



**UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTONOMA DE MEXICO**

**UNIDAD ACADÉMICA DE LOS CICLOS PROFESIONALES  
Y DE POSGRADO DEL CCH  
CENTRO DE ECOLOGIA**

**INTERACCIONES PLANTA HERBIVORO EN UN PASTIZAL TEMPLADO:  
LA INTERFASE HERBIVORIA AEREA-HERBIVORIA SUBTERRANEA**



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN ECOLOGIA

P R E S E N T A:

**ALEJANDRO MORON RIOS**

000228750



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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 mi  
mayor agradecimiento  
para la institución  
en la que obtuve  
mi formación.

  
01. 1995

CCE-680

**A Paty con todo mi amor.**

**A "Gelís" y "Peter" con cariño y gratitud.**

**A Mauricio, Hector y Lorena.**

**A mi hermano.**

**A los que se han ido físicamente, pero siempre estarán conmigo.**

# **Contenido**

---

## Contenido

Agradecimientos

Resumen

Summary

Introducción

1

Capítulo 1. Composición de especies de la comunidad de macroartrópodos rizófagos de un pastizal subalpino asociado a un bosque de coníferas en México

13

Capítulo 2. Efectos de la defoliación en la biomasa aérea, subterránea y la concentración de nitrógeno radical de los pastos *Muhlenbergia quadridentata* (H.B.K.) Kunth y *Festuca tolucensis* H.B.K.

30

Capítulo 3. Efectos de la defoliación de un pastizal subalpino en la densidad, biomasa y diversidad de macroartrópodos rizófagos

56

Capítulo 4. Herbivoría aérea y subterránea en el pasto *Muhlenbergia quadridentata* (H.B.K.) Kunth: efectos sobre el desempeño de la planta y el rizófago *Phyllophaga* sp. (Coleoptera:Melolonthidae)

74

## Agradecimientos

El presente trabajo no habría sido posible sin la colaboración y ayuda de una gran cantidad de personas, gracias a las cuales me fue posible lograrlo.

En principio quiero agradecer el constante e invaluable apoyo de mis directores de tesis, Dr. Rodolfo Dirzo y Dr. Victor J. Jaramillo, gracias a su experiencia y dedicación este trabajo pudo seguir siempre adelante. También quiero expresar mi agradecimiento al Dr. Francisco Espinosa por el apoyo y sugerencias que me brindó durante la realización del trabajo.

A los miembros del jurado, quienes accedieron gentilmente a revisar el manuscrito dedicando su tiempo y experiencia: Dr. Exequiel Ezcurra, Dr. Carlos Vásquez Yanes, Dr. Mario González Espinoza, Dra. Betty Benrey y Dr. Martín Aluja.

Al inicié del proyecto tuve la asesoría de un gran conocedor de Zoquiapan, el Dr. Miguel Franco, a quien deseo expresar mi más sincero agradecimiento por su apoyo. Durante los trabajos de campo tuve la fortuna de contar con el enorme y siempre decidido apoyo de mi esposa, Paty Gaytán. Así como de mis cuñados Aurea, Gustavo, Olga y Rodrigo, a quienes les doy mi mayor agradecimiento. También quiero agradecer la colaboración de mis amigos, Hugo Riemann, Pedro César González, Oscar Briones, Alberto Rojas, Leticia Ríos, Armando López, Julio Campo, Mario Royo y Jose Luis Castillo. Los compañeros y amigos de la Universidad Autónoma de Puebla: Fabiola Ramírez, Emerit Meléndez, Jose Luis Díaz Sánchez, Hugo E. Castro y Patricia Guevara me apoyaron siempre con gusto y profesionalismo; a todos ellos muchas gracias.

Al Ing. Octavio Riverol, encargado de la estación Zoquiapan durante el período en el que se desarrolló el presente trabajo, quien siempre tuvo la mejor disposición para colaborar y apoyar mi proyecto. También agradezco a las autoridades de la subjefatura de investigación de la División de Ciencias Forestales de la UACH, por las facilidades prestadas en la Estación Zoquiapan para la realización de este trabajo.

Al M.C. Ranferi Maldonado, jefe del laboratorio de nutrición vegetal del departamento de suelos de la Universidad Autónoma Chapingo y la técnico Carolina Moreno por la realización de los análisis de nitrógeno.

La discusión y los comentarios de los compañeros y amigos Felipe García-Oliva, Julio Campo, Leopoldo Valiente, Leopoldo Galicia y Jorge Castellanos contribuyeron a aclarar y centrar mis ideas, a todos ellos muchas gracias.

Gracias al infalible apoyo de mi esposa, Paty Gaytán pude lograr este objetivo, que es compartido, por lo que debo decir que ¡lo logramos!

El apoyo y comprensión de mis padres María de los Angeles Ríos y Juan Pedro Morón me permitieron siempre seguir adelante, para ellos un millón de gracias.

Gracias al CONACYT por la beca 60023 asignada a AMR y a la CGEP-PADEP, UNAM por los apoyos financieros 030335 y DCCH9244 otorgados a AMR para la realización del proyecto. Parte del estudio estuvo financiado por el presupuesto operativo de RD y VJ, a quienes agradezco sinceramente. Asimismo agradezco todas las facilidades prestadas por el Centro de Ecología de la UNAM durante el desarrollo del doctorado.

**Resumen**

---

**Summary**

## Resumen

Los estudios sobre herbivoría se han enfocado principalmente a la herbivoría aérea y han desatendido el componente subterráneo de esta interacción, al igual que sus efectos conjuntos. Con base en la información disponible es posible suponer que la herbivoría subterránea y su combinación con la herbivoría aérea, no sólo podrían afectar el rendimiento de las plantas y la estructura y funcionamiento de la comunidad vegetal, sino también las poblaciones y comunidades de los consumidores. No obstante, los detalles de estas interacciones son poco conocidos.

En el presente trabajo se estudiaron los efectos de la herbivoría aérea simulada y su combinación con la herbivoría subterránea por insectos sobre el rendimiento de dos especies de gramíneas. También se evaluaron los efectos de la defoliación simulada sobre la comunidad de macroartrópodos rizófagos. El estudio se realizó en un pastizal subalpino dominado por dos especies de gramíneas amacolladas, *Muhlenbergia quadridentata* y *Festuca tolucensis* asociadas a un bosque de *Pinus hartwegii*, situado a 3200 m en Zoquiapan, estado de México, México. En este sitio la precipitación y temperatura media anual son de 1169 mm y 16°C, respectivamente. La precipitación se concentra en los meses de abril a octubre con un máximo en julio y otro en septiembre. Las temperaturas máximas ocurren de abril a agosto, y la época de heladas se extiende de octubre a marzo.

Inicialmente se estudió la composición y distribución vertical y horizontal de la comunidad de macroartrópodos rizófagos. La comunidad de rizófagos estuvo constituida por seis especies del orden Coleoptera y una especie del orden Diptera. Las especies dominantes fueron *Phyllophaga* (*Phytallus* grupo "pentaphylla") (Coleoptera:Melolonthidae) y *Trachyploeomimus* aff. *spurcus* (Coleoptera:Curculionidae). La densidad y biomasa anual de los taxa encontrados fueron de 1262 ind/m<sup>2</sup> y 37 g/m<sup>2</sup>, respectivamente. Estos valores son bajos comparados con los reportados para otras localidades. La distribución vertical de las especies se concentró en los primeros 10 cm del suelo durante todo el año. Las especies dominantes tuvieron un patrón de distribución horizontal agregado durante la mayor parte del año.

La respuesta de las plantas y de la comunidad de macroartrópodos rizófagos a la herbivoría aérea simulada se evaluó con manipulaciones experimentales de la frecuencia e intensidad de la defoliación sobre las gramíneas dominantes. La respuesta de *Muhlenbergia* y *Festuca* a la defoliación baja (consistente en corte del 30% de la altura de la planta) y alta (consistente en corte del 70 % de la altura de la planta) con frecuencia mensual durante junio y noviembre, en condiciones de campo, fue la siguiente: 1) después de seis defoliaciones estas especies recuperaron la biomasa aérea viva perdida. La biomasa aérea disminuyó únicamente después de dos eventos de defoliación en *Festuca* y cuatro en *Muhlenbergia*, debido probablemente a que la defoliación en estos períodos coincidió con la mayor actividad de crecimiento de estas especies y tuvo un efecto más negativo; 2) la defoliación no alteró la concentración de nitrógeno en la raíz de ambas especies. En condiciones de invernadero con la misma intensidad de defoliación que en el campo, pero con frecuencia quincenal durante un período de seis meses, las dos especies mostraron que la defoliación alta redujo la biomasa aérea viva, la biomasa de la raíz, y el contenido de nitrógeno en los tallos vivos. En cambio, la

concentración de nitrógeno sólo se redujo en la raíz de *Festuca*. Las respuestas observadas sugieren que *Muhlenbergia* y *Festuca* son susceptibles a la herbivoría pero no cambian sus patrones de asignación de recursos como las especies de gramíneas que han estado sometidas a una presión de herbivoría intensa en su historia evolutiva reciente.

La respuesta de la comunidad rizófaga a la herbivoría aérea se evaluó aplicando mensualmente (entre junio y noviembre) intensidades de defoliación de 30% y 70% de la altura del pasto a unidades de vegetación de un metro cuadrado del estrato herbáceo del bosque. La defoliación no alteró la densidad, la biomasa y la distribución vertical de la comunidad de macroartrópodos rizófagos. La diversidad medida con los índices de Shannon-Wiener ( $H'$ ) y Simpson ( $1/D$ ) aumentó significativamente (evaluado por medio de un programa de aleatorización) con el número de eventos de defoliación alta. La disminución de la biomasa radical en los sitios con defoliación alta probablemente incrementó la mortalidad de la especie rizófaga dominante, lo que aumentó la diversidad de estos sitios.

Los efectos conjuntos de la herbivoría aérea y subterránea se estudiaron únicamente en *Muhlenbergia*. Las plantas se sembraron en macetas y se mantuvieron en el bosque, con las mismas intensidades de defoliación que en los otros experimentos, pero con una frecuencia bimensual (entre noviembre y mayo). Para el tratamiento de herbivoría subterránea, se introdujeron larvas de *Phyllophaga* sp. en las macetas. La combinación de defoliación baja y rizofagia disminuyó la biomasa del componente aéreo y subterráneo y el contenido de nitrógeno de los tallos vivos de las plantas, mientras que la concentración de nitrógeno de los tallos y raíces no fue alterada. Comparativamente, las plantas sujetas a herbivoría subterránea y defoliación alta compensaron la pérdida de tejido aéreo, probablemente debido a un menor autosombreado. Por otra parte, la sobrevivencia y la biomasa de los rizófagos no resultó afectada por la defoliación, lo que podría atribuirse a que el contenido de N (y probablemente la calidad nutricional) de la raíz no fue alterada.

Los resultados sugieren que *Muhlenbergia* y *Festuca* son susceptibles a la herbivoría y que su respuesta a la herbivoría aérea y subterránea depende de la frecuencia e intensidad con la que ocurra el pastoreo. A su vez, el pastoreo intenso del sotobosque podría aumentar la diversidad de la comunidad de macroartrópodos rizófagos, y así promover la diversidad vegetal y animal.

## Summary

Studies on plant-herbivore interactions have focused mainly on aboveground herbivory and have neglected the below-ground component of such interactions, as well as the combined effects of both the above-and the below-ground components. On the basis of available information it can be argued that below-ground herbivory, and its combination with that occurring above-ground, not only could affect the performance of individual plants and the structure and functioning of the plant community, both also the populations and communities of their consumers. Nevertheless, the details of these set of multiple interactions are very poorly studied.

The study was carried out in a subalpine grassland dominated by the grasses *Muhlenbergia quadridentata* and *Festuca toluensis*, which constitute the understory of *Pinus hartwegii* forest, located at 3200 m a.s.l. in Zoquiapan, near México City. Rainfall (concentrated between the months of April and October) and average temperature of the site are 1169 mm and 16 °C, respectively. Maximum temperatures occur from April to August and there is a frost period which extends from October to March.

In the present thesis I studied the effects of simulated aboveground herbivory and its joint effects with below-ground herbivory by root-feeding insects upon the vegetative performance of two species of grass. I also assessed the effects of artificial defoliation on the community of root-feeding macroarthropods.

The first part of the study I analyze the composition and the spatial distribution (horizontal and vertical) of the community of root-feeding macroarthropods. This community was composed of six species of Coleoptera and one species of Diptera. The dominant species were *Phyllophaga* (*Phytallus* "pentaphylla" group) (Coleoptera:Melolonthidae) and *Trachyploeomimus* aff. *spurcus* (Coleoptera:Curculionidae). Density and annual biomass of the taxa were 1263 ind/m<sup>2</sup> and 37 g/m<sup>2</sup>, respectively. These values are low, relative to those reported from other localities. The individuals of this community were concentrated in the upper 10 cm of the ground through the year. The dominant species presented a clumped pattern of horizontal dispersion during most of the year.

The response of the plants and of the root-feeding community to simulated aboveground herbivory was assessed by means of experimental manipulations of the frequency and intensity of defoliation on the dominant grasses. The response of *Muhlenbergia* and *Festuca* to low (remove of 30% of the plants height) and high (remove of 70% of the plants height) defoliation with a monthly frequency was as follows: 1) after six defoliation episodes both species recovered the lost aboveground biomass. The aboveground biomass decreased only after two events of defoliation in *Festuca* and four in *Muhlenbergia*; these was probably due to the fact that defoliation in these periods coincided with the greatest growth activity of both species; 2) defoliation did not affect the nitrogen concentration in the roots of both species. Moreover, an experiment under greenhouse conditions with the same defoliation treatments as in the field, but with the fortnightly frequency during six months, both species reduced the aboveground biomass, the root biomass and the nitrogen content of

the live shoots under conditions of high defoliation. In contrast, root nitrogen concentration was reduced only in *Festuca*. The observed responses suggest that *Muhlenbergia* and *Festuca* are susceptible to defoliation but do not change their patterns of resource allocation, as is the case of the species of grass that have been under intensive pressure of herbivory throughout their recent evolutionary history.

The response of the arthropod rootfeeding community to aboveground herbivory was assessed by means of an experiment of artificial defoliation. Defoliation treatments were monthly removals (between June and November) of 30% and 70% of the height of the grassland in 1 m<sup>2</sup> plots. It was found that defoliation did not affect the density, biomass or vertical distribution of the rootfeeders. The mean value of the Shannon-Wiener ( $H'$ ) y Simpson ( $1/D$ ) diversity indices increased significantly (assessed by means of a bootstrap analysis) with the number of high defoliation events. The reduction of root biomass in the high defoliation treatments probably increased the mortality of species of rootfeeding macroarthropods, and this might explain the increase in diversity in these plots.

The joint effects of above and belowground herbivory was studied with *Muhlenbergia* only. Potted plants were established in the field and defoliation treatments were applied as in the experiments described previously but with bimonthly frequency (between November and May). For the belowground herbivory treatments larvae of *Phyllophaga* sp. were introduced into the pots. It was found that the combination of low defoliation and belowground herbivory decreased the above and belowground biomass and the nitrogen content of the live shoots. In contrast, above and belowground tissue nitrogen concentration were not affected. Plants subjected to high defoliation and belowground herbivory compensated for the loss of aboveground tissue due likely to a diminished selfshading. On the other hand, the survivorship and biomass of the rootfeeding macroarthropods was not affected by defoliation. This could be explained by the fact that the nitrogen content (i.e., tissue quality) of the roots was not affected.

These results suggest that *Muhlenbergia* and *Festuca* are susceptible to herbivory and also indicate that the response of plants to above and belowground herbivory depends on the frequency and intensity of aboveground grazing. Intense aboveground grazing, in turn, could increase the diversity of the rootfeeding macroarthropods and thus promote plant and animal diversity in these ecosystems.

# Introducción

---



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

## INTRODUCCION

Las interacciones que ocurren en el suelo han sido poco estudiadas (Andersen 1987, Brown y Gange 1990), no obstante que en algunos ecosistemas cerca del 50% de la biomasa vegetal se encuentra en las raíces y los rizomas. La mayor parte de los estudios sobre interacciones planta-herbívoro se han concentrado en el consumo de las porciones aéreas y sus estructuras reproductivas (Harper 1977, Brown *et al.* 1979; Crawley 1983), mientras que la herbivoría de las porciones subterráneas ha recibido menor atención (Andersen 1987; Brown y Gange 1990). Entre los efectos de la herbivoría subterránea a nivel del individuo, se ha reportado la disminución del crecimiento de *Quercus ilicifolia* (Fagaceae) como resultado de la actividad alimenticia de las ninfas de un insecto chupador, *Magisicada septendecin* (Hemiptera:Homoptera) (Karban 1980). El ataque de *Sphenoptera jugoslavica* (Coleoptera:Buprestidae) a las raíces de *Centaurea diffusa* (Asteraceae) disminuyó su tasa de crecimiento y aumentó su mortalidad (Powell y Myers 1988). En relación a la reproducción vegetal y la rizofagia, algunas plantaciones de maíz atacadas por *Diabrotica* spp. (Coleoptera:Chrysomelidae), y cultivos de vid atacados por *Vitacea polistiformis* (Lepidoptera:Sesiidae), disminuyeron la producción de frutos en un 14 y 90% respectivamente (Brown y Gange 1990).

