1.

Tabla A1.2. Aporte a la PPNA de los retoños foliares y de las partes reproductivas de las plantas del estrato arbustivo del Pedregal. El total representa la suma de todas las partes, incluida la aportación de los tallos (Tabla A1.1). Datos en g/m² por año. N=10.

Sp ³	Retoños foliares		Partes Reproductivas		Suma Total		
	\bar{x}	e.e.	\bar{x}	e.e.	\bar{x}	e.e.	%
Sitios Planos - 1990							
Ver	47.90	7.24	4.47	1.12	92.52	15.65	54.96
Sen	18.51	8.60	0.69	0.53	33.88	14.5	20.13
Ste	7.82	5.54	0.36	0.28	10.20	6.78	6.06
Bc	5.32	1.88	0.25	0.14	6.35	2.19	3.77
Ech	3.5	2.58	0.12	0.08	3.63	2.63	2.16
Bac	2.95	2.03	0.16	0.13	3.45	2.28	2.05
Bp	2.47	2.35	0.01	0.01	3.36	3.19	2.00
Wu	2.05	1.84	0	0	3.18	2.9	1.89
Loe	1.27	0.81	0	0	2.56	1.67	1.52
Opu	0	0	0.07	0.05	2.34	1.55	1.39
Mont	0.31	0.3	0.02	0.02	1.62	1.54	0.96
Eup	0.60	0.57	0.07	0.07	1.51	1.43	0.90
Ep	0.41	0.39	0	0	0.99	0.91	0.59
Bri	0.67	0.56	0	0	0.84	0.67	0.50
Dv	0.25	0.23	0	0	0.74	0.7	0.44
Sal	0.07	0.06	0.2	0.19	0.47	0.44	0.28
Bou	0.31	0.16	0.01	0.01	0.41	0.17	0.24
Lag	0.15	0.10	0.05	0.04	0.30	0.23	0.18
Total	94.58	10.88	6.49	1.40	168.34	19.37	100
Sitios Planos - 1991							
Ver	39.68	7.60	5.72	1.45	130.77	25.31	62.51
Sen	14.46	6.62	0.89	0.52	31.92	13.03	15.26
Bc	6.21	2.35	0.22	0.17	7.84	3.05	3.75
Ste	3.85	2.65	0.36	0.28	6.46	4.18	3.09
Eup	1.48	1.40	0.39	0.37	4.40	4.17	2.10
Wu	3.03	2.70	0.12	0.11	4.20	3.80	2.01
Bp	3.40	3.22	0.03	0.03	4.03	3.82	1.93
Opu	0	0	0.21	0.18	3.94	1.56	1.88
Ech	3.21	2.87	0.04	0.04	3.26	2.91	1.56
Loe	1.29	1.03	0.02	0.01	2.94	2.22	1.41
Bac	1.35	0.83	0.37	0.23	2.55	1.56	1.22
Dv	0.4	0.38	0.02	0.02	2.18	2.06	1.04
Ep	0.94	0.79	0	0	1.14	0.9	0.54
Mont	0.11	0.1	0.04	0.04	1.06	1.01	0.51
Lag	0.45	0.33	0.06	0.06	0.68	0.48	0.33
Sal	0.07	0.06	0.23	0.22	0.57	0.54	0.27
Bri	0.19	0.12	0	0	0.4	0.27	0.19
Plu	0.04	0.03	0.01	0.01	0.35	0.23	0.17
Bou	0.19	0.07	0.02	0.02	0.29	0.11	0.14
Ica	0.16	0.12	0	0	0.22	0.18	0.11

Tabla A1.2. (Continúa).

Sp ³	Retoños foliares		Partes Reproductivas		Suma Total		
	\bar{x}	e.e.	\bar{x}	e.e.	\bar{x}	e.e.	%
Sitios Planos - 1991							
Total	80.49	11.98	8.76	1.59	209.19	29.44	100
Sitios Abruptos - 1990							
Ver	32.01	5.79	4.08	1.06	59.6	10.47	37.43
Eup	11.63	5.37	1.04	0.54	25.78	10.43	16.19
Sen	15.43	8.25	0.18	0.09	22.99	9.15	14.44
Opu	0	0	1.29	0.75	9.24	2.86	5.80
Mont	3.29	2.38	0.64	0.40	7.85	5.73	4.93
Bc	5.54	1.98	0.35	0.21	7.51	3.14	4.72
Ste	3.84	2.49	0.24	0.10	6.18	3.61	3.88
Bri	2.90	1.61	0.29	0.21	5.00	3.10	3.14
Bac	2.56	2.06	0.12	0.10	3.46	2.88	2.17
Ice	0.62	0.39	0.16	0.10	3.26	2.63	2.05
Ech	1.84	1.15	0.53	0.38	2.49	1.56	1.56
Loe	0.79	0.52	0	0	1.07	0.74	0.67
Sal	0.74	0.47	0.18	0.09	0.97	0.59	0.61
Plu	0.10	0.08	0.02	0.01	0.69	0.63	0.43
Ep	0.65	0.61	0.03	0.03	0.68	0.64	0.43
Bou	0.36	0.23	0.03	0.03	0.59	0.33	0.37
Cal	0.39	0.37	0	0	0.51	0.48	0.32
Ica	0.15	0.09	0.04	0.03	0.46	0.31	0.29
Dv	0.15	0.09	0	0	0.31	0.21	0.19
Wu	0.27	0.21	0	0	0.29	0.22	0.18
Bp	0.22	0.21	0	0	0.23	0.22	0.14
Bur	0.02	0.02	0.04	0.04	0.07	0.06	0.04
Total	83.49	13.81	9.27	1.18	159.25	19.95	100
Sitios Abruptos - 1991							
Ver	29.01	5.74	4.6	1.02	84.99	13.01	37.7
Eup	14.13	6.31	3.29	1.23	44.43	18.83	19.71
Sen	18.42	8.81	0.16	0.07	29.33	9.86	13.01
Opu	0	0	1.52	0.62	16.11	4.82	7.15
Ste	2.70	1.78	0.53	0.34	9.04	5.17	4.01
Bc	7.00	3.12	0.62	0.43	8.93	4.01	3.96
Mont	1.25	0.82	0.28	0.18	8.78	6.96	3.89
Bri	3.62	2.11	0.11	0.07	8.45	4.47	3.75
Bac	2.73	2.25	0.49	0.46	4.68	3.93	2.08
Ice	0.47	0.32	0.04	0.04	2.95	2.48	1.31
Sal	1.05	0.85	0.25	0.1	2.87	2.32	1.27
Ech	1.00	0.45	0.45	0.32	1.53	0.77	0.68
Cal	0.63	0.60	0	0	0.73	0.69	0.32
Ica	0.24	0.15	0.01	0.01	0.72	0.48	0.32
Dv	0.10	0.09	0.01	0.01	0.48	0.41	0.21
Wu	0.40	0.23	0.02	0.02	0.45	0.27	0.2
Plu	0.05	0.04	0.01	0.01	0.29	0.27	0.13

Tabla A1.2. (Continúa).

Sp ^a	Retoños foliares		Partes Reproductivas		Suma Total		
	\bar{x}	e.e.	\bar{x}	e.e.	\bar{x}	e.e.	%
	Sitios Abruptos - 1991						
Bou	0.17	0.13	0	0	0.24	0.15	0.11
Bp	0.19	0.18	0	0	0.21	0.2	0.09
Ep	0.15	0.13	0.02	0.01	0.17	0.14	0.08
Bur	0.03	0.03	0.04	0.04	0.07	0.07	0.03
Total	83.36	14.35	12.44	1.57	225.46	26.53	100

^aClaves de las especies en la Tabla 5.1.