Entre las causas que han contribuido a la escasez de investigaciones sobre la herbivoría subterránea, se encuentra la dificultad que presenta el ambiente edáfico para la observación y cuantificación de los procesos que ahí ocurren, por lo que también el desarrollo de trabajos experimentales *in situ* con los organismos que lo habitan resulta complicado. Por estas mismas razones, el conocimiento de la biología y en muchos casos aun

de la taxonomía de los organismos del suelo, es bastante limitado en comparación con los que habitan el ambiente aéreo. Este es el caso de los insectos herbívoros subterráneos, que han sido estudiados principalmente, cuando constituyen plagas de cultivos alimenticios, forrajeros u ornamentales (Graber *et al.* 1931; Islas 1964; King *et al.* 1981; Gerson 1991) o cuando tienen importancia como agentes de control biológico (Scott y Sagliocco 1991; Blossey 1993). Los estudios tendientes a conocer la dinámica y composición de las comunidades de rizófagos a través del tiempo son escasos (e.g. Lloyd y Kumar 1977; Muller 1989), no obstante su papel en la dinámica de la sucesión vegetal (Brown y Gange 1989) al consumir, como es el caso de los nemátodos, de 5 a 15% de la producción primaria neta (Detling 1987, en Moore *et al.* 1991).

La frecuencia y la intensidad de defoliación pueden influir en la respuesta de la planta (Caldwell 1984; Dirzo 1984). No todas las plantas reanudan su crecimiento a la misma tasa y la frecuencia de defoliación puede determinar la cantidad de producción de nuevo tejido aéreo, como ha sido demostrado en las gramíneas *Festuca scabrella* y *Danthonia parryi* (Willms 1991). Los patrones de defoliación también pueden cambiar la respuesta de las plantas (Gold y Caldwell 1989). La reanudación del crecimiento de *Agropyron desertorum* (Gramineae) fue afectado por el patrón espacial de defoliación (Gold y Caldwell 1989). La defoliación de dos a tres láminas situadas en la parte más baja del tallo de la planta removió hojas viejas que fueron reemplazadas con la producción de hojas nuevas en la parte alta del tallo. La pérdida de hojas en la parte alta del tallo afectó hojas jóvenes que en pocos casos fueron reemplazadas, pues la pérdida de material foliar joven es más perjudicial que la de material foliar viejo.

El patrón espacial en que ocurre la defoliación es muy importante. En las gramíneas, por ejemplo, la posición de los meristemas cambia durante la época de crecimiento, por lo que la porción del tallo que sea separada puede determinar la respuesta de las plantas (Jameson 1963; Caldwell 1984). Además de la magnitud y el tipo específico de tejido cortado, el momento de ocurrencia de la defoliación también puede ser crítico para la productividad y sobrevivencia de la planta (Crawley 1983; Dirzo 1984). En condiciones naturales, el ganado u otros herbívoros de gran talla no domesticados tienen un patrón de defoliación selectivo. Norton y Johnson (1983) encontraron que en una área sembrada con *Agropyron* spp. sujeta a pastoreo, alrededor del 70% de las plantas fueron defoliadas en algún grado. Estos autores encontraron que existió preferencia por plantas que tuvieron entre 11 y 400 cm<sup>2</sup> de área basal y encontraron también que la mayor parte de las plantas sólo fueron defoliadas una vez. En dicho estudio, la severidad de la defoliación estuvo inversamente relacionada con el tamaño de la planta, las plantas pequeñas perdieron mayor volumen que las de mayor tamaño, cuando ambas tenían una cobertura similar.

Los cambios estructurales que genera el pastoreo en la planta, pueden alterar su funcionamiento. Belsky (1986) ha resumido en siete puntos las respuestas fisiológicas por medio de las cuales las plantas reemplazan la pérdida de tejido: 1) incremento de la tasa fotosintética del tejido residual; 2) incremento de la distribución de fotosintatos recién adquiridos hacia láminas foliares jóvenes; 3) redistribución de fotosintatos de cualquier punto en la planta hacia los tallos; 4) pérdida de tejido viejo, menos activo fotosintéticamente; 5) incremento de intensidad de luz hacia el tejido subyacente; 6) incremento en el desarrollo de

los tallos de reemplazo después de la separación de meristemos apicales dominantes, y 7) incremento de la eficiencia del uso de agua como resultado de la reducción de las superficies de transpiración. Los tres primeros tienen consecuencias para los procesos subterráneos.

Con respecto al primer punto, se ha documentado que la tasa fotosintética neta después de la defoliación simulada disminuye pero puede aumentar después de un período de crecimiento debido a un incremento en la tasa fotosintética neta del tejido residual (Detling *et al.* 1979).

Se ha encontrado que con frecuencia la distribución de fotosintatos en las plantas sujetas a pastoreo continuo cambia y se distribuye más a las partes aéreas que a las subterráneas, con la consecuente disminución en la producción de raíces (McNaughton 1983). Esta disminución también se ha documentado en el campo comparando zonas severamente pastoreadas con zonas donde el pastoreo ha sido ligero (Ingham y Detling 1984; Schuster 1964; Weaver 1950). En condiciones ambientales controladas, la simulación de la herbivoría ha dado resultados similares a los de campo. Por ejemplo, plantas defoliadas de *Bouteloua gracilis* (Gramineae) con una historia de pastoreo intenso disminuyen la asignación de biomasa a las raíces en respuesta a la defoliación, mientras que plantas de la misma especie sujetas a pastoreo ligero no cambian su patrón de distribución de biomasa entre tallos y raíces cuando han sido defoliadas (Jaramillo y Detling 1988).

En otro trabajo con poblaciones de *Agropyron smithii* (Gramineae) provenientes de sitios con historias de pastoreo ligero y severo, la defoliación causó una disminución de 33% en la producción de raíces nuevas y de 37% en la biomasa subterránea total con relación a los individuos no defoliados (Polley y Detling 1988). Otros estudios han señalado que no

solamente la producción y distribución de los tejidos de la planta son afectados por la herbivoría, sino también la calidad de los tejidos remanentes y de los exudados radiculares. Bokhari y Singh (1974), encontraron disminución en el crecimiento de la raíz y las concentraciones totales de carbohidratos no estructurales de *Agropyron smithii* en condiciones de laboratorio, y aumento de exudados radicales con la intensidad del corte.

Los cambios inducidos por la herbivoría en la distribución de fotosintatos dentro de las plantas, o los cambios en la tasa de producción primaria y en la productividad total, son parcialmente el resultado de interacciones entre los herbívoros, la planta y la cadena alimenticia subterránea (Seastedt 1985; Moore *et al.* 1991). La respuesta de las plantas a la herbivoría aérea puede influir en la estructura de la cadena alimenticia subterránea en la rizósfera, en las tasas de mineralización del nitrógeno, la disponibilidad del fósforo y en las tasas de intercambio de nutrimentos entre las plantas y la biota del suelo (Moore *et al.* 1991). Estos cambios también pueden alterar el rendimiento de los herbívoros subterráneos. Los estudios hasta ahora efectuados han aportado evidencias ambiguas. En algunos casos, bajo una presión de pastoreo moderada, la densidad de nemátodos rizófagos y artrópodos saprófagos y rizófagos aumenta (Smolik y Dodd 1983, Stanton 1983, Ingham y Detling 1984, Merrill *et al.* 1994), mientras que en otros la densidad no se altera, pero su biomasa se incrementa (Hutchinson y King 1980, Roberts y Morton 1985, Seastedt *et al.* 1986). El incremento de la productividad de los pastizales por medio de cortes frecuentes también puede aumentar la densidad de los artrópodos rizófagos (Seastedt *et al.* 1988, Kard y Hain 1988).

Seastedt (1985) sugiere tres mecanismos mediante los cuales podría explicarse el

incremento en la biomasa de los herbívoros subterráneos como consecuencia de niveles moderados de pastoreo: 1) incremento en el contenido de nitrógeno de las plantas; 2) disminución en las sustancias vegetales defensivas; 3) incremento en la tasa de renovación de raíces, cuyo resultado será una mayor producción de raíces senescentes con una mayor concentración de nitrógeno debida a la inmovilización de este elemento por los microorganismos. También sería posible que la redistribución de otros elementos distintos del nitrógeno, como los carbohidratos, hacia las partes aéreas, condujese a un mejoramiento de la calidad de la raíz (Seastedt *et al.* 1988) y tal vez a una mejora sustancial en la calidad del alimento de los rizófagos (Seastedt 1987).

Esto sugiere que puede haber una interacción indirecta entre herbívoros aéreos y subterráneos a través de la planta. Dicha interacción se ha comenzado a investigar a nivel individual, con insectos folívoros y rizófagos (Moran y Witham 1990; Master y Brown 1992). Los resultados muestran que la interacción puede ser asimétrica, pues los folívoros se benefician por la actividad de los rizófagos que producen un aumento en el contenido de nitrógeno del tejido foliar, mientras que estos últimos resultan perjudicados.

Los efectos conjuntos de la herbivoría aérea y subterránea se han estudiado poco pero han mostrado que reducen la producción de raíces y follaje (Ridsdill Smith 1977). También pueden tener consecuencias mucho más severas que la pérdida de material foliar. Por ejemplo, se ha demostrado que no solo reducen la biomasa radical, sino también disminuyen la sobrevivencia y la producción de flores (Reichman y Smith 1991).

Como se puede apreciar, la herbivoría tiene efectos directos sobre el crecimiento de la

planta; sin embargo, en respuesta a ella, las plantas pueden cambiar sus tasas fotosintéticas y alterar la distribución de fotosintatos para compensar el tejido perdido. Estos cambios pueden tener potencialmente un impacto sobre los herbívoros (aéreos o subterráneos) y en las relaciones simbióticas de la planta a nivel radical.

En esta compleja interacción se enlaza información proveniente de diferentes niveles jerárquicos (población y comunidad), por lo que en la presente investigación se utilizan ambos tipos de respuesta con el fin de comprender el funcionamiento del sistema herbívoro aéreo-planta-herbívoro subterráneo.

Las investigaciones sobre herbivoría que se han efectuado en nuestro país, han considerado la herbivoría subterránea únicamente en el contexto de los agroecosistemas. Algunos de los organismos que constituyen la comunidad de herbívoros subterráneos en ocasiones se convierten en plagas que reducen el rendimiento de cultivos básicos como el maíz y ocasionan pérdidas cuantiosas para la agricultura (Ríos y Romero 1982). Sin embargo ningún estudio ha contemplado la interacción entre la herbivoría aérea y subterránea y mucho menos en ecosistemas no manejados por el hombre.

En los bosques templados del centro de México, es usual la cría de ganado bovino y ovino. Esta se sustenta en el pastoreo de diversas especies de gramíneas perennes amacolladas que forman parte de la cubierta herbácea de estos bosques, sin que hasta ahora se hayan precisado sus efectos en las plantas y en la fauna del suelo. Considerando la relevancia de este tema en el estudio de las interacciones ecológicas, así como su impacto potencial en las áreas de conservación y manejo de recursos naturales, en el presente trabajo se realizaron experimentos en campo e invernadero con dos especies de gramíneas nativas de

los bosques de pino del centro de México y sus rizófagos asociados. Los experimentos se implementaron con enfoques fitocéntrico y zoocéntrico con el objetivo de estudiar la relación entre ambos tipos de herbivoría.

El trabajo está estructurado en cuatro capítulos. En el primero se describe la composición de la comunidad de macroartrópodos rizófagos, lo que proporciona la información básica del componente zoocéntrico de la interacción, la cual fundamenta los otros aspectos de la investigación. En el segundo capítulo se analiza la respuesta de las plantas a la defoliación simulada, enfatizando los efectos en el componente subterráneo, en ausencia o disminución de herbivoría subterránea. En el tercer capítulo se estudian los efectos de la herbivoría aérea sobre la comunidad rizófaga, analizando los cambios en la densidad, biomasa y diversidad de esta comunidad. Finalmente, en el cuarto capítulo se estudian los efectos conjuntos de la herbivoría aérea y subterránea, en sus efectos y consecuencias sobre las plantas y los herbívoros subterráneos.

## Referencias

- Andersen, D. 1987. Below-ground herbivory in natural communities: a review emphasizing fossorial animals. *Quarterly Review of Biology* 62:261-286.
- Belsky, J.A. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist* 127:870-892.
- Blossey, B. 1993. Herbivory belowground and biological weed control: life history of a root-boring weevil on purple loosestrife. *Oecologia* 94:380-387.
- Bokhari, U.G. y J.S. Singh. 1974. Effects of temperature and clipping on growth, carbohydrate reserves, and root exudation of western wheatgrass in hydroponic culture. *Crop Science* 14:790-794.
- Brown, J.H., Reichman, J.O. y D.W. Davidson. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:201-227.
- Brown, V. K. y A.C. Gange. 1989. Herbivory by soil-dwelling insects depresses plant species richness. *Functional Ecology* 3:667-671.
- Brown, V.K. y A.C. Gange. 1990. Insect herbivory below-ground. *Advances in Ecological Research* 20:1-58.
- Caldwell, M.M. 1984. Plant requirements for prudent grazing. En: National Research Council/National Academy of Sciences (Eds.). *Developing strategies for rangeland management. A report prepared by the committee on developing strategies for rangeland management.* Westview Press. Boulder, Colorado USA.
- Crawley, M.J. 1983. *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions.* Blackwell Scientific, Oxford, England. 437 p.
- Detling, J.K., Dyer, I.M. y D.T. Winn. 1979. Net photosynthesis, root respiration, and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing. *Oecologia* 41:127-134.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. En: Dirzo, R. y J. Sarukhán (Eds.) *Perspectives on plant population ecology.* Sinauer Assoc., Sunderland, Mass. USA. pp. 141-165.
- Gerson, U. 1991. Arthropod root pests. En: Waisel, Y., Eshel, A. and U. Kafkafi (Eds.) *Plant roots. The hidden half.* Marcel Dekker, Inc. Ney York, USA. pp. 789-806.
- Gold, G.W. y M. M. Caldwell. 1989. The effects of the spatial pattern of defoliation on regrowth of a tussock grass. *Oecologia* 80:289-296.

- Graber, L.F., C.L. Fluke y S.T. Dexter. 1931. Insect injury of blue grass in relation to the environment. *Ecology* 12:547-566.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, New York, New York, USA. 892 p.
- Hutchinson, K.J. y K.L. King. 1980. The effects of sheep stocking level on invertebrate abundance, biomass and energy utilization in a temperate sown grassland. *Journal of Applied Ecology* 17:369-387.
- 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 *Cynomis ludovicianus* colonies and adjacent uncolonized areas. *Oecologia* 63:307-313.
- Islas, F. 1964. Biología y combate de la gallina ciega *Phyllophaga rubella* en San Cayetano, México. Boletín Técnico Instituto Nacional de Investigaciones Forestales México 13: 1-23.
- Jameson, A. D. 1963. Responses of individual plants to harvesting. *Botanical Review* 29:532-594.
- Jaramillo, V. y J.K. Detling. 1988. Grazing history, defoliation, and competition: effects on shortgrass production and nitrogen accumulation. *Ecology* 69:1599-1608.
- Karban R. 1980. Periodical cicada nymphs impose periodical oak tree wood accumulation. *Nature* 287:326-327.
- Kard, M.B. y F.P. Hain. 1988. Influence of ground covers on white grub (Coleoptera: Scarabaeidae) populations and their feeding damage to roots of Fraser Christmas trees in the southern Appalachians. *Environmental Entomology* 17:63-66.
- King, P.D., Mercer, F.C. y J.S. Meekings. 1981. The ecology of black beetle *Heteronychus arator* (F.) (Coleoptera:Scarabaeidae). Influences of plant species on larval consumption, utilization and growth. *Entomologia Experimental et Applicata* 29:109-116.
- Lloyd, J.E. y R. Kumar. 1977. Root feeding insects of a short grass prairie and their response to grazing pressure and ecosystem stresses. En: Marshall, D.J. (Ed.). The belowground ecosystem: a synthesis of plant-associated processes. Range Science Department Scientific Series 26. pp. 267-272.
- Master, G.J. y V.K. Brown. 1992. Plant-mediated interactions between two spatially separated insects. *Functional Ecology* 6:175-179.