TABLA A1.3. Productividad de tallos ($\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$) en el estrato arbóreo del Pedregal en dos tipos de sitio y en dos años consecutivos. En todos los casos N= 10.

Sp ^a	Productividad de tallos (\pm e.e.)							
	1990				1991			
	Abruptos		Planos		Abruptos		Planos	
	$\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$	%	$\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$	%	$\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$	%	$\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$	%
Bc	35.6 ± 11.6	60.1	14.1 ± 4.9	78.8	60.0 ± 14.7	69.5	16.1 ± 4.8	77.7
Dv	11.6 ± 6.4	19.6	0.2 ± 0.2	1.1	12.4 ± 5.8	14.4	1.1 ± 0.7	5.3
Ep	5.5 ± 5.2	9.3	0.6 ± 0.3	3.3	5.2 ± 2.1	6.0	0.7 ± 0.4	3.4
Bp	5.1 ± 4.8	8.6	1.3 ± 0.9	7.3	6.4 ± 6.1	7.4	1.6 ± 1.0	7.7
Fu	1.2 ± 1.0	2.0	-	-	1.3 ± 0.9	1.5	-	-
Wu	0.2 ± 0.1	0.3	1.7 ± 1.3	9.5	0.9 ± 0.4	1.0	1.2 ± 0.8	5.8
TOTAL	59.2 ± 14.3	100	18.0 ± 5.8	100	86.3 ± 16.6	100	20.7 ± 5.0	100

^aClaves de las especies en la Tabla 5.1.

Tabla A1.4. Aporte a la PPNA ($\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$) de los retoños foliares y de las partes reproductivas de las plantas del estrato arbóreo de la Reserva del Pedregal de San Angel. El total representa la suma de todas las partes, incluida la aportación de los tallos (Tabla A1.3). Datos promedio de 10 sitios.

Sp ^a	Retoños foliares		Partes reproductivas		Suma total		
	\bar{x}	e.e.	\bar{x}	e.e.	\bar{x}	e.e.	%
Sitios Planos - 1990							
Bc	22.86	6.49	1.50	0.50	38.45	11.12	66.79
Bp	8.28	6.79	0.48	0.43	10.1	7.84	17.54
Wu	2.14	1.36	0.34	0.22	4.14	2.69	7.19
Ep	3.36	2.11	0.16	0.14	4.14	2.37	7.19
Dv	0.44	0.39	0.05	0.04	0.73	0.48	1.27
Todas	37.08	9.76	2.52	0.72	57.57	14.98	100
Sitios Planos - 1991							
Bc	22.18	5.85	2.33	0.65	40.64	10.79	69.91
Bp	6.57	5.53	0.27	0.19	8.43	6.39	14.50
Ep	3.00	1.92	0.17	0.11	3.86	2.17	6.64
Wu	2.12	1.35	0.37	0.25	3.69	2.35	6.35
Dv	0.40	0.36	0.03	0.02	1.52	1.03	2.61
Todas	34.27	8.17	3.17	0.80	58.13	13.23	100
Sitios Abruptos - 1990							
Bc	36.09	10.85	5.32	1.83	77.01	21.83	43.28
Dv	19.40	9.75	4.57	2.12	35.54	17.88	19.97
Bp	25.91	24.58	0.99	0.94	32.01	30.37	17.99
Ep	19.76	9.56	5.35	3.47	30.63	15.33	17.21
Fu	0.45	0.32	0	0	1.64	1.28	0.92
Wu	0.88	0.48	0.02	0.01	1.12	0.56	0.63
Todas	102.49	25.99	16.25	3.71	177.95	40.08	100
Sitios Abruptos - 1991							
Bc	37.47	9.43	5.05	1.38	102.55	24.64	57.07
Dv	9.06	4.36	4.03	1.82	25.49	11.72	14.18
Bp	17.32	16.43	1.01	0.95	24.77	23.5	13.78
Ep	12.4	6.41	4.28	2.57	21.89	10.64	12.18
Wu	2.24	1.32	0.11	0.07	3.25	1.76	1.81
Fu	0.47	0.32	0	0	1.75	1.12	0.97
Todas	78.96	19.51	14.49	2.85	179.7	34.08	100

^aClaves de las especies en la Tabla 5.1.

Tabla A1.5. Aporte a la PPNA ($\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$) de las especies perennes menores de 30 cm de la Reserva del Pedregal de San Angel (excluyendo gramíneas, helechos y trepadoras). Datos promedio de 15 sitios.

Sp. ^a	Tallos		Retoños		Total		
	\bar{x}	e.e.	\bar{x}	e.e.	\bar{x}	e.e.	%
Sitios Planos - 1990							
Ech ^b	2.69	0.94	37.14	10.72	42.55	11.83	87.03
Bc	0.11	0.11	5.62	5.42	5.73	5.53	11.82
Opu	0.55	0.44	-	-	0.55	0.44	1.12
Mam	0.06	0.06	-	-	0.06	0.06	0.12
Total	3.42	0.94	42.76	11.06	48.89	11.87	100
Sitios Planos - 1991							
Ech	3.35	1.23	52.02	15	59.54	16.37	97.57
Opu	1.36	0.88	-	-	1.36	0.88	2.23
Mam	0.06	0.06	-	-	0.06	0.06	0.10
Bc	0	0	0.06	0.06	0.06	0.06	0.10
Total	4.77	28.86	52.08	14.99	60.92	16.43	100
Sitios Abruptos - 1990							
Ech	0.42	0.35	4.98	2.51	6.08	3.30	77.35
Wu	0.12	0.11	0.62	0.60	0.74	0.71	9.41
Opu	0.49	0.29	-	-	0.49	0.29	6.23
Sen	0.28	0.27	0.14	0.10	0.42	0.37	5.34
Mam	0.08	0.08	-	-	0.08	0.08	1.02
Bac	0.06	0.06	-	-	0.06	0.06	0.76
Total	1.45	0.48	5.74	2.50	7.86	3.34	100
Sitios Abruptos - 1991							
Ech	0.44	0.35	8.79	4.59	9.91	4.99	65.24
Sen	1.38	1.33	0.63	0.61	2.02	1.95	13.30
Opu	1.53	0.68	-	-	1.53	0.68	10.07
Wu	0.46	0.44	0.30	0.29	0.76	0.74	5.00
Bac	0.27	0.26	0.32	0.31	0.60	0.58	3.95
Mam	0.37	0.29	-	-	0.37	0.29	2.44
Total	4.45	1.44	10.05	4.52	15.19	4.74	100

^aClave de las especies en la Tabla 5.1.

^bEl total de *Echeveria* incluye productividad de partes reproductivas: Abiertos 1990: 2.7 ± 1.2 , Abiertos 1991: 4.1 ± 1.9 , Cerrados 1990: 0.7 ± 0.7 , Cerrados 1991: 0.7 ± 0.7 . Datos en g/m^2 por año \pm e.e.

Tabla A1.6. PPNA ($\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$) de las plantas herbáceas de la Reserva del Pedregal de San Angel obtenida con el método de incrementos positivos en cada categoría de plantas.