- Merrill, E., Stanton L.N. y J.C. Hak. 1994. Responses of bluebunch wheatgrass, Idaho fescue, and nematodes to ungulate grazing in Yellowstone National Park. *Oikos* 69:231-240.
- McNaughton, S.J. 1983. Serengeti grassland ecology: The role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecological Monographs* 53: 291-320.
- Moore, J.C., Hunt W.H. y E.T. Elliot. 1991. Ecosystem perspectives, soil organisms and herbivores. En: Barbosa, P., Kruschik, A.V. & C.G. Jones (Eds). *Microbial mediation of plant-herbivore interactions*. John Wiley & Sons, Inc. U.S.A. pp. 105-140.
- Moran, N.A. y T.G. Whitham. 1990. Interspecific competition between root-feeding and leaf-galling aphids mediated by host-plant resistance. *Ecology* 71:1050-1058.
- Muller, H. 1989. Structural analysis of the phytophagous insect guilds associated with the roots of *Centaurea maculosa* Lam. *C. diffusa* Lam., and *C. vallesiaca* Jordan in Europe: 1. field observations. *Oecologia* 78: 41-52.
- Norton, E.B. y P.S. Johnson. 1983. Pattern of defoliation by cattle grazing crested wheatgrass pastures. En: Smith A.J. & V. W. Hays (Eds.). *Proceedings of the XIV International Grassland Congress*. Westview Press, Boulder. U.S.A.
- Polley, W.H. y J.K. Detling. 1988. Herbivory tolerance of *Agropyron smithii* populations with different grazing histories. *Oecologia* 77:261-267.
- Powell, R.D. y J.H. Myers. 1988. The effect of *Sphenoptera jugoslavica* Obenb. (Col.,Buprestidae) on its host plant *Centaurea diffusa* Lam. (Compositae). *Journal of Applied Entomology* 106:25-45.
- Reichman, O.J. y S.C. Smith. 1991. Responses to simulated leaf and root herbivory by a biennial, *Tragopogon dubius*. *Ecology* 72:116-124.
- Ridsdill Smith, J.T. 1977. Effects of root-feeding by scarabaeid larvae on growth of perennial ryegrass plants. *Journal of Applied Ecology* 14:73-80.
- Ríos, F. y P.S. Romero. 1982. Importancia de los daños al maíz por insectos del suelo en el estado de Jalisco. *Folia Entomológica Mexicana* 52:41-60.
- Roberts, R.J. y R. Morton. 1985. Biomass of larval scarabaeidae (Coleoptera) in relation to grazing pressures in temperate, sown pastures. *Journal of Applied Ecology* 22:863-874.

- Schuster, J.L. 1964. Root development of native plants under three grazing intensities. *Ecology* 45:63-70.
- Scott, K.J. y J.L. Saggiocco. 1991. *Chamaesphecia dorylifformis* (Lep.:Sesiidae), a second root borer for the control of *Rumex* spp. (Polygonaceae) in Australia. *Entomophaga* 36:245-251.
- Seastedt, T.R. 1985. Maximization of primary and secondary productivity by grazers. *American Naturalist* 126: 559-564.
- Seastedt, T.R., Hayes C.D. y N.J. Petersen. 1986. Effects of vegetation, burning and mowing on soil macroarthropods of tallgrass prairie. En: Clambey, K.G. & Pemble (Eds.). Ninth North American prairie conference, Tri-College Press, Fargo, ND, pp. 99-102.
- Seastedt, T.R., Todd C.T. y S.W. James. 1987. Experimental manipulations of arthropod, nematode and earthworm communities in a North American grassland. *Pedobiologia* 30:9-17.
- Seastedt, T., Ramundo A.R. y D.C. Hayes. 1988. Maximization of densities of soil animals by foliage herbivory: empirical evidence, graphical and conceptual models. *Oikos* 51:243-248.
- Smolik, J.D. y J.L. Dodd. 1983. Effects of water and nitrogen, and grazing on nematodes in a shortgrass prairie. *Journal of Range Management* 36:744-748.
- Stanton, N.L. 1983. The effect of clipping and phytophagous nematodes on net primary production of blue grama, *Bouteloua gracilis*. *Oikos* 40:249-257.
- Weaver, J.E. 1950. Effects of different intensities of grazing on depth and quantity of roots of grasses. *Journal of Range Management* 3:100-113.
- Willms, D.W. 1991. Cutting frequency and cutting height effects on rough fescue and parry oat grass yields. *Journal of Range Management* 44:82-85.

# **Capítulo 1**

---

**Composición de especies de la comunidad de macroartrópodos rizófagos de un pastizal subalpino asociado a un bosque de coníferas, en México**

## COMPOSICION DE ESPECIES DE LA COMUNIDAD DE MACROARTROPODOS RIZOFAGOS DE UN PASTIZAL SUBALPINO ASOCIADO A UN BOSQUE DE CONIFERAS, EN MEXICO

### Introducción

Los artrópodos del suelo constituyen uno de los componentes más abundantes de la fauna edáfica. Los rizófagos mayores de 2 mm de longitud, a los que se les ha clasificado como macroartrópodos según Dunger (1974 en Eisenbeis y Wichard 1987), han sido muy poco estudiados. El conocimiento de estas especies y de su biología se restringe a aquellas que dañan la producción de cultivos alimenticios, forrajeros u ornamentales (Cherry 1985; Graber 1931; Islas 1964; King *et al.* 1981; Lim *et al.* 1980; Reinhard 1946; Ritcher 1957; Rodríguez del Bosque 1981, 1988; Weiner y Capinera 1980) y a las que pueden ser utilizadas como agentes de control biológico contra malezas (Blossey 1993). Las especies de rizófagos no asociadas a cultivos apenas han comenzado a estudiarse. Tal es el caso, por ejemplo, de la rizofauna asociada a *Centaurea maculosa* (Asteraceae) en Europa (Muller 1989), o los herbívoros subterráneos asociados a una pradera de pastos cortos (Lloyd y Kumar 1977). En México sólo se ha estudiado la comunidad de coleópteros edafícolas de Laguna Verde, Veracruz (Villalobos y Lavelle 1990) y el grupo trófico de los artrópodos rizófagos en el mismo sitio (Lavelle 1981) y en Bonampak, Chiapas (Lavelle y Kohlmann 1984). Esto ha sido así, a pesar de que la composición de la comunidad vegetal, la dinámica del establecimiento de varias especies vegetales y las interacciones entre ellas pueden ser afectadas por la herbivoría subterránea (Brown y Gange 1989; Brown 1989; Ramsell, Malloch y Whittaker 1993).

Como una fase inicial en esta dirección, resulta importante conocer la composición específica y la abundancia de las especies rizófagas, así como sus patrones de distribución temporal y espacial. Por lo tanto, en el presente trabajo se plantearon las siguientes preguntas:

¿Cuáles especies de macroartrópodos rizófagos están presentes en un pastizal subalpino y como varía su densidad y biomasa durante el año?, ¿Cómo es la distribución vertical de las especies durante el año?, ¿Cómo es el patrón de distribución horizontal de los taxa con mayor importancia relativa durante un período anual?

#### **Area de Estudio**

El sitio se localiza en la Estación Experimental Forestal de Zoquiapan (administrada por la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma Chapingo), entre los estados de México y Puebla. La estación se encuentra dentro del Parque Nacional Zoquiapan, en la zona del Eje Neovolcánico. La altitud varía entre los 3000 y 3500 m (Franco y Búrquez 1981). La precipitación media anual es de 1169 mm y la temperatura media anual es de 11°C (promedios de 20 años de la estación climatológica de Río Frío, ubicada a 8 km al NNW de la Estación Zoquiapan). La precipitación se concentra de abril a octubre con máximos en julio y septiembre. Las temperaturas máximas ocurren de abril a agosto, y la época de heladas se extiende de octubre a marzo. Los suelos son andosoles mólicos, ricos en nitrógeno, calcio, magnesio y potasio y pobres en fósforo; tienen baja cohesión y buen drenaje y aireación. Las texturas predominantes son francas y franco arenosas (Franco y Búrquez 1981).

La vegetación corresponde a un bosque abierto de coníferas con dominancia de *Pinus hartwegii* Lindl., con la concurrencia de *Pinus montezumae* Lamb., *P. leiophylla* Schl. & Cham., *P. ayacahuite* Ehr., *P. pseudostrobus* Lindl., *Abies religiosa* (H.B.K.) Cham. & Schl., *Cupressus lindleyi* Klotzsch., *Quercus crassipes* H. & B., *Q. rugosa* Née., *Q. laurina* H. & B. y *Alnus firmifolia* Fern. (Rzedowski y Rzedowski 1979). Característicamente, en el sotobosque se presentan zacatonales densos con dominancia de *Muhlenbergia quadridentata* (H.B.K.) Kunth y *Festuca tolucensis* H.B.K. Asociados a éstas se encuentran otras especies de los mismos géneros y distintas especies de herbáceas. La diversidad en el estrato herbáceo, es máxima en los meses de julio y noviembre, y disminuye durante los meses de febrero y marzo (Obieta y Sarukhán 1981). El pastoreo por ganado vacuno es frecuente y los sitios pastoreados son por lo general más diversos que los sitios excluidos contiguos (Obieta y Sarukhán 1981). En los sitios pastoreados las dicotiledóneas (principalmente *Alchemilla procumbens* Rose.) son las especies dominantes, mientras que en las áreas excluidas las gramíneas como *Muhlenbergia quadridentata* (H.B.K.) Kunth son las más importantes (Obieta y Sarukhán 1981).

## **Materiales y Métodos**

### *Muestreo*

Se muestreó una área de 1 ha (100 x 100 m), en una ladera con exposición NNE, a una altitud de 3200 m. El muestreo de la comunidad de macroartrópodos rizófagos se efectuó durante 14 meses (agosto de 1991 a octubre de 1992). Mensualmente se eligieron 10 puntos al azar dentro del área. En cada uno se tomó una muestra consistente en un cubo de suelo de

30 x 30 x 30 cm. La profundidad de las muestras se determinó con base en un muestreo previo donde se encontró que el 90% de la biomasa de raíces se encontraba en los primeros 15 cm del suelo y el 90% de la fauna rizófaga se concentraba en los primeros 20 cm de profundidad. Los cubos de suelo obtenidos se dividieron en tres niveles: 0 a 10, 10 a 20 y 20 a 30 cm de profundidad. De cada nivel se separaron manualmente los macroartrópodos rizófagos (insectos mayores de 2 mm de longitud) y se registró el número de individuos de los diferentes taxa. Los individuos colectados se fijaron en líquido de Pampel por lo menos durante 24 hr. (Morón y Terrón 1988). Posteriormente se colocaron sobre una toalla de papel para eliminar el exceso de fijador y se pesaron. Las muestras se conservaron en una solución de alcohol al 70%. Las larvas de los últimos estadios de todas las especies encontradas se mantuvieron vivas con el fin de obtener adultos y lograr una identificación precisa. Para tal efecto, se trasladaron al laboratorio en cajas de Petri o recipientes de plástico con suelo y humus, se mantuvieron en oscuridad total a una temperatura de 18 a 20°C y se revisaron cada 15 o 20 días para registrar la presencia de pupas o adultos. Se calculó para cada mes el Índice de Dispersión Estandarizado de Morisita (Krebs 1989) para determinar si el patrón de distribución horizontal de las especies dominantes era agregado.

## **Resultados**

### *Densidad y Biomasa*

Se recolectaron un total de 1268 individuos y ocho especies de los órdenes Coleoptera y Diptera a lo largo de los 14 meses. El primero fue el más abundante y diverso con cinco familias y siete especies, mientras que el segundo sólo estuvo representado por una familia y

una especie. La densidad anual de los taxa encontrados fue de 1262 ind/m<sup>2</sup> y la biomasa fue de 37 g/m<sup>2</sup>. La mayor densidad y biomasa se encontró en las especies del orden Coleoptera (Tabla 1). La especie más abundante fue *Trachyploeomimus* aff. *spurcus* Champion. *Phyllophaga* (*Phytallus*) grupo "pentaphylla" sp. 1 (*sensu* Morón 1986) fue la especie cuya biomasa alcanzó los mayores valores (Tabla 1). La composición de especies de la comunidad se mantuvo constante durante el año de estudio. La densidad promedio por mes fue 102 ind/m<sup>2</sup>, pero osciló entre 50 (mayo) y 162 (septiembre). Entre los meses de agosto y octubre la densidad de los taxa dominantes y de *Hemicrepidius* fue máxima y entre marzo y junio se encontraron las densidades más bajas (Fig. 1). Este patrón no es consistente con el observado en el caso de la biomasa (Fig. 2), ya que ésta por lo general fue baja (promedio mensual de 3 g/m<sup>2</sup>) y solo tuvo valor alto en el mes de noviembre de 1991; en el mes de marzo de 1992 presentó el valor mínimo (Fig. 2).

#### *Distribución Vertical y Horizontal*

En el estrato comprendido entre los 0 y 10 cm de profundidad se concentró el 85% (1027 individuos) del total de los individuos colectados y este patrón no se modificó durante el año (Fig. 3). En todos los meses, el porcentaje de individuos localizados entre los 20 y 30 cm fue menor al 6%, y en marzo de 1991 y agosto de 1992 no hubo individuos en este estrato. Los taxa dominantes mostraron un patrón de distribución horizontal agregado durante la mayor parte del año (Fig. 4). La familia Curculionidae tuvo un patrón de dispersión con mayor contagio o más agregado que la familia Melolonthidae (*sensu* Endrodii 1966). Se encontró para esta última un patrón de distribución aleatorio en los meses de mayo y junio.

Tabla 1. Biomasa (B), densidad (D), porcentaje de biomasa total (%B) y porcentaje de densidad (%D) de las especies de macroartópodos rizófagos. Los datos son medias  $\pm$  1 D.E., n=132.

Taxa	B g/m <sup>2</sup>	%B	D ind/m <sup>2</sup>	%D
<b>COLEOPTERA</b>				
Melolonthidae	2.5 $\pm$ 1.8	84	42 $\pm$ 20.3	41
<i>Phyllophaga</i> sp.1*	2 $\pm$ 1.8	67	15 $\pm$ 6.6	14
sp.2	0.50 $\pm$ 0.5	17	27 $\pm$ 16.3	27
Curculionidae				
<i>Trachyploeomimus</i> aff. <i>spurcus</i>	0.20 $\pm$ 0.15	7	36 $\pm$ 16	35
Chrysomelidae	0.04 $\pm$ 0.05	1 5	10 $\pm$ 7.2	9
Elateridae	0.14 $\pm$ 0.14	4	11 $\pm$ 9.5	10
<i>Hemicrepidius</i> sp.	0.11 $\pm$ 0.12	1	9 $\pm$ 8.5	8
<i>Agriotes</i> sp.	0.03 $\pm$ 0.04		2 $\pm$ 3.2	2
Tenebrionidae				
Helopini	0.08 $\pm$ 0.09	3	3 $\pm$ 1.7	3
<b>DIPTERA</b>				
Bibionidae	0.01 $\pm$ 0.03	0.4	1 $\pm$ 2.2	1

\* ambas especies pertenecen al subgénero *Phytallus* y al grupo "pentaphylla"

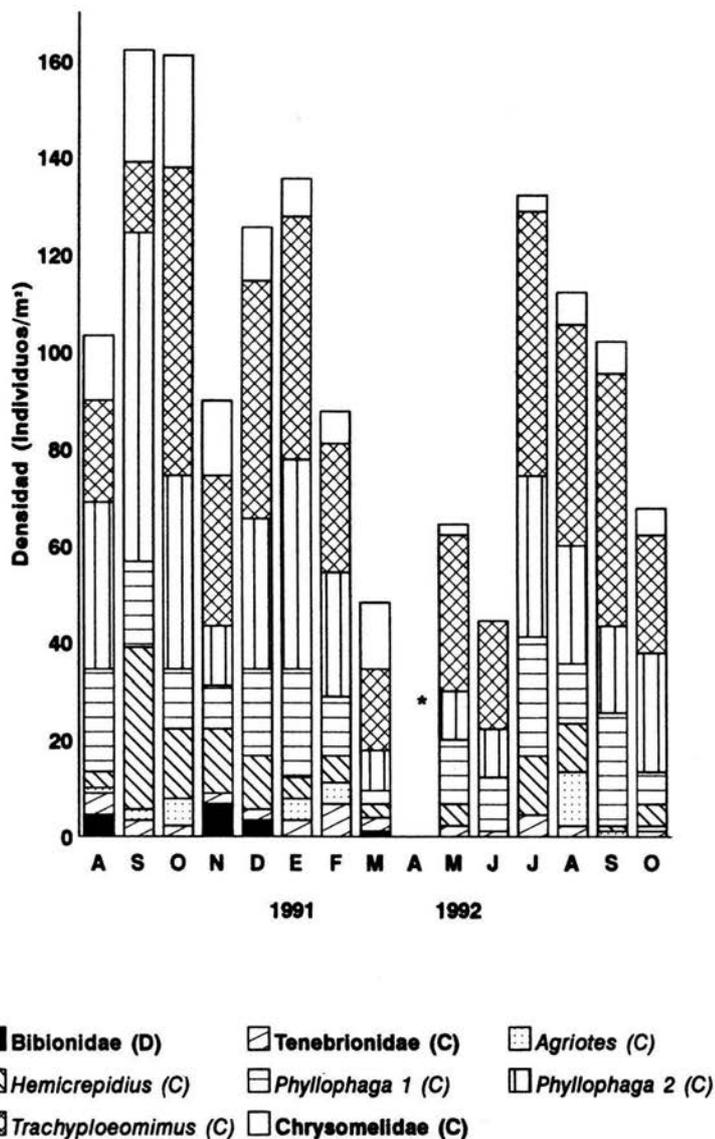
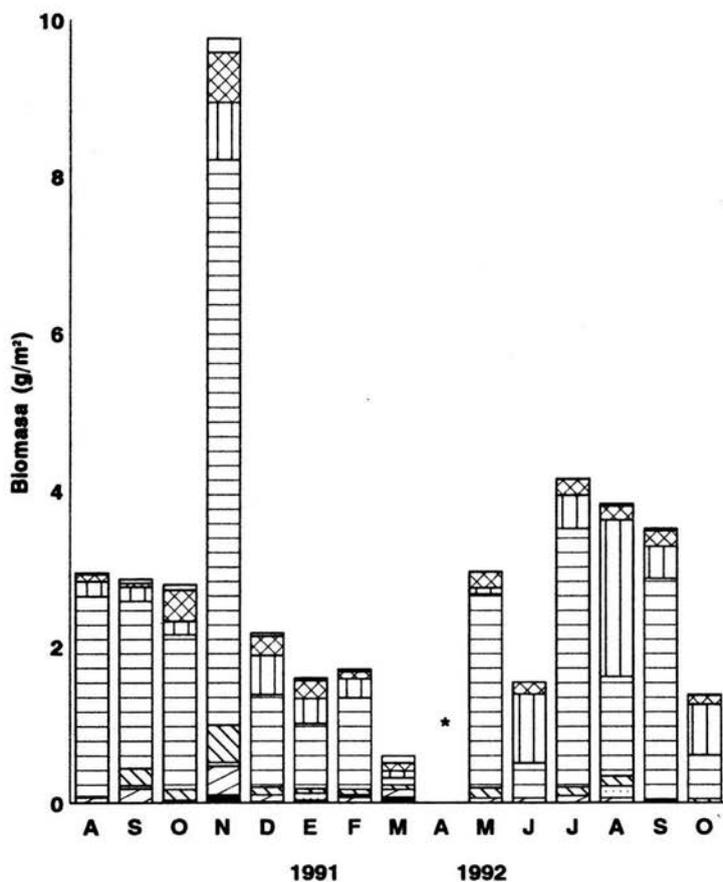


Figura 1. Variación mensual en la densidad de la comunidad de macroartrópodos rizófagos en Zoquiapan, Méx. (C) Coleoptera; (D) Diptera. \*-Datos incompletos del muestreo.