Sp. ^a	1990				1991			
	Planos		Abruptos		Planos		Abruptos	
	g/m ²	%	g/m ²	%	g/m ²	%	g/m ²	%
Muh	157.0	42.6	54.6	31.7	122.4	31.4	37.4	18.7
Dah	57.1	15.5	20.8	12.1	104.5	26.8	41.3	20.6
Dic	53.4	14.5	23.0	13.3	37.0	9.5	22.1	11.0
Man	38.0	10.3	11.2	6.5	60.2	15.4	14.3	7.1
Cis	25.9	7.0	22.9	13.3	25.6	6.6	26.8	13.4
Mon	15.1	4.1	4.7	2.7	6.3	1.6	10.9	5.4
Hel	12.7	3.4	12.6	7.3	16.5	4.2	14.5	7.2
Pas	6.6	1.8	11.6	6.7	12.5	3.2	22.3	11.1
Dio	2.5	0.7	10.8	6.3	5.0	1.3	11.0	5.5
Total	368.3	100	172.3	100	389.8	100	200.5	100

^aClaves de las especies en la Tabla 6.1.

Tabla A1.7. Aporte de cada estrato y de cada componente de la vegetación a la PPNA ($\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$) de la comunidad de la Reserva del Pedregal de San Angel.

Estrato/ Componente ^a	Sitios Planos		Sitios Abruptos	
	g/m^2	%	g/m^2	%
Año 1990				
ARBUSTIVO^b				
Tallos	67.3	10.5	66.5	12.9
Retoños Foliarés	94.6	14.7	83.5	16.1
Partes reproductivas	6.5	1.0	9.3	1.8
Total	168.3	26.2	159.2	30.8
ARBOREO^b				
Tallos	18.0	2.8	59.2	11.4
Retoños Foliarés	37.1	5.8	102.5	19.8
Partes Reproductivas	2.5	0.4	16.2	3.1
Total	57.6	9.0	178.0	34.4
PERENNES < 30 cm^b				
Tallos	3.4	0.5	1.4	0.3
Retoños Foliarés	42.8	6.7	5.7	1.1
Partes Reproductivas	2.7	0.4	0.7	0.1
Total	48.9	7.6	7.9	1.5
HERBACEAS^c				
Total	368.3	57.3	172.3	33.3
GRAN TOTAL	643.1	100	517.4	100

Tabla A1.7. (Continúa).

Estrato/ Componente ^a	Sitios Planos		Sitios Abruptos	
	g/m ²	%	g/m ²	%
Año 1991				
ARBUSTIVO ^b				
Tallos	119.9	16.7	129.7	20.9
Retoños Foliareos	80.5	11.2	83.4	13.4
Partes reproductivas	8.8	1.2	12.4	2.0
Total	209.2	29.1	225.5	36.3
ARBOREO ^b				
Tallos	20.7	2.9	86.3	13.9
Retoños Foliareos	34.3	4.8	79.0	12.7
Partes Reproductivas	3.2	0.4	14.5	2.3
Total	58.1	8.1	179.7	28.9
PERENNES < 30 cm ^b				
Tallos	4.7	1.3	4.5	0.7
Retoños Foliareos	52.1	7.3	10.0	1.6
Partes Reproductivas	4.1	0.6	0.7	0.1
Total	60.9	8.5	15.2	2.4
HERBACEAS ^c				
Total	389.8	54.3	200.5	32.3
GRAN TOTAL	718.0	100	621.1	100

^a Definiciones de estratos y componentes en secciones 5.2.1 y 6.2.1.

^b Estimada a partir de la medición de los incrementos en crecimiento de tallos y retoños, basados en un análisis dimensional, y de la producción anual de partes reproductivas.

^c Estimada a partir del método de cosechas sucesivas.

Tabla A1.8. Aporte relativo a la PPNA ($\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$) de la comunidad del Pedregal de San Angel de las principales especies de plantas en cada tipo de sitios en 1990 y 1991. Se consideró como importante una especie si representaba más del 4.9% de la PPNA para un tipo de sitios en cualquier año de estudio.

Especie	1990		1991	
	$\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$	%	$\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$	%
SITIOS PLANOS				
<u>Muhlenbergia robusta</u>	157.0	22.1	122.4	15.6
<u>Echeverria gibbiflora</u>	114.6	16.1	130.6	16.6
<u>Verbesina virgata</u>	92.5	13.0	130.8	16.6
<u>Dahlia coccinea</u>	57.1	8.0	104.5	13.3
<u>Buddleia cordata</u>	50.5	7.1	48.5	6.2
<u>Manfreda brachystachya</u>	38.0	5.3	60.2	7.7
SITIOS ABRUPTOS				
<u>Buddleia cordata</u>	84.5	16.1	111.5	17.7
<u>Verbesina virgata</u>	59.6	11.3	85.0	13.5
<u>Muhlenbergia robusta</u>	54.6	10.4	37.4	5.9
<u>Dodonaea viscosa</u>	35.8	6.8	26.0	4.1
<u>Buddleia parviflora</u>	32.3	6.1	25.0	4.0
<u>Eysenhardtia polystachya</u>	31.3	6.0	22.1	3.5
<u>Eupatorium petiolare</u>	25.8	4.9	44.4	7.1
<u>Senecio praecox</u>	23.4	4.8	31.3	5.0
<u>Dahlia coccinea</u>	20.8	4.0	41.3	6.6

Tabla A1.9. Aportación de cada especie y componente de la vegetación a la PPNA ($\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$) de la comunidad del Pedregal de San Angel, promediando los datos de ambos años de estudio y ponderando la proporción de sitios planos y abruptos (planos: 59.7%, cerrados: 40.3%).

Especie/Componente	PPNA	
	$\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$	%
ESPECIE		
<u>Muhlenbergia robusta</u>	101.9	16.0
<u>Verbesina virgata</u>	95.8	15.1
<u>Buddleia cordata</u>	69.1	10.9
<u>Dahlia coccinea</u>	60.8	9.6
<u>Echeverria gibbiflora</u>	36.6	5.8
<u>Manfreda brachystachya</u>	34.5	5.4
<u>Senecio praecox</u>	30.7	4.8
<u>Cissus sicyoides</u>	25.4	4.0
<u>Buddleia parviflora</u>	19.3	3.0
<u>Eupatorium petiolare</u>	15.9	2.5
<u>Dodonaea viscosa</u>	14.0	2.2
<u>Eysenhardtia polystachya</u>	13.8	2.2
<u>Stevia salicifolia</u>	8.0	1.3
<u>Opuntia tomentosa</u>	8.0	1.3
<u>Dioscorea galeottiana</u>	6.6	1.0
<u>Montanoa tomentosa</u>	4.2	0.7
<u>Baccharis ramulosa</u>	3.6	0.6
<u>Brickellia veronicaefolia</u>	3.1	0.5
COMPONENTE ^a		
Otras dicotiledóneas	36.1	5.7
Helechos	14.2	2.2
Otros Pastos	12.5	2.0
Otras monocotiledóneas	9.5	1.5
TOTAL^b	635.7	100

^aDescripción detallada en la Tabla 6.1.

^bIncluye todas las especies restantes, no contenidas en esta Tabla.

Tabla A1.10. Aportación relativa de cada estrato de la vegetación y de cada conjunto de órganos de las plantas con tejidos aéreos perennes a la PPNA ($\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$) de la comunidad del Pedregal de San Angel, promediando los datos de ambos años de estudio y ponderando la proporción de sitios planos y abruptos (planos: 59.7%, abruptos: 40.3%).

Estrato/ Organos de las plantas	PPNA	
	$\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$	%
ORGANOS DE LAS PLANTAS PERENNES		
Tallos	139.9	22.0
Retoños Foliareos	175.3	27.6
Partes reproductivas	19.1	3.0
ESTRATO^a		
HERBACEAS	301.4	47.4
ARBUSTOS	190.2	29.9
ARBOLES	106.6	16.8
PERENNES < 30 cm	37.4	5.9
TOTAL	635.7	100

^aDefinición de estratos en secciones 5.2.1 y 6.2.1.