- |                               |                            |                            |
|-------------------------------|----------------------------|----------------------------|
| ■ <b>Bibionidae (D)</b>       | ▨ <b>Tenebrionidae (C)</b> | ▤ <b>Agriotes (C)</b>      |
| ▧ <b>Hemicrepidius (C)</b>    | ▩ <b>Phyllophaga 1 (C)</b> | ▪ <b>Phyllophaga 2 (C)</b> |
| ▣ <b>Trachyploeomimus (C)</b> | □ <b>Chrysomelidae (C)</b> |                            |

Figura 2. Variación mensual en la biomasa de la comunidad de macroartrópodos rizófagos en Zoquiapan, Méx. (C) Coleoptera; (D) Diptera. \* Datos incompletos del muestreo.

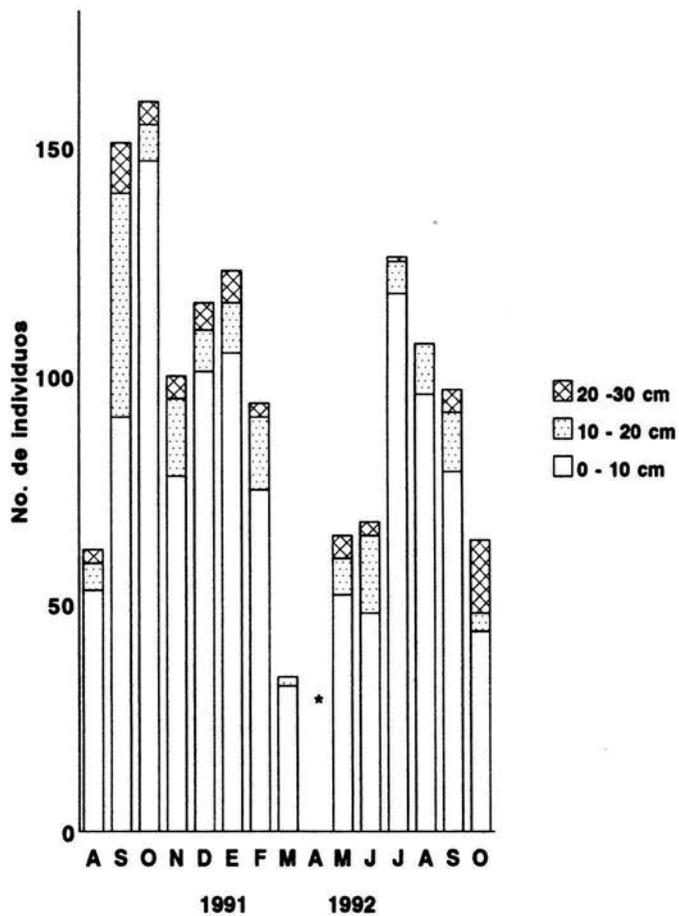


Figura 3. Distribución vertical de la comunidad de macroartrópodos rizófagos en los primeros 30 cm del perfil del suelo en Zoquiapan, Méx.  
 \* Datos incompletos del muestreo.

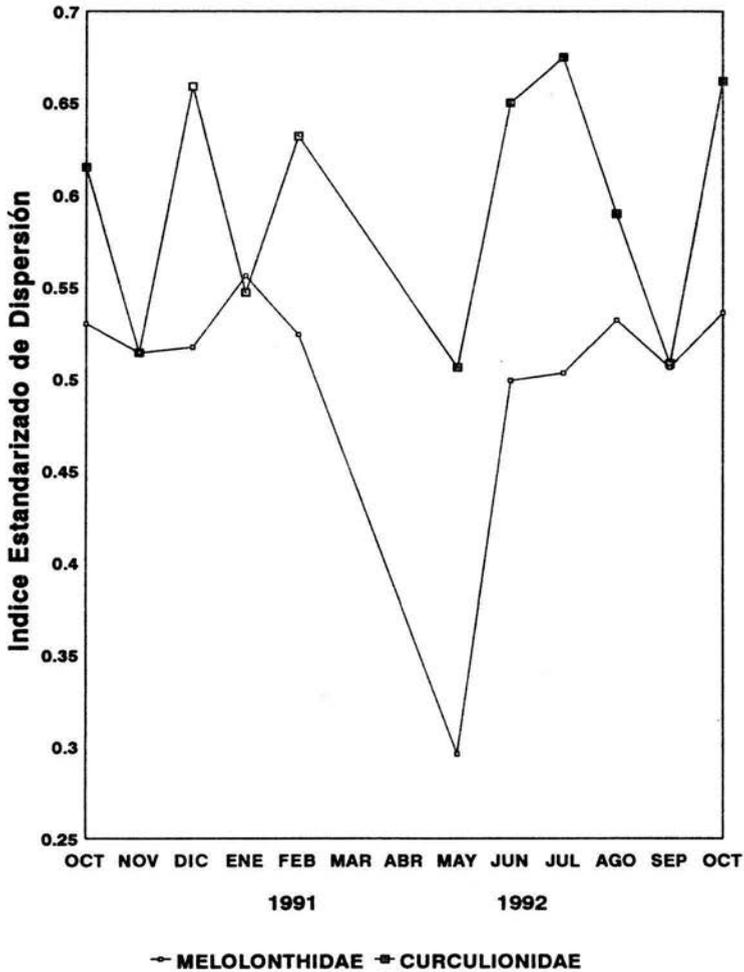


Figura 4. Índice de Dispersión Estandarizado de Morisita para los taxa dominantes. Los valores > 0.5 indican un patrón de agregación significativo (95% confianza), los valores < 0.5 indican distribución al azar.

## Discusión

Al comparar la densidad y la biomasa de los coleópteros de los zacatonales de Zoquiapan con otras comunidades de distintas localidades (Tabla 2), se puede considerar que su densidad y biomasa son relativamente bajas. Sin embargo, se debe considerar que en los trabajos referidos en la Tabla 2, no se reportan todos los taxa de rizófagos. De igual manera, el tamaño y número de las muestras es variable, así como el período estudiado. Al comparar las densidades de las familias de coleópteros que se encontraron en Zoquiapan con las reportadas en otros trabajos (Tabla 3), se puede apreciar que las familias Melolonthidae (también reportada como Scarabaeidae), Elateridae y Chrysomelidae son los grupos predominantes de macroartrópodos rizófagos en distintas localidades y es probable que sean los herbívoros más importantes en esos ambientes. La importancia de la familia Melolonthidae queda de manifiesto si se considera que en un pastizal australiano, con densidades que fluctuaron entre 89 y 41 ind./m<sup>2</sup>, su consumo promedio anual fue de 3000 kJ/m<sup>2</sup> (Hutchinson y King 1979).

Es importante señalar que en algunos de los trabajos efectuados en pastizales (Ford 1935; Salt *et al.* 1948; Hutchinson y King 1979; Villalobos y Lavelle 1990), éstos son cultivados y con frecuencia se siembra solo una o dos especies forrajeras. Esta condición de monocultivo podría explicar las altas densidades de algunos herbívoros subterráneos, de manera análoga a lo que ocurre con los herbívoros de partes aéreas en situaciones similares (Root 1973). En contraste, en el pastizal de Zoquiapan, no se han introducido especies de pastos forrajeros y no ha estado sujeto a ningún tipo de labor cultural para incrementar su productividad, aunque la zona estudiada es utilizada para el pastoreo de ganado vacuno.

Tabla 2. Densidad y Biomasa de macroartrópodos subterráneos en ecosistemas tropicales y templados. SBC= Selva Baja Caducifolia; SAP= Selva Alta Perenifolia.

Sitio	Vegetación	Coleoptera ind/m <sup>2</sup>	Coleoptera g/m <sup>2</sup>	Período Estudiado
Cambridge, Reino Unido	Pastizal	2882	No reportado	mayo/nov.
Oxford, Reino Unido	Pastizal	312	No reportado	octubre/mayo
Laguna Verde, México	Pastizal	3408	228	12 meses
Laguna Verde, México	SBC	122	2.4	mayo/nov.
Bonampak, México	SAP	24	1.6	septiembre
Zoquiapan, México	Bosque de Pinos	1262	37	14 meses

Referencias: 1.- Salt, Hollick y Brian (1984); 2.- Ford (1935); 3.- Villalobos y Lavelle (1990); 4.- Lavelle, Maury y Serrano (1981); 5.- Lavelle y Kohlmann (1984).

Tabla 3. Densidad (ind/m<sup>2</sup>) de Coleoptera reportados para diferentes ecosistemas.

Ecosistema	Melolonthidae	Curculionidae	Elateridae	Chrysomelidae	Tenebrionidae
Pradera de pastos altos <sup>1</sup>	8	-	7	-	-
Pastizal Tropical <sup>2</sup>	64	1	48	58	1
Bosque de <i>Fagus-Abies</i> <sup>3</sup>	-	11	53	2	1
Selva Baja Caducifolia <sup>4</sup>	32	1	39	31	1
Bosque de Pinos	42	36	11	10	3

Referencias: 1.- Seastedt (1984); 2.- Villalobos y Lavelle (1990); 3.- Ghilarov (1979); 4.- Lavelle, Maury y Serrano (1981).

El patrón de distribución vertical de la comunidad estudiada no cambió durante la época fría y seca del año (noviembre-marzo), como ocurre en ambientes con marcada estacionalidad. En estos lugares, la rizofauna migra hacia estratos más profundos durante la época seca del año (Villalobos 1990; Belfield 1956) o en los meses de invierno (Lim 1980). Es probable que en Zoquiapan la alta humedad ambiental evite la pérdida de humedad en el suelo, lo que permitiría que las larvas se mantengan en los primeros 10 cm durante todo el año.

En términos generales, los patrones de distribución horizontal de los insectos rizófagos son agregados y están determinados por una compleja interacción entre el tipo de suelo, la humedad, la temperatura y la densidad poblacional (Andersen 1987; Brown 1990). En particular, la distribución horizontal agregada encontrada en los taxa dominantes, podría obedecer a las interacciones antes señaladas y a la disponibilidad de raíces finas, cuya distribución es heterogénea (Caldwell 1994). La presencia de raíces finas es necesaria para que las larvas de primer estadio puedan sobrevivir, como ha sido observado en distintas especies de *Phyllophaga* (Fluke, Graber y Koch 1932; Chamberlain y Callenbach 1943) y en *Popillia japonica* (Régnière 1983).

Además de las interacciones antes señaladas, otro factor que puede promover la heterogeneidad en la distribución de la comunidad rizófaga es la actividad de los herbívoros de las porciones aéreas, la cual no han sido explorada y constituye una área que requiere investigación.

## Referencias

- Andersen, D. 1987. Below-ground herbivory in natural communities: a review emphasizing fossorial animals. *Quarterly Review of Biology* 62:261-286.
- Belfield, W. 1956. The arthropoda of the soil in a west african pasture. *Journal of Animal Ecology* 25: 275-285.
- Blossey, B. 1993. Herbivory belowground and biological weed control: life history of a root-boring weevil on purple loosestrife. *Oecologia* 94:380-387.
- Brown, V. K. 1989. Differential effects of above and below-ground insect herbivory during early plant succession. *Oikos* 54: 67-76.
- Brown, V. K. y A.C. Gange. 1989. Herbivory by soil-dwelling insects depresses plant species richness. *Functional Ecology* 3:667-671.
- Brown V.K. y A.C. Gange . 1990. Insect herbivory belowground. *Advances in Ecological Research* 20:1-58.
- Caldwell, M. 1994. Exploiting nutrients in fertile soil microsites. En: Caldwell, M. and R.W. Pearcy (Eds.). *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants*. Academic Press, Inc. USA. pp. 325-347.
- Chamberlain, R. T. y A. J. Callenbach. 1943. Oviposition of june beetles and the survival of their offsprings in grasses and legumes. *Journal of Economic Entomology* 36:681-688.
- Cherry, R.H. 1985. Seasonal phenology of whithe grubs (Coleoptera:Scarabaeidae) in Florida sugarcane fields. *Journal of Economic Entomology* 78:787-789.
- Eisenbeis, G y W. Wichard. 1987. *Atlas on the biology of soil arthropods*. Springer-Verlag. Berlin, Germany. 411 pp.
- Endrodii, S. 1966. *Monographie der Dynastinae (Coleoptera Lamellicornia) I. Teil*. Ent. Abh. Mus. Tierk Dresden. Bd. 33:1-40.
- Fluke, L. C., Graber F.L. y K. Koch. 1932. Populations of white grubs in pastures with relation to the environment. *Ecology* 13:43-50.
- Ford, J. 1935. The animal population of a meadow near Oxford. *Journal of Animal Ecology* 4:195-207.

- Franco, M. y A. Búrquez. 1981. Guía Botánico-Ecológica del Parque Nacional Zoquiapan. Sociedad Botánica de México Guías Botánicas de Excursiones en México Vol. IV:21-61.
- Ghilarov, S. 1979. Soil fauna of brown soil in the Caucasus beech and fir mixed forest and some other communities. *Pedobiologia* 19: 408-424.
- Graber, L.F., Fluke L.C. y S.T. Dexter. 1931. Insect injury of blue grass in relation to the enviroment. *Ecology* 12: 547-566.
- Hawkins, J. H. 1936. The bionomics and control of wireworms in Maine. Maine Agricultural Experimental Station Bulletin 381. 146 p.
- Hutchinson, J. K. y K. L. King. 1979. Consumers. En: Coupland, T.R. (Ed.). Grasslands ecosystems of the world. International Biological Programm 18. University Press. Cambridge. pp. 259-265.
- Islas, F. 1964. Biología y combate de la gallina ciega *Phyllophaga rubella* en San Cayetano, México. Boletín Técnico Instituto Nacional de Investigaciones Forestales México 13:1-23.
- King, D.P., Mercer, F.C. y J.S. Meekings. 1981. Ecology of black beetle *Heteronychus arator* (F.) (Coleoptera:Scarabaeidae). Influences of plant species on larval consumption, utilization and growth. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 29:109-116.
- Lavelle, M.P., Maury, E.M. y V. Serrano. 1981. Estudio cuantitativo de la fauna del suelo de la región de Laguna Verde, Ver. Epoca de lluvias. En: Reyes-Castillo, P. (Ed.). Estudios ecológicos en el trópico mexicano. Publ. 6 Instituto de Ecología, México. pp. 65-100.
- Lavelle, P. y B. Kohlmann. 1984. Étude quantitative de la macrofaune du sol dans une forêt tropicale humide du Mexique (Bonampak, Chiapas). *Pedobiologia* 27: 377-393.
- Lim, K.P., Yule W.N. y K.R. Stewart. 1980. A historical review of the bionomics and control of *Phyllophaga anxia* with special reference to Quebec. *Annales de la Société Entomologique du Quebec* 25:163-178.
- LLoyd, J.E. y R. Kumar. 1977. Root feeding insects of a short grass prairie and their response to grazing pressure and ecosystems stresses. En: Marshall, D.J. (Ed.). The belowground ecosystem: A synthesis of plant-associated processes. Range Science Department Scientific Series 26. pp. 267-272.