APENDICE 2

DENSIDAD Y BIOMASA DE CADA ESTADIO DE DESARROLLO
DE Sphenarium purpurascens EN 1990 Y 1991

(Tablas A2.1 a A2.8)

Tabla A2.1. Densidad (individuos por m²) de cada estadio y sexo en adultos de Sphenarium purpurascens en los sitios planos de la Reserva del Pedregal de San Angel en 1990.

Colecta	Fecha	Estadio/Sexo					Machos	Hembras
		1	2	3	4	5		
1	4/6	3.77	0.57	0.07	0	0	0	0
2	11/6	7.29	1.59	0.36	0	0	0	0
3	18/6	2.8	1.4	0.63	0	0	0	0
4	25/6	11.27	5.12	1.24	0.04	0	0	0
5	2/7	4.81	6.04	2.92	0.32	0	0	0
6	9/7	11.44	7.38	3.37	0.17	0	0	0
7	16/7	3.64	7.15	4.65	1.62	0	0	0
8	23/7	2.89	6.79	4.68	1.63	0.37	0	0
9	30/7	0.99	5.2	5.2	2.31	0.95	0.08	0.12
10	6/8	0.43	2.05	5.47	2.4	0.55	0	0.04
11	13/8	0.51	1.23	4.3	2.55	0.81	0	0.13
12	20/8	0.31	0.58	3.46	4.27	2.74	0.22	0.13
13	27/8	0.05	0.2	3.76	2.62	1.88	0.35	0.25
14	3/9	0.23	0.28	3.84	3.6	3	0.37	0.37
15	10/9	0	0.29	2.42	2.86	4.94	0.44	0.63
16	17/9	0	0	0.77	1.3	5.12	2.41	2
17	24/9	0	0.09	0.66	0.99	4.87	2.13	1.18
18	1/10	0	0.05	0.1	0.46	2.31	2.16	1.18
19	8/10	0	0	0.05	0.38	1.37	3.98	3.79
20	15/10	0	0	0.14	0.32	0.51	2.75	3.21
21	22/10	0	0	0	0.14	0	2.57	2.52
22	29/10	0	0	0	0	0.05	2.99	2.15
23	5/11	0	0	0	0.05	0	1.82	2.29
24	12/11	0	0	0	0.14	0.05	2.08	1.8
25	19/11	0	0	0	0.04	0	0.74	0.62
26	26/11	0	0	0	0	0	0.79	0.61
27	3/12	0	0	0	0	0	0.43	0.63
28	10/12	0	0	0	0	0	0	0.07

Tabla A2.2. Densidad (individuos por m²) de cada estadio y sexo en adultos de *Sphenarium purpurascens* en los sitios abruptos de la Reserva del Pedregal de San Angel en 1990.

Colecta	Fecha	Estadio/Sexo					Machos	Hembras
		1	2	3	4	5		
1	4/6	3.2	0.23	0.03	0	0	0	0
2	11/6	11.47	0.87	0.15	0	0	0	0
3	18/6	5.76	2.53	0.51	0	0	0	0
4	25/6	13.63	1.34	0.2	0	0	0	0
5	2/7	13.92	3.51	1.02	0.04	0	0	0
6	9/7	12.82	7.02	2.68	0.25	0	0	0
7	16/7	7.25	5.99	1.17	0.66	0	0	0
8	23/7	6.96	6.54	1.96	0.28	0	0	0
9	30/7	1.69	5.11	3.03	1.09	0.25	0	0
10	6/8	1.06	4.8	3.87	1.1	0.3	0	0
11	13/8	0.62	1.77	3.87	1.93	1.07	0.04	0
12	20/8	0.14	1.49	4	2	0.74	0	0.09
13	27/8	0.18	0.42	4.13	4.25	3.34	0.36	0.12
14	3/9	0.05	0.56	8.74	5.35	3.53	0.56	0.42
15	10/9	0	0.04	0.9	1.72	4.35	0.08	0.21
16	17/9	0	0.04	0.49	1.92	4.19	0.98	0.71
17	24/9	0	0.09	0.37	1.88	4.63	0.64	0.46
18	1/10	0	0.05	0.52	1.28	1.18	1.09	1.51
19	8/10	0	0.05	0.15	0.7	1.44	1.94	2.73
20	15/10	0	0	0.05	0.71	0.25	2.32	2.97
21	22/10	0	0	0	0.11	0.28	2.55	2.33
22	29/10	0	0	0.05	0.1	0	3.57	3.38
23	5/11	0	0	0	0.05	0	3.24	3.38
24	12/11	0	0	0	0	0.05	1.87	2.01
25	19/11	0	0	0	0	0	2.12	2.08
26	26/11	0	0	0	0	0	2.38	2.38
27	3/12	0	0	0	0	0	2.04	2.09
28	10/12	0	0	0	0	0	1.61	1.69

Tabla A2.3. Densidad (individuos por m²) de cada estadio y sexo en adultos de Sphenarium purpurascens en los sitios planos de la Reserva del Pedregal de San Angel en 1991.

Colecta	Fecha	Estadio/Sexo					Machos	Hembras
		1	2	3	4	5		
1	12/6	5.95	0.48	0	0	0	0	0
2	19/6	7.44	0.51	0.05	0	0	0	0
3	26/6	8.53	1.31	0.36	0	0	0	0
4	3/7	13.31	8.04	1.38	0	0	0	0
5	10/7	4.68	3.17	1.75	0.13	0	0	0
6	17/7	5.06	4.05	1.36	0.36	0	0	0
7	24/7	1.64	5	2.98	0.99	0.09	0	0
8	31/7	1.07	5.44	5.54	2.24	0.36	0	0
9	7/8	0.51	2.19	3.39	2.96	0.51	0	0
10	14/8	0.92	1.63	2.37	2.24	1.93	0	0
11	21/8	0.18	0.31	4.65	3.23	1.2	0	0
12	28/8	0.51	0.34	1.19	1.06	0.47	0	0
13	4/9	0	0.27	0.46	2.42	2.69	0.23	0.14
14	11/9	0	0.05	0.31	2.71	4.8	0.26	0.51
15	18/9	0.05	0.34	0.77	1.44	3.16	0.57	0.38
16	25/9	0.09	0.05	0.38	1.09	5.27	1.19	2.56
17	2/10	0.05	0.15	0.34	0.48	2.61	1.21	2.23
18	9/10	0	0.08	0.15	0.66	2.2	2.08	2.47
19	16/10	0	0	0.36	0.04	1.61	1.36	2.73
20	23/10	0	0	0.11	0	0.4	1.37	1.95
21	30/10	0	0	0.05	0.24	0.19	1.62	1.67
22	6/11	0	0	0.11	0.08	0.08	2.07	1.96
23	13/11	0	0	0.04	0.16	0.2	1.42	1.26
24	20/11	0	0	0.03	0.03	0	0.7	0.77
25	27/11	0	0	0	0.04	0.07	0.69	0.77
26	4/12	0	0	0	0.04	0	0.78	0.71
27	11/12	0	0	0	0	0.08	0.81	0.65

Tabla A2.4. Densidad (individuos por m²) de cada estadio y sexo en adultos de *Sphenarium purpurascens* en los sitios abruptos de la Reserva del Pedregal de San Angel en 1991.

Colecta	Fecha	Estadio/Sexo					Machos	Hembras
		1	2	3	4	5		
1	12/6	2.4	0.84	0	0	0	0	0
2	19/6	4.53	0.97	0.19	0	0	0	0
3	26/6	3.87	0.27	0.09	0	0	0	0
4	3/7	18.8	2.94	0.23	0	0	0	0
5	10/7	7.22	3.21	1.1	0	0	0	0
6	17/7	2.7	1.87	0.26	0.04	0	0	0
7	24/7	3.65	3.49	1.08	0.24	0	0	0
8	31/7	1.15	3.6	3.05	0.69	0	0	0
9	7/8	0.72	2.05	2.58	1.44	0.42	0	0
10	14/8	0.24	0.96	3.46	1.04	0.24	0	0
11	21/8	0.58	0.17	2.29	2.33	0.54	0	0
12	28/8	1.01	0.34	1.68	1.1	1.1	0.05	0
13	4/9	1.14	0.49	1.38	2.32	2.77	0.04	0.16
14	11/9	0.49	1.02	1.1	0.94	1.8	0.2	0.08
15	18/9	0.09	0.31	0.74	2.32	2.8	0.39	0.31
16	25/9	0.19	0.64	0.79	1.4	2.45	0.34	0.49
17	2/10	0	0.09	0.22	0.53	2.59	1.1	1.14
18	9/10	0	0.23	0.53	1.24	2.44	3	4.17
19	16/10	0	0.04	0.52	0.56	1.64	1.4	1.6
20	23/10	0	0	0.14	0.14	0.33	0.85	1
21	30/10	0	0	0.04	0.25	0.25	2.53	2.69
22	6/11	0	0	0	0.12	0.04	1.36	1.95
23	13/11	0	0	0.04	0.18	0.04	2.49	2.35
24	20/11	0	0	0	0.04	0.11	1.06	1.25
25	27/11	0	0	0.04	0.04	0.04	1.39	1.54
26	4/12	0	0	0.03	0	0	1.28	1.32
27	11/12	0	0	0	0	0	1.4	1.23

Tabla A2.5. Peso seco (mg por m²) de cada estadio y sexo en adultos de *Sphenarium purpurascens* en los sitios planos de la Reserva del Pedregal de San Angel en 1990.

Colecta	Fecha	Estadio/Sexo					Machos	Hembras
		1	2	3	4	5		
1	4/6	7.52	2.05	0.4	0	0	0	0
2	11/6	12.44	5.56	2.34	0	0	0	0
3	18/6	5.26	4.91	3.92	0	0	0	0
4	25/6	28.09	29.4	13.26	0.6	0	0	0
5	2/7	10.98	34.8	28.21	4.48	0	0	0
6	9/7	25.81	34.73	29.4	3.34	0	0	0
7	16/7	7.51	28.91	41.21	23.34	0	0	0
8	23/7	10.54	44.82	58.19	34.05	10.95	0	0
9	30/7	2.74	24.64	45.46	34.26	21.75	3.37	5.84
10	6/8	1.05	11.8	49.3	47.27	19.18	0	2.55
11	13/8	2.14	7.26	43.79	52.1	31.63	0	7.59
12	20/8	0.65	2.53	35.57	76.49	99.97	13.75	10.94
13	27/8	0.11	1.01	49.47	53.12	68.57	20.58	12.88
14	3/9	0.64	1.51	56.98	83.21	120.9	25.47	28.69
15	10/9	0	2.01	36.19	59.92	185.2	24.14	42.18
16	17/9	0	0	13.24	29.51	224.6	193.52	111.8
17	24/9	0	0.55	10.58	23.34	204.6	154.04	99.15
18	1/10	0	0.21	1.2	11.92	95.68	150.39	91.92
19	8/10	0	0	650.9	20.34	20.34	20.34	20.34
20	15/10	0	0	2.03	11.62	21.67	227.07	286.86
21	22/10	0	0	0	4.76	0	222.49	241.68
22	29/10	0	0	0	0	2.33	228.4	208.43
23	5/11	0	0	0	1.89	0	149.12	226.26
24	12/11	0	0	0	2.97	1.7	169.26	187.45
25	19/11	0	0	0	0.67	0	57.25	52.91
26	26/11	0	0	0	0	0	59.49	49.54
27	3/12	0	0	0	0	0	34.99	62.5
28	10/12	0	0	0	0	0	0	4.49

Tabla A2.6. Peso seco (mg por m²) de cada estadio y sexo en adultos de *Sphenarium purpurascens* en los sitios abruptos de la Reserva del Pedregal de San Angel en 1990.

Colecta	Fecha	Estadio/Sexo					Machos	Hembras
		1	2	3	4	5		
1	4/6	2.6	0.35	0.08	0	0	0	0
2	11/6	23.87	3.46	0.83	0	0	0	0
3	18/6	11.04	10.44	3.64	0	0	0	0
4	25/6	32.09	7.41	1.78	0	0	0	0
5	2/7	29.53	14.91	8.48	1.02	0	0	0
6	9/7	29.54	27.87	22.07	3.62	0	0	0
7	16/7	20.27	26.95	11.24	10.19	0	0	0
8	23/7	21.89	36.67	19.18	5.85	0	0	0
9	30/7	4.63	28.43	31.89	21.29	7.64	0	0
10	6/8	3.89	33.05	42.68	23.49	9.22	0	0
11	13/8	1.33	8.45	38.9	29.13	35.26	1.97	0
12	20/8	0.19	12.29	50.59	36.79	24.46	0	5.32
13	27/8	0.3	2.66	51.8	86.06	115.6	16.89	6.47
14	3/9	0.06	3.95	124.8	126.8	120.6	28.62	21.99
15	10/9	0	0.41	23.4	80.96	113.6	5.36	25.29
16	17/9	0	0.3	6.88	40.76	145.2	65.85	49.01
17	24/9	0	0.63	3.88	40.16	160.1	36.7	32.65
18	1/10	0	0.23	7.75	38.19	50.75	77.69	111.66
19	8/10	0	0.17	1.64	23.62	69.8	137.36	253.75
20	15/10	0	0	0.73	21.8	10.97	164.35	262.22
21	22/10	0	0	0	2.8	11.05	189.85	218.54
22	29/10	0	0	0.78	2.33	0	291.03	335.06
23	5/11	0	0	0	2.01	0	280.98	461.64
24	12/11	0	0	0	0	1.72	133.4	194.84
25	19/11	0	0	0	0	0	178.02	214.43
26	26/11	0	0	0	0	0	169.69	212.52
27	3/12	0	0	0	0	0	169.34	202.25
28	10/12	0	0	0	0	0	128.33	155.02

Tabla A2.7. Peso seco (mg por m²) de cada estadio y sexo en adultos de *Sphenarium purpurascens* en los sitios planos de la Reserva del Pedregal de San Angel en 1991.