- Krebs, Ch. 1989. *Ecological Methodology*. Harper Collins Publishing. USA. 654 pp.
- Morón, M.A. 1986. El género *Phyllophaga* en México. Morfología, distribución y sistemática supraespecífica (Insecta, Coleoptera). Publ. 20 Instituto de Ecología, México. 341 p.
- Morón, M.A. y R. Terrón. 1988. *Entomología Práctica*. Publ. 22 Instituto de Ecología, México. 504 p.
- Muller, H. 1989. Structural analysis of the phytophagous insect guilds associated with the roots of *Centaurea maculosa* Lam. *C. diffusa* Lam., and *C. vallesiaca* Jordan in Europe:1. field observations. *Oecologia* 78: 41-52.
- Obieta, M.C. y J. Sarukhán. 1981. Estructura y composición de la vegetación herbácea de un bosque uniespecífico de *Pinus hartwegii*, I: estructura y composición florística. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 41: 75-126.
- Ramsell, J., Malloch, C.A. y J.B. Whittaker. 1993. When grazed by *Tipula paludosa*, *Lolium perenne* is a stronger competitor of *Rumex obtusifolius*. *Journal of Ecology* 81:777-786.
- Régnière, J. 1983. *Popilia japonica* (Coleoptera:Scarabaeidae): distribution and movement of adults in heterogeneous environments. *The Canadian Entomologist* 115: 287-294.
- Reinhard, H.J. 1946. Life histories of some Texas *Phyllophaga*. *Journal of Economic Entomology* 39(4): 475-480.
- Ritcher, O.P. 1957. Biology of Scarabaeidae. *Annual Review of Entomology* 3:311-334.
- Rodríguez del Bosque, L.A. 1981. Preferencia en la oviposición de *Phyllophaga crinita*. *Folia Entomológica Mexicana* 48: 37-38.
- Rodríguez del Bosque, L.A. 1988. *Phyllophaga crinita* (Burmeister), (Coleoptera:Melolonthidae); historia de una plaga del suelo (1855-1988). pp. 53-80. En: Memoria Tercera Mesa Redonda sobre Plagas del Suelo, Morelia, Michoacán, México. Sociedad Mexicana de Entomología -ICI- México. 292 pp.
- Root, R. B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs* 43:95-124.
- Rzedowski, J. y G.C. Rzedowski. 1979. Flora fanerogámica del valle de México. Volumen 1. C.E.C.S.A., México.

- Salt, G., Hollick, F., Raw, F. y M.V. Brian. 1948. The arthropod population of pasture soil. *Journal of Animal Ecology* 17:139-150.
- Seastedt, T.R. 1984. Belowground macroarthropods of annually burned and unburned tallgrass prairie. *American Midland Naturalist* 111:405-408.
- Villalobos, F. y P. Lavelle. 1990. The soil coleoptera community of a tropical grassland from Laguna Verde, Veracruz (México). *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* 27:73-93.
- Weiner, L.F. y J.L. Capinera. 1980. Preliminary study of the biology of the white grub *Phyllophaga fimbripes* (LeCont)(Coleoptera:Scarabaeidae). *Journal of Kansas Entomological Society* 53: 701-710.

## Capítulo 2

---

**Efectos de la defoliación en la biomasa aérea, subterránea y la concentración de nitrógeno radical de los pastos *Muhlenbergia quadridentata* (H.B.K.) Kunth y *Festuca toluensis* H.B.K.**

**EFFECTOS DE LA DEFOLIACION EN LA BIOMASA AEREA, SUBTERRANEA Y LA  
CONCENTRACION DE NITROGENO RADICAL DE LOS PASTOS  
MUHLENBERGIA QUADRIDENTATA (H.B.K.) Kunth y FESTUCA TOLUCENSIS  
H.B.K.**



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

**Introducción**

La respuesta de los pastos a la herbivoría aérea es variada y compleja, pues está influenciada por muchos factores. Entre ellos se encuentran la frecuencia, intensidad y patrón de defoliación (Gold y Caldwell 1981; Willms 1991), la presión de pastoreo en su historia evolutiva reciente (Detling y Painter 1983; Jaramillo y Detling 1988; Polley y Detling 1988; Briske y Anderson 1992), la identidad y características de las plantas vecinas a los pastos (Dirzo y Harper 1982) y la disponibilidad de nutrimentos del sitio (Chapin y Slack 1979; Ruess *et al.* 1983). Además, las respuestas fisiológicas de las plantas para reemplazar la pérdida de tejido incluyen cambios en la tasa fotosintética neta (Detling *et al.* 1979), en la distribución de fotosintatos (McNaughton 1983) y en la distribución de recursos (Jaramillo y Detling 1988; Simoes y Baruch 1991).

Los efectos de la herbivoría simulada o del pastoreo por megaherbívoros (es decir, herbívoros no domesticados de gran talla o el ganado) sobre la biomasa subterránea han sido menos estudiados. La escasa información disponible es ambigua pues se ha encontrado que dichos herbívoros reducen la biomasa de las raíces (Weaver 1950; Cook *et al.* 1958; Schuster 1964; Ingham y Detling 1984; Pandey y Singh 1992), aunque también pueden no afectarla, o incluso aumentar la producción total o la productividad de las mismas (Deinum 1985; Sims y Singh 1978 a,b). Se ha investigado con mucho mayor detalle la respuesta del componente aéreo de los pastos a la herbivoría que la del componente subterráneo, no

obstante que los cambios en este último afectan la respuesta de la planta y pueden además afectar a los herbívoros subterráneos (véase capítulo 3). De esta forma la planta puede mediar la interacción entre herbívoros aéreos y subterráneos. Como parte del estudio de esta interacción compleja, en este capítulo se investigan los efectos de la manipulación experimental en campo e invernadero de la intensidad, frecuencia y número de defoliaciones sobre: 1) la biomasa aérea y de las raíces de dos especies de pastos predominantes en el sotobosque de una comunidad subalpina, y 2) la concentración y contenido de nitrógeno de las partes aéreas y de las raíces de estos pastos.

#### **Area de Estudio**

El sitio se localiza en la Estación Experimental Forestal de Zoquiapan (administrada por la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma Chapingo), entre los estados de México y Puebla. La estación se encuentra dentro del Parque Nacional Zoquiapan, en la zona del Eje Neovolcánico Transversal. La altitud varía entre los 3000 y 3500 m (Franco y Búrquez 1981). La precipitación media anual es de 1169 mm y la temperatura media anual es de 11°C (promedios de 20 años de la estación climatológica de Río Frío, ubicada a 8 km al NNW de la Estación Zoquiapan). La precipitación se concentra de abril a octubre con máximos en julio y septiembre. Las temperaturas máximas ocurren de abril a agosto, y la época de heladas se extiende de octubre a marzo. Los suelos son andosoles mólicos, ricos en nitrógeno, calcio, magnesio y potasio y pobres en fósforo; tienen baja cohesión y buen drenaje y aireación. Las texturas predominantes son francas y franco arenosas (Franco y Búrquez 1981).

La vegetación corresponde a un bosque abierto de coníferas con dominancia de *Pinus*

*hartwegii* Lindl., con la concurrencia de *P. montezumae* Lamb., *P. leiophylla* Schl. & Cham., *P. ayacahuite* Ehr., *P. pseudostrobus* Lindl., *Abies religiosa* (H.B.K.) Cham. & Schl., *Cupressus lindleyi* Klotzsch., *Quercus crassipes* H. & B., *Q. rugosa* Née., *Q. laurina* H. & B. y *Alnus firmifolia* Fern. (Rzedowski y Rzedowski 1979). Característicamente, en el sotobosque se presentan zacatonales densos con dominancia de *Muhlenbergia quadridentata* (H.B.K.) Kunth y *Festuca tolucensis* H.B.K. Asociados a éstas se encuentran otras especies de los mismos géneros y distintas especies de herbáceas. La diversidad en el estrato herbáceo es máxima en los meses de julio y noviembre, y disminuye durante los meses de febrero y marzo (Obieta y Sarukhán 1981).

El pastoreo por ganado vacuno es frecuente y los sitios pastoreados son por lo general más diversos que los sitios excluidos contiguos (Obieta y Sarukhán 1981). En los primeros, las dicotiledóneas (principalmente *Alchemilla procumbens* Rose) son las especies dominantes, mientras que en las áreas excluidas las gramíneas como *Muhlenbergia quadridentata* son las más importantes (Obieta y Sarukhán 1981).

## **Materiales y Métodos**

### *Experimento de Campo*

Esta parte del estudio se realizó en una ladera con exposición NNE, situada aproximadamente a 2 km al SSW de las instalaciones de la estación forestal, a una altitud de 3200 m. En este lugar se construyó una exclusión con alambre de púas y malla metálica de 20 X 20 m para evitar el pastoreo de ganado vacuno y de conejos. Dentro de esta exclusión se montó el experimento de defoliación simulada. Para ello se marcaron 63 individuos de

*Muhlenbergia* y 63 de *Festuca*, con cintas plásticas de diferente color para cada tratamiento y especie. Se eligieron individuos de entre 28 y 30 cm de altura, registrándose para cada uno su altura y el área de la base del macollo (considerando a esta última como si fuese de forma elíptica, midiendo el diámetro mayor y menor de la base del macollo).

Se utilizó un diseño experimental completamente al azar con arreglo de tratamientos simple, y con 7 repeticiones por tratamiento. Las unidades experimentales (repeticiones) fueron individuos de cada una de las especies mencionadas. A éstos se asignaron de manera aleatoria los siguientes tratamientos: 1) sin defoliación, 2) defoliación baja, consistente en corte del 30% de la altura de la planta y 3) defoliación alta, consistente en corte del 70% de la altura de la planta. La defoliación se aplicó mensualmente, la cual se determinó con base en el tiempo que los tallos de los pastos tardaron en volver a crecer más de 2 cm. La respuesta de las plantas se evaluó cada dos meses eligiéndose aleatoriamente siete individuos de cada especie por cada tratamiento. Las fechas de cosecha correspondieron a dos, cuatro y seis episodios de defoliación, por lo que no es posible separar los efectos del tiempo y de la defoliación. El material foliar separado en cada defoliación se guardó en bolsas de papel, para secarse en una estufa a 70°C durante tres días y pesarse. Los individuos seleccionados para cada cosecha, se cortaron al nivel del suelo. La biomasa aérea viva se midió pesando con una balanza analítica los tallos vivos de la planta y sumando a éstos el material foliar que había sido cortado en cada defoliación.

Para impedir la herbivoría subterránea (que pudiera afectar los resultados de este estudio-véase capítulo 4) se utilizó Diazinon (Basudin 25E CIBA®) a una dosis de 6 ml por litro de agua. El producto se aplicó mensualmente con una bomba de mochila, asperjando la

base de cada planta y un radio de 30 cm de suelo alrededor de la misma. Este producto actúa por contacto y es de baja toxicidad para otros organismos (King y Saunders 1984).

En la primera cosecha las plantas se obtuvieron completas, extrayéndose para ello un cubo de suelo de 30 cm por lado y 30 cm de profundidad. En el laboratorio se lavó el suelo para separar las porciones subterráneas de cada planta. Sin embargo, dada la compactación del suelo, el tiempo requerido para procesar cada muestra (alrededor de tres días) y la gran cantidad de raíces finas de otras especies, no fue posible obtener completas las raíces de los pastos objeto de estudio. Por lo tanto, la estimación de la biomasa radical resultaba poco confiable. La concentración de nitrógeno en las raíces se determinó en las raíces vivas y poco lignificadas unidas a la corona del pasto. Este criterio se utilizó en las cosechas subsecuentes. Para este fin, las raíces se obtuvieron con un nucleador de 8 cm de diámetro interior y 25 cm de profundidad. El nucleador se introdujo en el centro del macollo. Estas muestras se lavaron cuidadosamente para separar el suelo y las partículas de materia vegetal de las raíces. El análisis de nitrógeno se efectuó por el método de micro-Kjeldahl (Nelson y Sommers 1980). El experimento se inició en junio de 1992 y concluyó en diciembre del mismo año.

#### *Experimento de Invernadero*

Debido a los problemas antes mencionados para la estimación de la biomasa de raíces en el campo, se anexó al plan original un experimento en condiciones de invernadero en el que se aplicaron los mismos tratamientos.

En abril de 1993 se colectaron, en el sitio de estudio, 40 individuos de 25 cm de

altura promedio de *Muhlenbergia* y 40 de *Festuca*. Se trasladaron a un invernadero en Ciudad Universitaria, Distrito Federal (Centro de Ecología), donde se separaron de sus raíces los restos de humus. Se sembraron en macetas de plástico de 19 cm de diámetro y 16 cm de altura, utilizando suelo de la zona de estudio, cribado y mezclado con arena en proporción de dos a uno. Las macetas se colocaron en el invernadero y se regaron semanalmente para mantener el suelo húmedo. Las plantas se mantuvieron en aclimatación durante dos meses antes de iniciarse el experimento. Al inicio se midió en cada planta la altura y el área basal. El número de tallos se registró sólo en *Muhlenbergia*, pues los tallos de *Festuca* están casi fusionados en su base y esto dificultó una separación precisa. Asimismo, se cosecharon 10 plantas de cada especie para tener una estimación inicial promedio de las variables objeto de estudio. El diseño experimental fue completamente al azar con arreglo de tratamientos simple, con 10 repeticiones por tratamiento y por especie. Los tratamientos fueron similares al experimento de campo pero con una frecuencia de defoliación quincenal, que fue el tiempo que tardaron los tallos en volver a crecer más de 2 cm. Además, sólo se hizo una cosecha final. Las macetas se reubicaron aleatoriamente sobre las bancas del invernadero después de cada defoliación. El experimento se inició en julio de 1993 y concluyó en diciembre del mismo año. El material foliar cortado en cada defoliación, se guardó en bolsas de papel para secarse a 70°C durante tres días y pesarse.

Al final del experimento las plantas se cosecharon volteando cuidadosamente la maceta para dejar expuesto el suelo y la raíz, que formaban una unidad compacta. Esta unidad se colocó sobre un tamiz y se lavó para separar el suelo de la raíz y la corona. Finalmente se cortó la raíz cerca del punto de unión con la corona, y se guardó en bolsas de

papel, al igual que la porción restante. El material se secó a 70°C durante tres días y se separó en raíz, corona, tallos vivos y tallos muertos, registrándose el peso de cada componente para ambas especies y el número de tallos vivos y muertos para *Muhlenbergia*. El análisis de nitrógeno en la raíz y los tallos vivos se efectuó por el método de micro-Kjeldahl (Nelson y Sommers 1980).

#### *Tratamiento Estadístico*

Para el análisis estadístico de ambos experimentos se utilizó la transformación raíz cuadrada para los datos de biomasa y la transformación arcoseno para los datos de concentración de nitrógeno, pues los residuales de los datos sin transformar no cumplían con los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Para analizar los resultados de ambos experimentos se efectuó un ANDEVA con un criterio de clasificación. Cuando los tratamientos tuvieron efectos significativos, se utilizó la prueba de Tukey para comparaciones múltiples. Una diferencia se consideró con significancia estadística cuando tuvo asociada una probabilidad  $P < 0.05$ . Los resultados se presentan con los datos en su escala original. En el experimento de campo se efectuó un análisis de varianza independientemente para cada cosecha. En el experimento de invernadero, se utilizó un modelo log lineal con error de Poisson para analizar los datos de conteo de tallos. Los análisis se efectuaron con los programas SPSSPC (v. 3.0) y GLIM (v. 3.0 Royal Statistical Society of London). Siempre que sea el caso, los datos se presentan como el promedio  $\bar{x}$  ( $\pm$  1D.E.).

## Resultados

### *Experimento de Campo*

Durante el periodo de estudio, es decir, considerando los datos de las tres cosechas, los individuos de *Muhlenbergia* que no fueron defoliados produjeron en promedio 5.9 g ( $\pm$  3.4) de biomasa aérea (considerando tallos vivos y muertos) y los de *Festuca* 7.8 g ( $\pm$  4.4). En conjunto, ambos tratamientos de defoliación disminuyeron la producción de biomasa aérea de las dos especies en 34% y 33% respectivamente, con respecto a las plantas testigo. En *Muhlenbergia*, los tratamientos de defoliación disminuyeron significativamente la biomasa aérea viva únicamente después de cuatro defoliaciones ( $F_{2,18}=6.45$ ,  $P=0.007$ ) (Fig. 1). Los tratamientos de defoliación aplicados a *Festuca* (Fig. 1) disminuyeron significativamente su biomasa aérea viva después de dos defoliaciones ( $F_{2,18}=11.5$ ,  $P=0.007$ ) y, sorprendentemente, no hubo un efecto distinguible después de cuatro y seis defoliaciones.

La concentración promedio de nitrógeno en la raíz de las plantas no defoliadas (promedio de las tres cosechas) de *Muhlenbergia* fue de 0.33% ( $\pm$  0.26) y en *Festuca* de 0.34% ( $\pm$  0.25). Se incrementó la concentración de nitrógeno radical de ambas especies después de dos defoliaciones (Fig. 2), que no fue significativo ( $F_{2,17}=0.7310$ ,  $P=0.49$  para *Muhlenbergia* y  $F_{2,17}=1.98$ ,  $P=0.168$  para *Festuca*). Con cuatro y seis defoliaciones no se registró incremento. El efecto de la defoliación sobre el cociente biomasa aérea viva/muerta fue diferente en las dos especies (Fig. 3). Los tratamientos de defoliación afectaron adversamente la proporción de biomasa aérea viva de *Muhlenbergia* en relación al testigo, mientras que las plantas defoliadas de *Festuca* tendieron a aumentar la proporción de biomasa aérea viva en comparación con los testigos.