Colecta	Fecha	Estadio/Sexo					Machos	Hembras
		1	2	3	4	5		
1	12/6	9.83	1.74	0	0	0	0	0
2	19/6	12.94	1.65	0.43	0	0	0	0
3	26/6	16.4	4.02	1.83	0	0	0	0
4	3/7	32.98	15.38	9.42	0	0	0	0
5	10/7	9.96	11.96	12.13	1.42	0	0	0
6	17/7	17.07	20.09	10.39	4.79	0	0	0
7	24/7	4.09	21.24	21.58	12.82	2.11	0	0
8	31/7	2.53	26.27	42.37	27.64	8.65	0	0
9	7/8	0.96	10.27	25.28	33.53	10.94	0	0
10	14/8	1.64	7.58	17.55	25.63	36.81	0	0
11	21/8	0.35	1.38	47.15	54.9	29.91	0	0
12	28/8	0.88	2.71	16.55	23.16	18	0	0
13	4/9	0	1.44	4	42.19	89.9	14.4	8.88
14	11/9	0	0.26	2.24	55.92	169.8	15.74	32.27
15	18/9	0.08	1.8	9.4	33.44	129.2	51.6	31.33
16	25/9	0.29	0.41	3.55	21.42	178.5	76.8	155.44
17	2/10	0.16	0.62	3.3	6.42	90.1	74.54	137.01
18	9/10	0	0.31	2.2	16.62	88.98	147.84	172.76
19	16/10	0	0	3.31	0.52	46.07	82.59	147.59
20	23/10	0	0	1.19	0	13.15	112.87	135.9
21	30/10	0	0	0.42	5.1	6.11	157.93	118.28
22	6/11	0	0	1.46	2.05	2.38	185.65	134.23
23	13/11	0	0	0.85	4	6.52	123.25	97.72
24	20/11	0	0	0.25	0.3	0	63.26	63.27
25	27/11	0	0	0	1.54	3.47	81.4	67.74
26	4/12	0	0	0	0.57	0	66.02	41.99
27	11/12	0	0	0	0	1.31	30.76	20.44

Tabla A2.8. Densidad (mg por m²) de cada estadio y sexo en adultos de *Sphenarium purpurascens* en los sitios abruptos de la Reserva del Pedregal de San Angel en 1991.

Colecta	Fecha	Estadio/Sexo					Machos	Hembras
		1	2	3	4	5		
1	12/6	3.89	2.6	0	0	0	0	0
2	19/6	6.97	2.36	0.89	0	0	0	0
3	26/6	7.86	1.13	0.5	0	0	0	0
4	3/7	40.11	10.4	2.35	0	0	0	0
5	10/7	6.89	4.86	3.11	0	0	0	0
6	17/7	6.04	7.16	2.17	0.5	0	0	0
7	24/7	10.4	14.99	7.11	3.55	0	0	0
8	31/7	3.01	15.79	20.03	7.53	0	0	0
9	7/8	1.79	9.07	18.31	15.23	9.71	0	0
10	14/8	0.56	5.07	31.27	14.1	4.95	0	0
11	21/8	0.97	0.51	17.98	33.43	11.82	0	0
12	28/8	1.7	1.78	16.99	19.61	34.75	4.43	0
13	4/9	2.67	1.96	14.77	41.67	90.23	3.33	9.93
14	11/9	1.17	4.62	9.51	19.58	77.82	18.76	5.74
15	18/9	0.21	1.14	8.01	41.01	90.37	26.05	21.65
16	25/9	0.5	3.51	13.03	31.51	97.25	29.14	33.94
17	2/10	0	0.49	2.69	9.84	82.56	64.63	59.77
18	9/10	0	1.16	3.71	26.84	100.9	174.5	224.85
19	16/10	0	0.02	0.5	1.12	6.43	9.65	250.99
20	23/10	0	0	1.31	2.77	13.02	55.02	50.51
21	30/10	0	0	0.48	6.41	9.35	206.24	184.94
22	6/11	0	0	0	3.28	1.65	132.1	163.66
23	13/11	0	0	0.47	5.03	1.02	238.8	185.55
24	20/11	0	0	0	1.07	4.28	102.98	96.84
25	27/11	0	0	0.49	0.6	1.62	132.6	101.24
26	4/12	0	0	0.33	0	0	132.05	95.82
27	11/12	0	0	0	0	0	66.51	45.57

APENDICE 3
CALCULO DE LA PRODUCTIVIDAD SECUNDARIA
(Tabla A3.1)

Tabla 7.3. Densidades (individuos por m²), peso promedio por individuo (mg), peso por m² (mg) y productividad secundaria de la población de *Sphenarium purpurascens* de la Reserva del Pedregal de San Angel, en sitios planos y abruptos en 1990 y 1991. La biomasa en pie (S) en el pico de densidad está entre paréntesis al principio de la columna de producción (Prod.).

Colecta i	Fecha	#/m ² N _i	e.e.	mg/ind. W _i	e.e.	mg/m ²	e.e.	Prod.	
Sitios planos - 1990									
1	4/6	4.4	0.8	2.3	0.1	10	1.7	-	
2	11/6	9.2	2	2.2	0.2	20.3	4.4	-	
3	18/6	4.8	1.8	2.9	0.3	14.1	5.3	-	
4	25/6	17.7	4.1	4	0.6	71.3	16.6	-	
5	2/7	14.1	4.9	5.6	0.5	78.5	27.2	-	
6	9/7	22.4	4.2	4.2	0.4	93.3	17.3	(93.3)	
7	16/7	17.1	3.3	5.9	0.4	101	19.2	34.4	
8	23/7	16.4	3.4	9.7	1.6	158.6	32.5	63	
9	30/7	14.9	2.8	9.3	0.8	138.1	26.2	0	
10	6/8	10.9	1.7	12	1.5	131.1	20.1	34.9	
11	13/8	9.5	1.3	15.2	1.6	144.5	19.7	32.4	
12	20/8	12.3	1.5	19.2	1.4	239.9	29.6	43.6	
13	27/8	9.1	1.3	22.6	2	205.7	28.8	36.9	
14	3/9	11.7	2.1	27.1	2.4	317.4	55.7	47	
15	10/9	11.6	1.9	30.2	2.6	349.7	56.1	36.1	
16	17/9	11.6	1.8	49.4	3.8	572.7	88.5	221.6	
17	24/9	9.9	1.7	49.6	3.5	492.3	83.7	2	
18	1/10	6.3	1	56.1	2.8	351.3	57.7	52.7	
19	8/10	9.6	2.7	76.5	5.4	732.3	204.2	162.2	
20	15/10	6.9	1.6	79.2	4.4	549.3	128.2	22.1	
21	22/10	5.2	0.9	89.6	5.7	468.9	85	63.2	
22	29/10	5.2	0.9	84.5	4.8	439.2	79.7	0	
23	5/11	4.2	0.8	90.5	5.5	377.3	76.6	28.5	
24	12/11	4.1	1.3	88.9	4.7	361.4	111.9	0	
25	19/11	1.4	0.3	79.2	5.4	110.8	24.9	0	
26	26/11	1.4	0.4	77.9	4.3	109	31.1	0	
27	3/12	1.1	0.4	91.4	3.1	97.5	32.5	16.7	
28	10/12	0.1	0	67.3	11.8	4.5	3.1	0	
							Total	990.6	
Sitios abruptos - 1990									
1	4/6	3.5	1.4	0.9	0.3	3	1.2	-	
2	11/6	12.5	5.1	2.3	0.2	28.2	11.5	-	
3	18/6	8.8	2.3	2.9	0.2	25.1	6.6	-	
4	25/6	15.2	7.5	2.7	0.3	41.3	20.5	-	
5	2/7	18.5	3.8	2.9	0.2	53.9	11.1	-	
6	9/7	22.8	6.6	3.7	0.3	83.1	24.1	(83.1)	
7	16/7	15.1	5.3	4.6	0.5	68.7	24.1	17.2	
8	23/7	15.7	4.6	5.3	0.6	83.6	24.2	11.7	
9	30/7	11.2	3	8.4	1.1	93.9	25.4	41.6	
10	6/8	11.1	2.8	10.1	0.9	112.3	28.6	18.8	
11	13/8	9.3	1.7	12.4	1.4	115	21.2	23.3	

Tabla 7.3. (Continúa).

Colecta i	Fecha	#/m ² N _i	e.e.	mg/ind. W _i	e.e.	mg/m ²	e.e.	Prod.	
12	20/8	8.5	2.1	15.3	1.6	129.6	32.8	26.1	
13	27/8	12.8	2.7	21.9	1.6	279.8	58.3	69.6	
14	3/9	19.2	4.4	22.2	1.7	427	97.5	6.1	
15	10/9	7.3	2.5	34.1	7.1	249	86.2	157.3	
16	17/9	8.3	2.2	37	2.5	308	80.6	22.3	
17	24/9	8.1	2.6	34	3.6	274.2	86.8	0	
18	1/10	5.6	1.4	50.8	5.8	286.3	70.4	115.3	
19	8/10	7	1.6	69.5	5.5	486.3	110.3	117.9	
20	15/10	6.3	1.6	73	5.3	460.1	116.1	23.6	
21	22/10	5.3	1.5	80.2	5.2	422.2	119.2	41.3	
22	29/10	7.1	1.9	88.6	3.8	629.2	164	52.2	
23	5/11	6.7	1.1	111.7	15.3	744.6	123.9	158.8	
24	12/11	3.9	0.9	83.9	5.2	330	73.9	0	
25	19/11	4.2	0.8	93.4	2.6	392.5	79.1	38.9	
26	26/11	4.8	1.4	80.2	4.2	382.2	109.7	0	
27	3/12	4.1	1	89.9	4.3	371.6	88.4	43.2	
28	10/12	3.3	1.2	85.9	2.4	283.3	100	0	
							Total	1068.3	
Sitios planos - 1991									
1	12/6	6.4	2.4	1.8	0.2	11.6	4.4	-	
2	19/6	8	2	1.9	0.1	15	3.8	-	
3	26/6	10.2	2.5	2.2	0.1	22.3	5.5	-	
4	3/7	22.7	6.3	2.5	0.2	57.8	15.9	(57.8)	
5	10/7	9.7	1.8	3.6	0.3	35.5	6.6	17.9	
6	17/7	10.8	5	4.8	0.6	52.3	24.3	12.2	
7	24/7	10.7	2	5.8	0.5	61.8	11.4	10.2	
8	31/7	14.6	4.3	7.3	0.7	107.5	31.8	19.8	
9	7/8	9.6	1.8	8.5	0.6	81	15.2	13.6	
10	14/8	9.1	2.2	9.8	1	89.2	21.4	12.5	
11	21/8	9.6	1.4	13.4	0.8	133.7	20.3	33.6	
12	28/8	3.6	0.6	17.2	1.7	61.3	10.9	24.9	
13	4/9	6.2	1	25.9	2.2	160.8	26.4	42.7	
14	11/9	8.6	1.9	32	2.2	276.2	60.6	44.9	
15	18/9	6.7	1.5	38.3	5	256.9	56.3	48.7	
16	25/9	10.6	2.2	41	3.1	436.4	92.3	23.3	
17	2/10	7.1	1.7	44.2	4	312.1	74.2	27.7	
18	9/10	7.6	1.2	56.2	2.9	428.7	67.8	88.1	
19	16/10	6.1	1	45.9	2.1	280.1	44.6	0	
20	23/10	3.8	0.8	68.6	5.5	263.1	57.7	112.9	
21	30/10	3.8	0.7	76.4	6.2	287.8	50.5	29.6	
22	6/11	4.3	0.9	75.8	5.8	325.8	65.7	0	
23	13/11	3.1	0.7	75.8	5.7	232.3	55.4	0	
24	20/11	1.5	0.3	82.9	4.2	127.1	28.1	16.4	
25	27/11	1.6	0.4	98.4	7.6	154.1	37	24.1	
26	4/12	1.5	0.4	81.1	7.1	108.6	29.6	0	
27	11/12	1.5	0.4	82.9	9.5	52.5	23	2.8	
							Total	663.6	

Tabla 7.3. (Continúa).

Colecta i	Fecha	#/m ² N _i	e.e.	mg/ind. W _i	e.e.	mg/m ²	e.e.	Prod.
Sitios abruptos - 1991								
1	12/6	3.2	1.6	2	0.2*	6.5	3.2	-
2	19/6	5.7	2	1.8	0.1	10.2	3.6	-
3	26/6	4.2	1.3	2.2	0.2	9.5	3	-
4	3/7	22	6	2.4	0.2	52.9	14.4	(52.9)
5	10/7	11.5	1.8	2.4	0.3	14.9	6.6	0
6	17/7	4.9	1.4	3.3	0.2	15.9	4.6	7.4
7	24/7	8.5	2.5	4.3	0.3	36	10.5	6.7
8	31/7	8.5	2.5	5.5	0.4	46.4	13.9	10.1
9	7/8	7.2	1.3	7.5	0.7	54.1	9.8	16.2
10	14/8	5.9	1.8	9.4	0.8	56	17.2	12.6
11	21/8	5.9	1.6	11	0.9	64.7	17.9	9.1
12	28/8	5.3	1	15	1.9	79.2	15.3	22.8
13	4/9	8.3	2.2	19.8	2.3	164.5	43.1	32.4
14	11/9	5.6	1.6	24.4	3.6	137.2	38.8	31.6
15	18/9	7	1.8	27	3	188.4	49.9	17
16	25/9	6.3	1.5	33.2	2.8	208.9	49.8	40.5
17	2/10	5.7	1.6	38.8	3.2	220	62.3	33.9
18	9/10	11.6	5.5	45.9	4.3	532	253.9	60.8
19	16/10	5.8	0.3	46.6	1	268.7	12.4	6.4
20	23/10	2.5	0.6	49.7	5.2	122.6	32	12.8
21	30/10	5.8	1.7	70.7	5.3	407.4	123.6	86.2
22	6/11	3.5	0.9	86.7	4.1	300.7	78.9	74.3
23	13/11	5.1	1.5	84.5	4.2	430.9	124.1	0
24	20/11	2.5	0.5	83.2	4.1	205.2	39	0
25	27/11	3	0.7	78	6	236.5	51.5	0
26	4/12	2.6	1	86.7	4.9	228.2	85.6	24.6
27	11/12	2.6	1	90.9	4.6	112.1	36.3	11.1
							Total	569.2

Agradecimientos

Esta tesis es producto de un trabajo que pudo llevarse a cabo gracias a muchas personas e instituciones que, en mayor o menor grado, me dieron su apoyo en las diversas etapas de su desarrollo.

Agradezco a José Luis Castillo López por su asistencia en casi todo el periodo de trabajo de campo. José Luis tomó el trabajo de campo y de laboratorio con tal dedicación como si se tratase de su propio proyecto. Su compañía y amistad han sido de gran valor.

Al Dr. Jorge Soberón le agradezco muchas cosas. Su apoyo incondicional y su confianza en los siete años en que fungió como mi asesor y director de tesis. El apoyo económico que me brindó como coordinador del Proyecto de la Reserva del Pedregal de San Angel. Sus comentarios y sugerencias para realizar esta tesis. Y la revisión cuidadosa y atinada que hizo del manuscrito final.

Agradezco profundamente a todos los que en algún momento fungieron como asistentes en mi proyecto de tesis: Luis Armando Aznar, Raúl Iván Martínez Becerril, Antonio Gómez Anaya, Jorge Leonel León Cortés, José Trinidad Vivas Tovar, Juanita Martínez Sánchez, Luz María Barrera, Héctor Godínez, Leticia Pérez Estrada, Efraín Tovar Sánchez y Raúl Cueva del Castillo. Quienes junto con José Luis me asistieron en los dos años de trabajo de campo. Con todos ellos estoy en deuda por haber hecho su mejor esfuerzo.