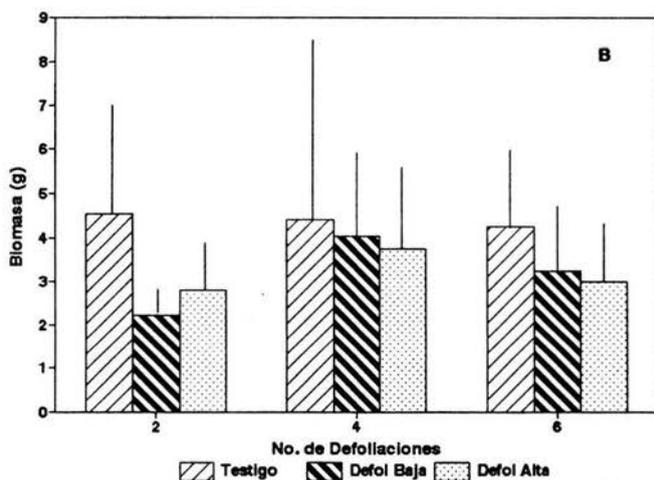
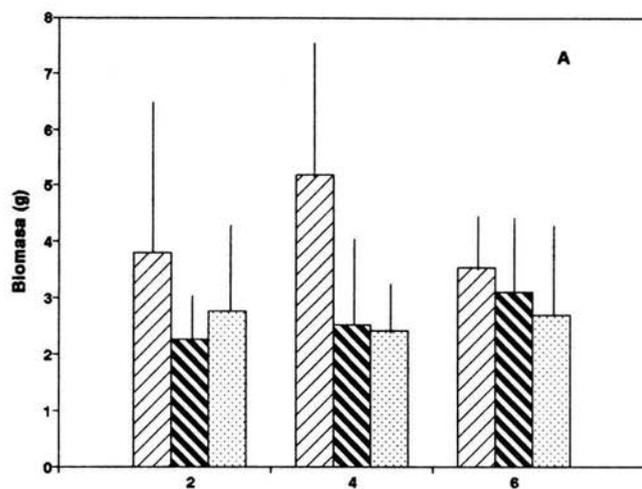


Figura 1. Cambios en la biomasa aérea viva bajo condiciones de campo, en los pastos *Muhlenbergia quadridentata* (A) y *Festuca toluensis* (B), después de 2, 4 y 6 defoliaciones a nivel bajo, alto y testigo. (Los valores son la media de 7 repeticiones por tratamiento  $\pm$  1D.E.).

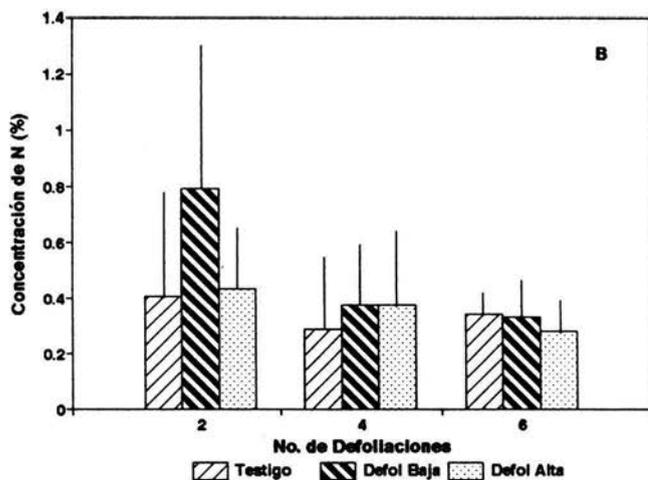
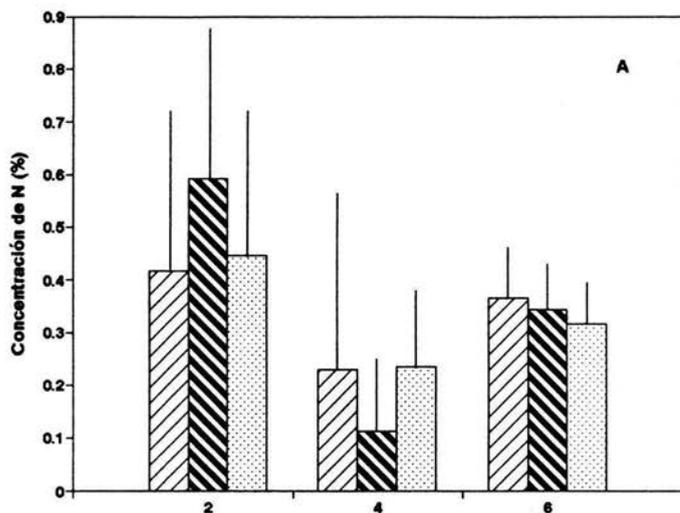


Figura 2. Concentración de nitrógeno en las raíces de *Muhlenbergia quadridentata* (A) y *Festuca tolucensis* (B) después de 2, 4 y 6 episodios de defoliación a nivel bajo, alto y testigo, en condiciones de campo. (Los valores son la media de 7 repeticiones por tratamiento  $\pm 1$  D.E.).

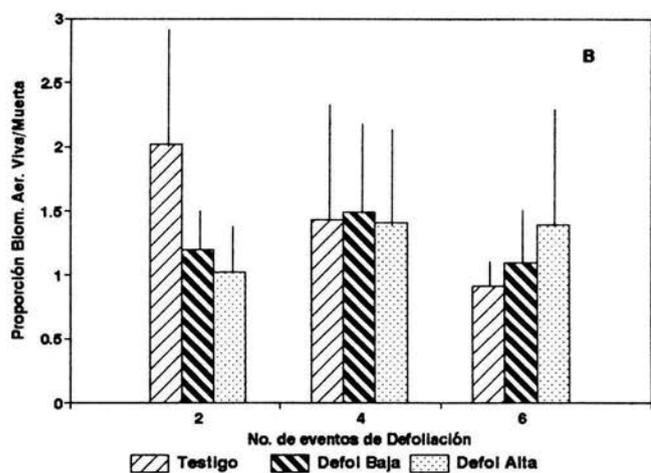
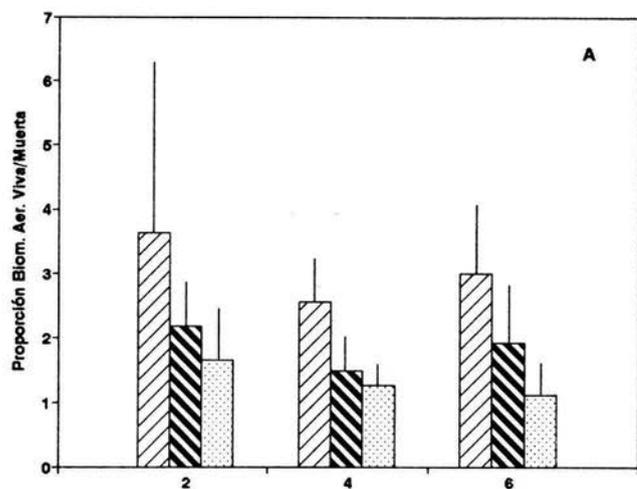


Figura 3. Cambios en la relación biomasa aérea viva/muerta bajo condiciones de campo, en los pastos *Muhlenbergia quadridentata* y *Festuca tolucensis* (B), después de 2, 4 y 6 episodios de defoliación a nivel bajo, alto y testigo en condiciones de campo. (Los valores son la media de 7 repeticiones por tratamiento).

### *Experimento de Invernadero*

#### *Biomasa*

Las plantas de *Muhlenbergia* que no fueron defoliadas produjeron un promedio de 6.5 g ( $\pm$  0.1.71) de biomasa aérea viva y 2.8 g ( $\pm$  0.87) de biomasa de raíces; las plantas de *Festuca* sin defoliación produjeron un promedio de 3.6 g ( $\pm$  1.21) de biomasa aérea viva y 2.4 g ( $\pm$  1.3) de biomasa de raíces. Los tratamientos de defoliación baja y alta redujeron la producción de biomasa aérea viva de *Muhlenbergia* en 11 y 70%, respectivamente (Fig. 4). En *Festuca* la defoliación baja disminuyó la producción de biomasa aérea viva en 6% y la defoliación alta la redujo en 56% (Fig. 4). El nivel alto de defoliación ocasionó una disminución significativa para ambas especies ( $F_{2,27}=6.48$ ,  $P=0.005$  para *Festuca* y  $F_{2,26}=20.4$ ,  $P=0.0001$  para *Muhlenbergia*) en la producción de biomasa aérea viva. La biomasa de las raíces también resultó afectada por la defoliación. *Muhlenbergia* produjo 36% menos raíz con un nivel de defoliación bajo y 69% menos con defoliación alta (Fig. 4); en ambos casos la reducción fue significativa ( $F_{2,26}=12.07$ ,  $P=0.0002$ ) con respecto al testigo. *Festuca* disminuyó su producción de raíces en 34 y 65% bajo un régimen de defoliación baja y alta, respectivamente (Fig. 4), y sólo la defoliación alta fue significativamente menor ( $F_{2,27}=8.20$ ,  $P=0.001$ ). La biomasa aérea total de las especies estudiadas (tallos vivos, muertos y corona) también fue afectada por la defoliación, aunque sólo disminuyó significativamente con la defoliación alta (Fig. 5,  $F_{2,26}=12.14$ ,  $P=0.0002$  para *Muhlenbergia* y  $F_{2,27}=7.21$ ,  $P=0.003$  para *Festuca*).

La proporción raíz/tallo de las dos especies disminuyó de 0.21 a 0.15 como consecuencia de la defoliación, pero la diferencia no fue estadísticamente significativa

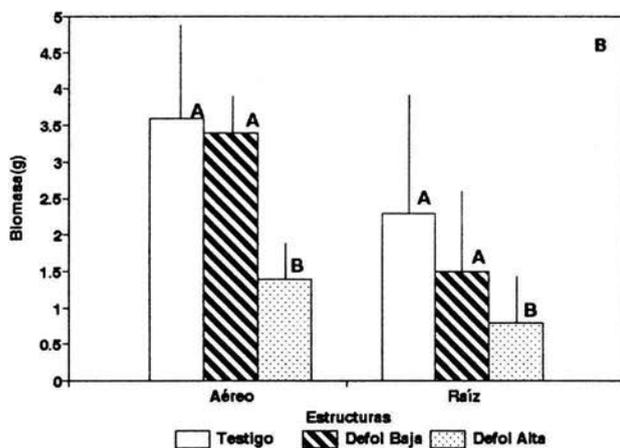
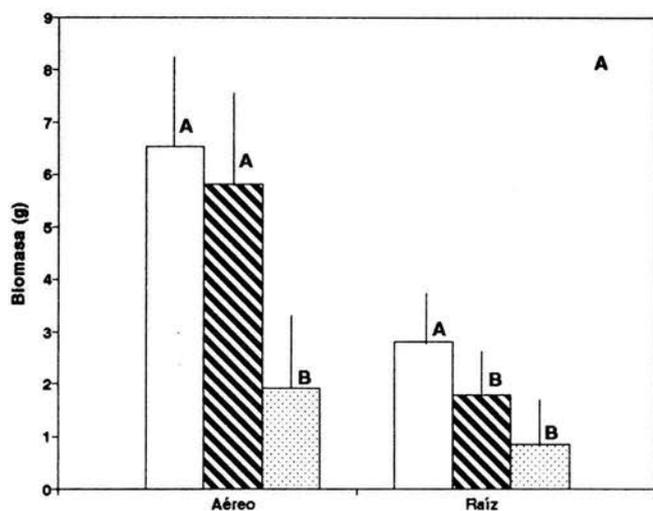


Figura 4. Producción de biomasa aérea viva y biomasa de raíces de los pastos *Muhlenbergia quadridentata*(A) y *Festuca toluensis*(B) bajo los tres tratamientos de defoliación (baja, alta y testigo) en condiciones de invernadero. Las barras marcadas con distinta letra difirieron significativamente ( $P < 0.001$ ). (Los valores son la media de 10 repeticiones por tratamiento  $\pm 10.E$ ).

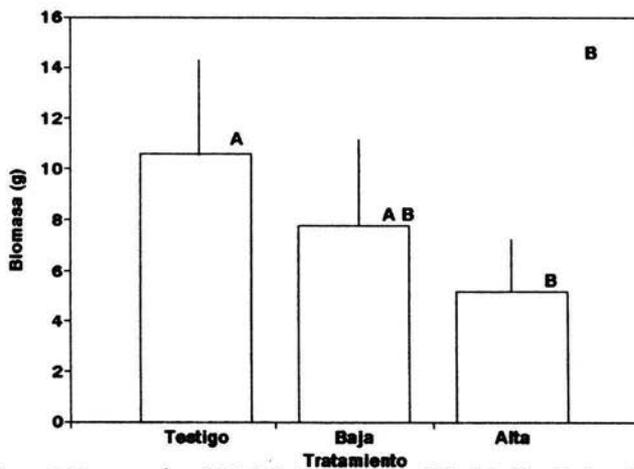
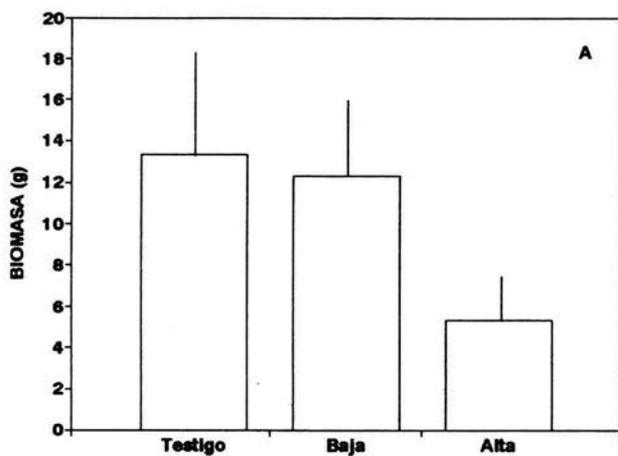


Figura 5. Biomasa aérea total de *Muhlenbergia quadridentata* (A) y *Festuca tolucensis* (B) bajo los tres tratamientos de defoliación (baja, alta y testigo) en condiciones de invernadero. Las barras marcadas con distinta letra fueron significativamente diferentes ( $P < 0.0001$  en (A) y  $P < 0.003$  en (B)). (Los valores son la media de 10 repeticiones  $\pm$  1D.E.).

( $F_{2,26}=3.04$ ,  $P=0.06$  para *Muhlenbergia* y  $F_{2,27}=1.24$ ,  $P=0.30$  para *Festuca*). El nivel alto de defoliación fue el más adverso para ambas especies, pues disminuyó significativamente la biomasa aérea viva, la de raíces, la aérea total y la total incluyendo la aérea y subterránea (Fig. 6) ( $F_{2,26} = 14.53$ ,  $P=0.0001$  para *Muhlenbergia* y  $F_{2,27}=8.77$ ,  $P=0.001$  para *Festuca*). La producción de tallos de *Muhlenbergia* también fue afectada por la defoliación ( $F_{2,26}=6.34$ ,  $P=0.005$  para los vivos;  $F_{2,26}=5.98$ ,  $P=0.007$  para los muertos). El número de tallos vivos disminuyó de  $128 (\pm 35)$  a  $62 (\pm 55)$  con la defoliación alta ( $P=0.005$ ), mientras que el número de tallos muertos aumentó de  $12 (\pm 7)$  a  $36 (\pm 19)$  ( $P=0.007$ ). La defoliación baja no afectó la producción de tallos.

### Nitrógeno

Los tratamientos de defoliación no modificaron significativamente la concentración de nitrógeno de los tallos vivos ( $\bar{x}=0.77 \pm 0.28$ ,  $F_{2,26}=1.18$ ,  $P=0.32$ ) y raíces ( $\bar{x}=0.78 \pm 0.18$ ,  $F_{2,26}=2.44$ ,  $P=0.10$ ) de *Muhlenbergia*, ni de los tallos vivos de *Festuca* ( $\bar{x}=0.79 \pm 0.28$ ,  $F_{2,26}=1.73$ ,  $P=0.19$ ). En cambio la defoliación alta disminuyó significativamente la concentración de nitrógeno en las raíces de *Festuca* (Fig. 7A) ( $F_{2,26}=4.23$ ,  $P=0.025$ ). La defoliación redujo significativamente el contenido de nitrógeno de tallos vivos y raíces de *Muhlenbergia* ( $F_{2,26}=38.7$ ,  $P=0.00001$  y  $F_{2,26}=13.25$ ,  $P=0.0001$ , respectivamente) y *Festuca* (tallos  $F_{2,27}=20.65$ ,  $P=0.00001$ ; raíces  $F_{2,27}=11.09$ ,  $P=0.0003$ ) (Figs. 7B y 7C).

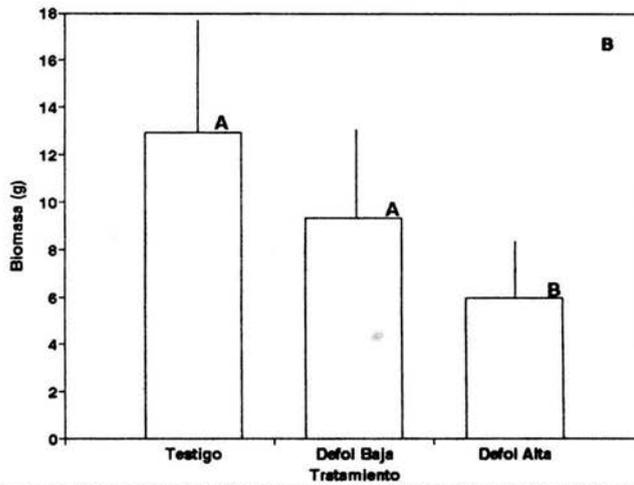
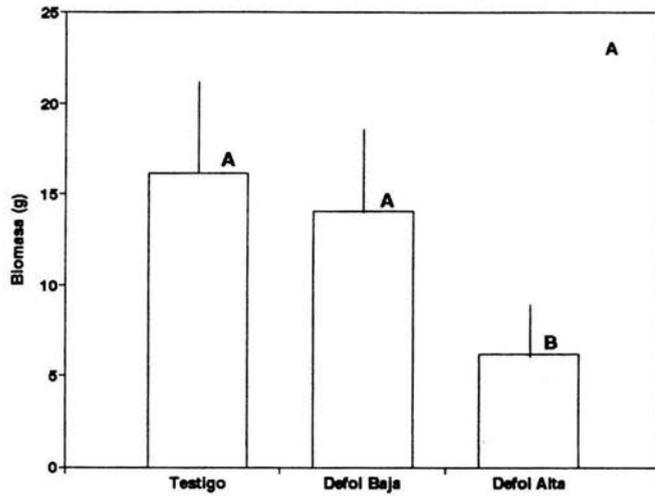


Figura 6. Biomasa total de *Muhlenbergia quadridentata*(A) y *Festuca toluensis* (B) bajo los tres tratamientos de defoliación (baja, alta y testigo) en condiciones de invernadero. Las barras marcadas con distinta letra difirieron significativamente ( $P < 0.005$ ). (Los valores son la media de 10 repeticiones + 1D.E.).

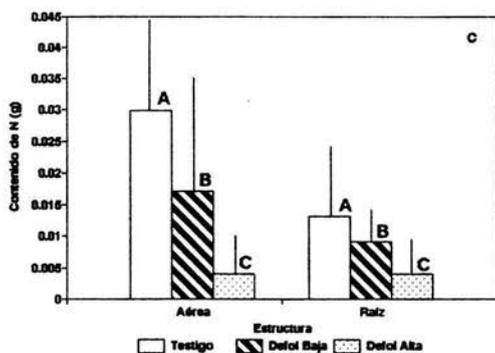
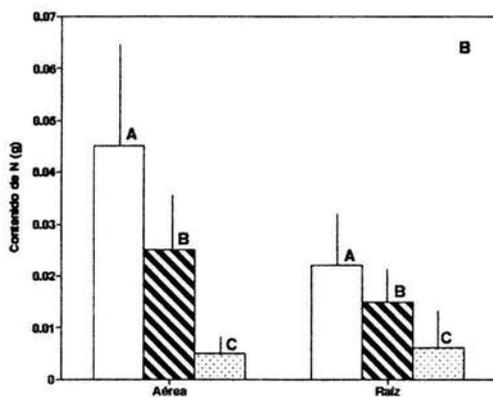
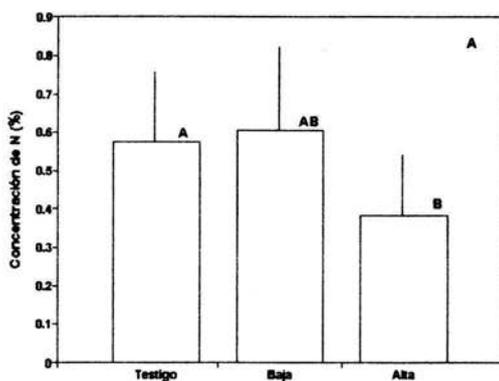


Figura 7. A. Concentración de nitrógeno en las raíces de *Festuca toluensis* bajo los tres tratamientos de defoliación (baja, alta y testigo). Las barras marcadas con distintas letras difirieron significativamente ( $P < 0.025$ ). B y C. Contenido de nitrógeno en los tallos y las raíces de *Muhlenbergia quadridentata* (B) y *Festuca toluensis* (C) bajo defoliación baja, alta y testigo. Las barras marcadas con distintas letras difirieron significativamente ( $P < 0.001$ ). (Los valores son la media de 10 repeticiones por tratamiento  $\pm 1D.E.$ ).

## Discusión

Las especies respondieron de manera similar a la herbivoría simulada en condiciones de campo. En general, las dos especies tuvieron una producción de biomasa aérea viva menor como consecuencia de la defoliación. Sin embargo, esta diferencia sólo resultó estadísticamente significativa después de dos defoliaciones para *Festuca* y de cuatro para *Muhlenbergia* (Fig. 1). Estos resultados sugieren que probablemente estos períodos coinciden con los de mayor actividad de crecimiento de las especies y que están desfasados (ver Fig. 1: biomasa de testigos con el tiempo). Existe evidencia de que los efectos negativos de la defoliación pueden ser más acentuados en los períodos de mayor crecimiento de las plantas (Caldwell 1984). En las defoliaciones subsecuentes las diferencias en la biomasa aérea viva, fueron muy pequeñas y la respuesta de ambas especies tendió a estabilizarse; después de seis defoliaciones no existió diferencia en biomasa aérea viva entre los tratamientos. En el invernadero, las especies estudiadas toleraron la intensidad de defoliación baja pero no la alta, a diferencia del experimento de campo. Este resultado puede ser explicado por la mayor frecuencia de corte, pues como se ha demostrado en otras especies de pastos, el aumento en la frecuencia e intensidad de defoliación disminuye la productividad de la planta (Jameson 1963; Willms 1991).

El análisis de la proporción de tejido vivo en relación al muerto en el experimento de campo (Fig. 3), muestra que la defoliación afecta adversamente la cantidad de tejido vivo en *Muhlenbergia*, de tal manera que la planta no logra reestablecer esta proporción y probablemente su crecimiento sea muy lento o no ocurra, en relación a las plantas no defoliadas. *Festuca* muestra un patrón de distribución de tejido vivo/muerto diferente al

anterior (Fig. 3): los individuos de *Festuca* que han sido defoliados sucesivamente acumulan menor cantidad de materia muerta que el testigo y su crecimiento al final del período de defoliaciones (expresado como biomasa viva) aumenta en relación con las plantas no defoliadas. Es posible que la eliminación del 70% del follaje permita una mayor incidencia de luz en la región basal de la planta, aumentando con ello la proporción de rojo/rojo lejano, la cual influye en la producción de tallos y es detectada por el tejido basal de la planta (Casal, Sánchez y Deregibus 1987a, 1987b). La forma de crecimiento de esta especie se puede describir como más "cerrada" a nivel basal, comparada con *Muhlenbergia*, lo que explicaría también la diferencia de respuesta entre estas especies. La respuesta de *Festuca* en el campo parecería apoyar, en principio, el argumento de la herbivoría benéfica (Owen y Weigert 1976; Hilbert *et al.* 1981), sin embargo sería necesario conocer los efectos de largo plazo en la adecuación de la planta.

Debido a los problemas señalados en el método, no fue posible conocer la respuesta de la biomasa radical a la herbivoría en condiciones de campo. No obstante lo anterior, es posible esperar que los niveles de defoliación practicados hayan disminuido la biomasa de raíces en las especies estudiadas, como se ha encontrado para otros pastos sujetos a diferentes regímenes de pastoreo o herbivoría simulada (Weaver 1950; Jameson 1963; Shuster 1964; Jaramillo y Detling 1988; Polley y Detling 1988; Seasted, Ramundo y Hayes 1988). Los resultados del experimento de invernadero también apoyan este argumento. En el invernadero, la defoliación generó una tendencia de disminución de la proporción raíz/tallo similar para ambas especies; sin embargo estos cambios no fueron estadísticamente significativos y se puede considerar que las plantas mantuvieron constante la proporción de

asignación de biomasa a la porción aérea y subterránea. Esto sugiere que las especies estudiadas no tienen capacidad para tolerar la herbivoría, de manera similar a lo encontrado en *Agropyron spicatum*, una especie de pasto sensible a la herbivoría (Richards 1984).

En el campo, la concentración de nitrógeno radical en ambas especies tuvo una tendencia a aumentar con un nivel de defoliación bajo, después de dos defoliaciones (Fig. 2). Esto podría atribuirse a un aumento en la entrada de este nutriente, pues se ha propuesto que una fuerte disminución en el almacén de nitrógeno en los tallos defoliados aumenta la adquisición de nutrimentos por unidad de raíz (Ruess *et al.* 1983; McNaughton y Chapin 1985; Jaramillo y Detling 1988). Pero también podría deberse a una movilización de compuestos de carbono de las raíces hacia las partes aéreas. En el invernadero, la concentración de nitrógeno en la raíz de ambas especies fue poco afectada y solo disminuyó significativamente en *Festuca* con la defoliación alta. Estos resultados, al igual que los del experimento de campo, difieren de lo encontrado para otras especies de gramíneas como *Sporobolus kentrophyllus* (Ruess 1988) y *Andropogon gerardii* (Seasted, Ramundo y Hayes 1988) en los que la defoliación aumentó la concentración de nitrógeno de la raíz. La disminución de la concentración de nitrógeno en la raíz de *Festuca* podría implicar que la calidad de esta estructura se altera para los herbívoros subterráneos. Si bien los herbívoros con alta movilidad pueden optar por plantas con tejidos más nutritivos, los que tienen escasa movilidad, como es el caso de los herbívoros subterráneos, se verían obligados a consumir más tejido radical para completar sus requerimientos nutricionales y por tanto infringirían mucho daño a una planta fuertemente defoliada. El contenido de nitrógeno de las estructuras aéreas y de la raíz, a diferencia de la concentración, disminuyó con la defoliación. Esto

implica que las especies estudiadas no pudieron compensar la cantidad de nitrógeno asignada a los tejidos aéreos y subterráneos.

Si se hubiese analizado solamente la porción aérea de las plantas, se podría concluir que los niveles bajos de herbivoría no afectan considerablemente a la planta. Sin embargo, al analizar la biomasa de raíces y el contenido de nitrógeno de las estructuras aéreas y subterráneas, se puede ver que aún los niveles bajos de herbivoría generaron cambios negativos en la planta. En conjunto, estos resultados indican que *Muhlenbergia* y *Festuca* son susceptibles a la herbivoría, lo que probablemente refleja la ausencia de una presión de pastoreo en su historia evolutiva reciente. En otros sistemas con una larga historia de pastoreo, como los pastizales semiáridos de América del Norte o de la sabana del Serengeti en África, algunas especies de los géneros *Bouteloua* y *Agropyron* (en América) y *Sporobolus* (en África) han desarrollado mecanismos morfológicos y fisiológicos para tolerar la herbivoría (Detling y Painter 1983; MacNaughton 1984; Jaramillo y Detling 1988; Ruess 1988).

Las especies estudiadas son consumidas por el ganado vacuno y se ha demostrado que los sitios pastoreados son más diversos que los excluidos del pastoreo (Obieta y Sarukhán 1981), debido a la pérdida de dominancia de *Muhlenbergia* y *Festuca*. Los resultado del presente trabajo sugieren que estas especies no son tolerantes a la herbivoría, pues probablemente no ha existido una interacción intensa con megaherbívoros silvestres en su historia evolutiva reciente (e.g. su cociente raíz/tallo no se modifica con la herbivoría, como ocurre con las poblaciones de pastos no sujetas a herbivoría estudiadas por Jaramillo y Detling (1988)). Actualmente en Zoquiapan, especies como el venado, conejos y roedores

sólo consumen ocasionalmente estos pastos (Villa 1953; Leopold 1965). Además, el venado es un herbívoro ramoneador con densidades poblacionales bajas (Leopold 1965). Esto implica que dependiendo de la carga de pastoreo que se maneje en Zoquiapan, se pueden generar cambios drásticos en la composición de la comunidad vegetal, lo que tal vez permita la dominancia de especies indeseables desde el punto de vista ganadero o especies que alteren la estructura del sotobosque. De hecho, la dominancia de *Muhlenbergia* y *Festuca* puede ser un indicador del grado de pastoreo del sotobosque.

## Referencias

- Briske, D.D. y V.J. Anderson. 1992. Competitive ability of the bunchgrass *Schizachyrium scoparium* as affected by grazing history and defoliation. *Vegetatio* 103:41-49.
- Caldwell, M.M. 1984. Plant requirements for prudent grazing. En: National Research Council/National Academy of Sciences (Eds.). *Developing strategies for rangeland management. A report prepared by the committee on developing strategies for rangeland management.* Westview Press. Boulder, Colorado USA.
- Casal, J.J., Sánchez, A.R. y V.A. Deregibus. 1987a. The effect of light quality on shoot extension growth in three species of grasses. *Annals of Botany* 59:1-7.
- Casal, J.J., Sánchez, A.R. y V.A. Deregibus. 1987b. Tillering responses of *Lolium multiflorum* plants to changes of red/far-red ratio typical of sparse canopies. *Journal of Experimental Botany* 38:1432-1439.
- Cook, C.W., L.A. Stoddart y F.E. Kinsinger. 1958. Responses of crested wheat grass to various clipping treatments. *Ecological Monographs* 28:237-272.
- Chapin, F.S. y M. Slack. 1979. The effect of defoliation upon root growth, phosphate absorption and respiration in nutrient-limited tundra graminoids. *Oecologia* 42:67-79.
- Deinum, B. 1985. Root mass of grass swards in different grazing systems. *Netherlands Journal of Agricultural Science* 33:377-384.
- Detling, J.K., Dyer, M.I. y D.T. Winn. 1979. Net photosynthesis, root respiration, and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing. *Oecologia* 41:127-134.
- Detling, J.K. y E.L. Painter. 1983. Defoliation responses of western wheatgrass populations with diverse histories of prairie dog grazing. *Oecologia* 57:65-71.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. En: Dirzo, R. and J. Sarukhán (Eds.). *Perspectives on plant population ecology.* Sinauer Associates Inc. Publishers. U.S.A. pp. 141-165.
- Dirzo, R. y J.L. Harper. 1982. Experimental studies on slug-plant interactions. IV. The performance of cyanogenic and acyanogenic plants of *Trifolium repens* in the field. *Journal of Ecology* 70:119-128.
- Franco, M. y A. Búrquez. 1981. Guía botánico-ecológica del Parque Nacional Zoquiapan. Sociedad Botánica de México. *Guías Botánicas de Excursiones en México Vol. IV*:21-61.

- Gehring, A.C. y T.G. Whitham. 1994. Interactions between aboveground herbivores and the mycorrhizal mutualists of plants. *Trends in Ecology and Evolution* 9:251-255.
- Gold, G.W. y M. M. Caldwell. 1989. The effects of the spatial pattern of defoliation on regrowth of a tussock grass. *Oecologia* 80:289-296.
- 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.
- Holland, E.A. y J.K. Detling. 1990. Plant response to herbivory and belowground nitrogen cycling. *Ecology* 71:1040-1049.
- 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 *Cynomis ludovicianus* colonies and adjacent uncolonized areas. *Oecologia* 63:307-313.
- Jameson, D. 1963. Responses of individual plants to harvesting. *Botanical Review* 29:532-594.
- Jaramillo, V. y J.K. Detling. 1988. Grazing history, defoliation, and competition: effects on shortgrass production and nitrogen accumulation. *Ecology* 69:1599-1608.
- Leopold, A.S. 1965. Fauna silvestre de México, aves y mamíferos de caza. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México. 655 pp.
- King, A. y J.L. Saunders. 1984. Las plagas invertebradas de cultivos anuales alimenticios en América central. Overseas Development Administration. Londres. 182 pp.
- McNaughton, J.S. 1983. Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecological Monographs* 53: 291-320.
- McNaughton, S.J. 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. *American Naturalist* 124:863-886.
- McNaughton, S.J. y F.S. Chapin. 1985. Effects of fosforous nutrition and defoliation on C<sub>4</sub> graminoids from the Serengeti plains. *Ecology* 66:1617-1629.
- Nelson, D.W. y L.E. Sommers. 1980. Total nitrogen analysis of soil and plant tissue. *Assoc. Off Anal. Chem. J.* 63:770-778.
- Obieta, M.C. y J. Sarukhán. 1981. Estructura y composición de la vegetación herbácea de un bosque uniespecífico de *Pinus hartwegii*, I: Estructura y composición florística. *Boletín Sociedad Botánica de México* 41:75-126.