Luis Aznar me ayudó con la obtención de los registros del contenido calórico de las muestras de plantas y chapulines. Raúl Martínez, Antonio Gómez, Jorge León y José Luis Castillo se enfrentaron a la parte más dura del trabajo de campo, ayudándome a marcar cientos de plantas y a "echar a andar" el proyecto. A ellos les agradezco profundamente el haberme regalado sus fines de semana. Su apoyo en esos ásperos días es digna del mejor de mis reconocimientos. Estoy en deuda con ustedes.

A los Dres. Rodolfo Dirzo, Manuel Maass y Víctor Jaramillo, quienes fungieron como integrantes de mi comité asesor, apoyándome en el desarrollo de mi tesis con útiles comentarios y sugerencias.

A la Dra. Angelina Martínez-Yrizar, quien desde el inicio de la tesis hasta la elaboración del trabajo escrito me dió valiosas sugerencias, que mejoraron significativamente la comprensión del manuscrito.

A Leticia Rios Casanova, Claudia Mendoza y Mario Suárez, quienes junto a José Luis Castillo, Lety Pérez, Efraín Tovar y Raúl Cueva, se conformó un equipo de trabajo eficiente y productivo, cuya fama trascendió las paredes del Laboratorio de Ecología Teórica. Sus frutos se reflejan en la elaboración de cinco tesis de licenciatura, una doctoral (ésta), el cumplimiento de tres servicios sociales, y la conformación de los primeros seminarios de Ecología de Insectos en el Centro de Ecología.

A Ariel Rojo por su apoyo y preocupación constante para que esta tesis tuviera el apoyo económico suficiente por parte del Proyecto de la Reserva del Pedregal para cumplir con su programa.

A los Dres. Juan Núñez-Farfán, Ken Oyama, Jorge Meave y Carlos Montaña, quienes aceptaron, junto con la Dra. Martínez-Yrizar, formar parte del jurado de mi examen, revisando cuidadosamente el manuscrito final.

A mi esposa, la Biól. Juanita Martínez, por su apoyo total en diversos aspectos de la tesis: el trabajo de campo, la elaboración de las figuras, la prestancia para discutir algunos aspectos técnicos del trabajo, la elaboración del manuscrito final y, sobre todo, su cariño y apoyo para llevar a buen término esta tesis.

A Gabriela Jiménez, por su apoyo constante a mí y a mi equipo de trabajo, que tantos problemas le causamos, pero que supo comprender y apoyar. Gracias a ella el uso de las instalaciones del Laboratorio de Ecología Teórica pudieron ser utilizadas eficientemente, con un mínimo de conflictos. Sus clases sobre el manejo del software disponible en el Laboratorio me permitió tener un ahorro sustancial de tiempo que si lo hubiera aprendido por mí mismo.

A los Dres. Alfonso Valiente-Banuet y Miguel Franco, quienes revisaron y mejoraron sustancialmente el manuscrito con sus atinados comentarios y sugerencias. Al Dr. Valiente-Banuet, le agradezco adicionalmente la identificación del material botánico.

A mis amigos Carlos Cordero y Rubén Pérez Ishiwara, por su ayuda desinteresada en el trabajo de campo.

Al Dr. Antonio Peña y a su técnico Jorge González, así como a las estudiantes de su laboratorio (Norma, Martha, Emilia y Giselle), así como a Laura Cárdenas por su ayuda para trabajar en la obtención de los registros de consumo de oxígeno de los chapulines.

A Santiago Arizaga, por permitirme usar el equipo de cómputo del Laboratorio de Comunidades y por ayudarme en la elaboración de las Figuras.

A mi amigo Hugo Riemann le agradezco el haberme sugerido los insecticidas para controlar el daño por herbívoros. Asimismo, a él, a Alvaro Miranda, a Raúl Martínez y a Raúl Cueva les agradezco su excelente trabajo fotográfico para la elaboración de las diapositivas.

A la M. en C. Guillermina Ortega por la identificación del insecto.

Mi agradecimiento a Elenita Delgado y a Carolina Espinosa, por su apoyo a mi persona y por la dedicación con que han cumplido su trabajo secretarial para el Doctorado en Ecología. Su trabajo lo

hacen excepcionalmente, sin necesidad de las trabas burocráticas. A ellas dos: gracias por existir. Igualmente va mi reconocimiento a Zita y a Araceli Vázquez por su eficiencia con que hacen su trabajo en la UACPyP-CCH, por lo cual los trámites son tan ligeros que parece que no existen.

Agradezco profundamente el apoyo del personal administrativo de las bibliotecas del Instituto de Biología (en especial a Moy y a Verónica) y del Centro de Ecología (a Leonor García y a Chelito Barrientos), por su apoyo para poder realizar el trabajo de revisión bibliográfica.

Al Dr. J. Detling le agradezco sus comentarios a esta tesis, y al Dr. J. Kummerow le agradezco su ayuda para seleccionar los métodos para estimar la PPNA.

A Pilar Huante y al Dr. Carlos Vázquez Yañes por las facilidades para utilizar las cámaras de crecimiento.

A Rocío Esteban por las facilidades prestadas para usar el Laboratorio de Química para los análisis calóricos.

A Esther Sánchez Coronado por permitirme utilizar el material del Laboratorio de Ecofisiología.

Al Dr. César Domínguez por sus comentarios acerca de los datos del análisis dimensional de las plantas.

A Alvaro Miranda por asistirme en el uso del aparato de fumigación y al Dr. Dirzo por permitirme utilizar su insectario.

A mis amigos Alejandro Tecpa, Susana Guzmán, Simone Christ, Alberto Aldama y Consuelo Bonfil, quienes como compañeros de cubículo siempre se interesaron por el desarrollo de mi tesis. Asimismo agradezco a Sonia Careaga, América Castañeda, Fabián Vargas, Roberto Cabrales, Cristina Mourelle, Alice Altessor, Alejandro Morón, Víctor Parra, Cuauhtémoc Chávez, Elleli Huerta, Alma Orozco, Ana Mendoza y Betty Benrey, su amistad y su apoyo que me permitió tener un ambiente fructífero dentro de los pasillos del Centro de Ecología.

A Glenn Fournier, Consuelo Bonfil, Susana Guzmán, Eduardo Morales y Betty Benrey les agradezco su ayuda para la traducción del resumen al inglés.

A mi "poderosa" computadora XT (y a Consuelito Bonfil, que me la vendió), por haberme permitido tener independencia para realizar el trabajo escrito.

A los trabajadores administrativos del Centro de Ecología, que con sus valiosos servicios, mi estancia en las instalaciones del Centro fuera confortable y segura. Al Sr. Gerado Coronas le agradezco las facilidades para utilizar las camionetas para transportar el material colectado.

Al Centro de Ecología por ser el mejor ambiente académico que me pude haber encontrado para mi formación doctoral.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por haberme otorgado una beca, con la cual sostuve los estudios de Doctorado durante cinco años.

Al Dr. Daniel Piñero y al Centro de Ecología, por el apoyo económico, que me brindó al terminarse la beca.

Al Proyecto del Pedregal San Angel por el apoyo económico subsecuente.

Al Programa de Apoyo a las Divisiones de Estudios de Posgrado (PADEP) de la U.N.A.M. por el apoyo económico para difundir los resultados de mi tesis en diversos congresos, y por cubrir algunos gastos de materiales y servicios. Gracias a PADEP se cubrieron los gastos de impresión de la tesis.

Al Sistema Nacional de Investigadores (SNI), gracias al cual pude sostenerme económicamente para poder terminar los análisis de datos y la elaboración del manuscrito de la tesis doctoral.