- Owen, D.F. y R.G. Weigert. 1976. Do consumers maximize plant fitness?. *Oikos* 27:488-49.
- Pandey, C.B. y J.S. Singh. 1992. Influence of rainfall and grazing on belowground biomass dynamics in a dry tropical savanna. *Canadian Journal of Botany* 70:1885-1890.
- Polley, W.H. y J.K. Detling. 1988. Herbivory tolerance of *Agropyron smithii* populations with different grazing histories. *Oecologia* 77:261-267.
- Richards, H.J. 1984. Root growth response to defoliation in two *Agropyron* bunchgrasses: field observations with an improved root periscope. *Oecologia* 64: 21-25.
- Ruess, W.R. 1988. The interaction of defoliation and nutrient uptake in *Sporobolus kentrophyllus*, a short-grass species from the Serengeti plains. *Oecologia* 77:550-556.
- Ruess, W.R., McNaughton, J.S y M.B. Coughenour. 1983. The effects of clipping, nitrogen source and nitrogen concentration on the growth responses and nitrogen uptake of an East-African sedge. *Oecologia* 59:253-261.
- Rzedowski, J. y G.C. Rzedowski. 1979. Flora fanerogámica del valle de México. Volumen 1. C.E.C.S.A., México.
- Schuster, J. 1964. Root development of native plants under three grazing intensities. *Ecology* 45:63-70.
- Seastedt, T., Ramundo A.R. y D.C. Hayes. 1988. Maximization of densities of soil animals by foliage herbivory: empirical evidence, graphical and conceptual models. *Oikos* 51: 243-248.
- Simoes, M. y Z. Baruch. 1991. Responses to simulated herbivory and water stress in two tropical C<sub>4</sub> grasses. *Oecologia* 88:173-180.
- Sims, P.L. y J.S. Singh. 1978a. The structure and function of ten western North American grasslands. II. Intra-seasonal dynamics in primary producer compartments. *Journal of Ecology* 66:547-572.
- Sims, P.L. y J.S. Singh. 1978b. The structure and function of ten western North American grasslands. III. Net primary production, turnover and efficiencies of energy capture and water use. *Journal of Ecology* 66:573-597.
- Villa, R.B. 1953. Mamíferos silvestres del Valle de México. *Anales del Instituto de Biología UNAM* 23:269-492.

Weaver, J. 1950. Effects of different intensities of grazing on depth and quantity of roots of grasses. *Journal of Range Management* 3:100-113.

Willms, D.W. 1991. Cutting frequency and cutting height effects on rough fescue and parry oat grass yields. *Journal of Range Management* 44:82-85.



BIBLIOTECA  
CENTRO DE ECOLOGIA

## **Capítulo 3**

---

**Efectos de la defoliación de un pastizal subalpino en la densidad, biomasa y diversidad de la comunidad de macroartrópodos rizófagos**

# EFFECTOS DE LA DEFOLIACION DE UN PASTIZAL SUBALPINO EN LA DENSIDAD, BIOMASA Y DIVERSIDAD DE LA COMUNIDAD DE MACROARTROPODOS RIZOFAGOS

## Introducción

Los estudios de herbivoría subterránea, tanto desde la perspectiva de la planta como del animal son escasos (Andersen 1987; Brown y Gange 1990). Las interacciones que ocurren en el suelo han sido relegadas por la ecología terrestre, no obstante su importancia para las plantas, que en algunos ecosistemas asignan hasta un 50% de su biomasa a sus estructuras subterráneas como las raíces y los rizomas (Andersen 1987).

Los estudios sobre la interacción entre los herbívoros subterráneos invertebrados y los megaherbívoros que se alimentan de partes aéreas como el ganado, reportan que, bajo una presión de pastoreo moderada, la densidad de nemátodos rizófagos aumenta (Smolik y Dodd 1983; Stanton 1983; Ingham y Detling 1984, Merrill *et al.* 1994). Mientras que otras investigaciones muestran que la densidad de los artrópodos rizófagos no cambia, pero su biomasa se incrementa (Hutchinson y King 1980; Roberts y Morton 1985; Seastedt *et al.* 1986). El corte de la vegetación como una práctica de manejo para el incremento de la productividad de los pastizales, también tiende a incrementar la densidad de los artrópodos rizófagos (Seastedt *et al.* 1988b; Kard y Hain 1988). Se considera que la sobrevivencia y el rendimiento de los rizófagos es mayor en los sitios con una cobertura vegetal dominada por pastos, debido a que su raíz somera y fibrosa proporciona una alimentación adecuada para las larvas rizófagas recién emergidas (Kard y Hain 1988).

Seastedt (1985) sugiere tres mecanismos para explicar el incremento en biomasa de los

herbívoros subterráneos como consecuencia de la herbivoría aérea moderada: 1) El aumento en el contenido de nitrógeno de las plantas; 2) la disminución en las sustancias vegetales defensivas; 3) el incremento en la tasa de recambio de las raíces, cuyo resultado es una mayor producción de raíces senescentes con una mayor concentración de nitrógeno debida a la inmovilización de este elemento por los microorganismos. También es posible que la translocación de carbohidratos hacia las partes aéreas en respuesta a la defoliación conduzca a un mejoramiento de la calidad alimenticia de la raíz para los insectos (Seastedt *et al.* 1988; Seastedt 1987).

Tomando en cuenta lo anterior y en el marco de una investigación sobre los efectos de la herbivoría aérea y subterránea y de su interacción, mediada por la planta, en el presente capítulo se investigan los efectos de la manipulación experimental en campo de la intensidad y el número de episodios de defoliación del sotobosque de una comunidad subalpina en:

1) la densidad y biomasa de la comunidad de macroartrópodos rizófagos, 2) la densidad y biomasa de las especies rizófagas dominantes y 3) la distribución vertical y la diversidad de la comunidad.

### **Area de Estudio**

El sitio se localiza en la Estación Experimental Forestal de Zoquiapan (administrada por la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma de Chapingo), entre los estados de México y Puebla. La estación se encuentra dentro del Parque Nacional Zoquiapan, en la zona del Eje Neovolcánico Transversal. La altitud varía entre los 3000 y 3500 m (Franco y Búrquez 1981). La precipitación y temperatura medias anuales es de 1169 mm y 11°C

respectivamente (promedios de 20 años de la estación climatológica de Río Frío, ubicada 8 km al NNW de la Estación Zoquiapan). La precipitación se concentra de abril a octubre con máximos en julio y septiembre. Las temperaturas máximas ocurren de abril a agosto; la época de heladas se extiende de octubre a marzo. Los suelos son andosoles mólicos, ricos en nitrógeno, calcio, magnesio y potasio y pobres en fósforo; tienen baja cohesión y buen drenaje y aireación. Las texturas predominantes son francas y franco arenosas (Franco y Búrquez 1981).

La vegetación corresponde a un bosque abierto de coníferas con dominancia de *Pinus hartwegii* Lindl. con la concurrencia de *Pinus montezumae* Lamb., *P. leiophylla* Schl. & Cham., *P. ayacahuite* Ehr., *P. pseudostrobus* Lindl., *Abies religiosa* (H.B.K.) Cham. & Schl., *Cupressus lindleyi* Klotzsch., *Quercus crassipes* H. & B., *Q. rugosa* Née., *Q. laurina* H. & B. y *Alnus firmifolia* Fern. (Rzedowski y Rzedowski 1979). Característicamente en el sotobosque se presentan zacatonales densos con dominancia de *Muhlenbergia quadridentata* (H.B.K.) Kunth y *Festuca tolucensis* H.B.K. También hay otras especies de estos géneros y otras especies de herbáceas. La diversidad en el estrato herbáceo es máxima en los meses de julio y noviembre, y disminuye durante los meses de febrero y marzo (Obieta y Sarukhán 1981).

El pastoreo por ganado vacuno es frecuente y los sitios pastoreados son por lo general más diversos que los sitios excluidos contiguos (Obieta y Sarukhán 1981). En los primeros, las dicotiledóneas son las especies dominantes (principalmente *Alchemilla procumbens* Rose.), mientras que en las áreas excluidas las gramíneas como *Muhlenbergia quadridentata* son las más importantes (Obieta y Sarukhán 1981).

## **Materiales y Métodos**

El estudio se realizó en una ladera con exposición NNE, situada aproximadamente a 2 km al SSW de las instalaciones de la estación forestal a una altitud de 3200 m. En este lugar se estableció una exclusión con alambre de púas y malla metálica de 32 X 32 m para evitar el forrajeo de ganado vacuno y de conejos. Se utilizó un diseño experimental completamente al azar con 10 repeticiones por tratamiento. Los tratamientos fueron tres niveles de defoliación con tres frecuencias de corte. Las unidades experimentales fueron cuadros de 1 x 1 m (n=90), elegidos aleatoriamente y separados de la orilla de la exclusión y entre sí por 2 m. Los tratamientos se asignaron aleatoriamente a los cuadros y fueron los siguientes: 1) sin defoliación; 2) defoliación baja, (consistente en corte del 30% de la altura de todas las especies herbáceas dentro del cuadro); y 3) defoliación alta, (consistente en corte del 70% de la altura de todas las especies herbáceas dentro del cuadro). La frecuencia de corte fue mensual. El material foliar separado se secó en una estufa a 70°C durante tres días y se pesó. El experimento inició en junio de 1992 y concluyó en diciembre del mismo año. El muestreo de la comunidad rizófaga se efectuó cada dos meses eligiéndose aleatoriamente 10 cuadros de cada tratamiento. Las fechas de colecta correspondieron a dos, cuatro y seis defoliaciones, por lo que no fue posible separar los efectos del tiempo y del número de defoliación. La muestra de la comunidad rizófaga fue un cubo de suelo de 30 x 30 x 30 cm. Cada cubo de suelo se dividió en, 0-10, 10-20 y 20-30 cm de profundidad. De cada nivel se separaron manualmente los macroartrópodos rizófagos (todos los insectos mayores de 2 mm de longitud) y se registró su número y los diferentes taxa. Los rizófagos se fijaron en líquido de Pampel por lo menos 24 horas; se pesaron y se conservaron en alcohol al 70%. Con el

material obtenido se estimaron la densidad y biomasa total de rizófagos y se separaron en grupos taxonómicos lo más cercanamente posible a especie.

La diversidad de la comunidad se calculó para cada tratamiento en cada fecha de colecta utilizando los índices de Shannon-Wiener ( $H'$ ) y de Simpson ( $1/D$ ). Se utilizaron los dos índices de diversidad debido a que  $D$  es relativamente más sensitivo a la dominancia, mientras que  $H'$  lo es a la riqueza de especies (Peet 1974). La diferencia de los índices entre tratamientos se evaluó por medio de 1000 simulaciones aleatorizadas ("bootstrap") para cada comparación, con un programa de computadora desarrollado por L. Valiente, que se fundamenta en la propuesta de Solow (1993) para evaluar diferencias entre medidas de diversidad. El algoritmo aleatoriza las muestras y los individuos para quitar el efecto de la heterogeneidad en las muestras (situación común cuando los individuos están agregados), donde los individuos no son completamente independientes, pero sí las muestras (Dixon 1993).

Para el análisis de los datos se usó un modelo lineal generalizado con un criterio de clasificación y en el caso de los datos de densidad se declaró error de Poisson. A los datos de biomasa se les aplicó la transformación logarítmica para satisfacer los supuestos de homogeneidad de varianza y normalidad, pues los residuales de los datos sin transformar no cumplían con éstos supuestos. En ambos casos se utilizó el programa GLIM (v.3 Royal Statistical Society of London).

## Resultados

### Comunidad

La composición de la comunidad de macroartrópodos rizófagos en el sitio de estudio ha sido descrita previamente (Morón-Ríos, Jaramillo y Dirzo, enviado) y está constituida por siete especies del orden Coleoptera y una especie del orden Diptera. La comunidad está dominada por: *Phyllophaga* (*Phytalus*) grupo "pentaphylla" (*sensu* Morón 1986) sp. 2 (Melolonthidae) y *Trachyploeomimus aff. spurcus* Champion (Curculionidae), ambas del orden Coleoptera. Aunque hubo una tendencia decreciente en la densidad con el número de defoliaciones, la intensidad y el número de defoliaciones no tuvieron efectos estadísticamente significativos sobre la densidad de la comunidad rizófaga (Fig. 1A) ( $P > 0.1$  en ambos casos). La biomasa de la comunidad tampoco mostró cambios estadísticamente significativos atribuibles a los niveles y episodios de defoliación aplicados ( $P > 0.1$  en ambos casos) (Fig. 1B).

### Densidad y biomasa de especies dominantes

La densidad y biomasa de *Phyllophaga* sp. mostraron una tendencia a disminuir por efecto de la intensidad y el número de defoliaciones aplicadas (Fig. 2A y 2B), pero en ambos casos tuvieron una gran variabilidad asociada y no resultaron estadísticamente significativas ( $P > 0.05$ ). La variabilidad en la biomasa se puede atribuir parcialmente a las diferencias en densidad, pues la biomasa individual aumentó 10 mg entre agosto y diciembre, independientemente del tratamiento aplicado. Los cambios registrados en la densidad y biomasa de *Trachyploeomimus* sp. no mostraron ninguna tendencia interpretable y no fueron estadísticamente significativos ( $P > 0.05$ ).

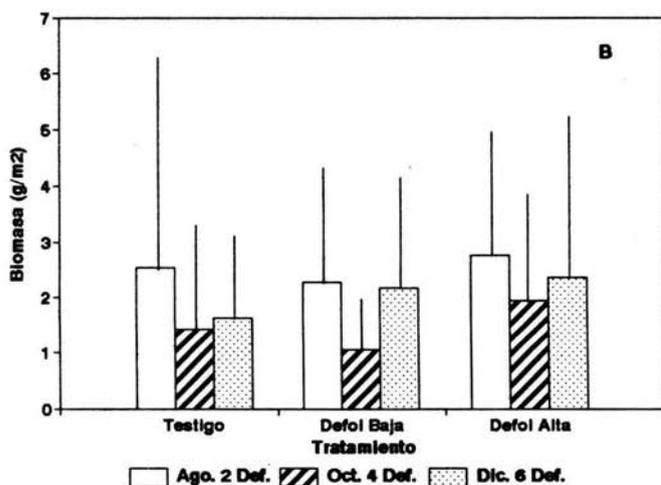
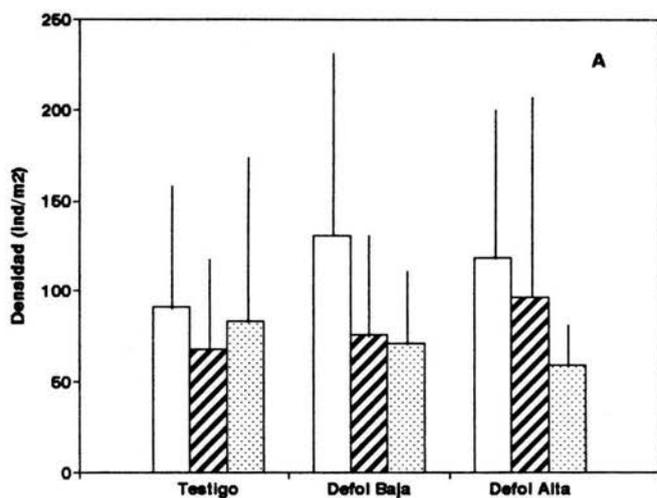


Figura 1. Distribución de la densidad (A) y biomasa (B) de la comunidad rizófaga para cada episodio de defoliación. (Los valores son la media de 10 repeticiones por tratamiento + 1D.E.).

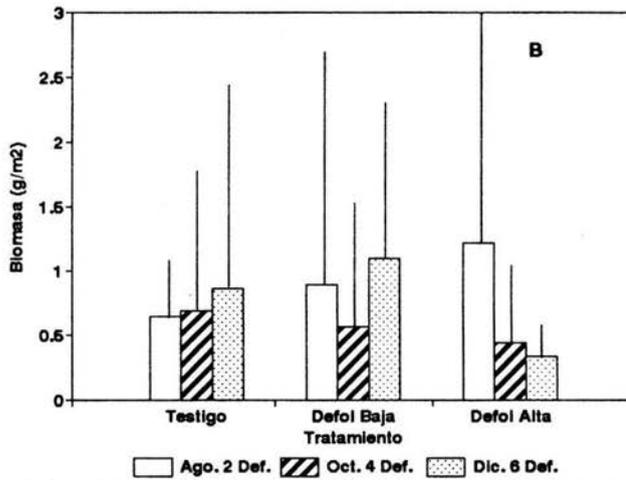
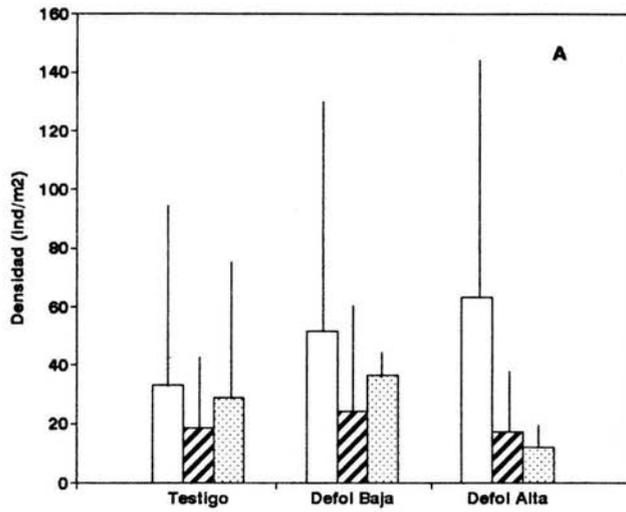


Figura 2. Densidad (A) y biomasa (B) de *Phyllophaga* por tratamiento y número de episodios de defoliación. (Los valores son la media de 10 repeticiones + 1 D.E.).

### *Distribución Vertical*

El 80 % de los individuos colectados se encontró en los primeros 10 cm del suelo, independientemente del número de defoliaciones y del tratamiento aplicado (Tabla 1). La densidad de los rizófagos no fue afectada significativamente por los tratamientos aplicados ( $P > 0.05$ , para ambos tratamientos). Al igual que la densidad, el 80 % de la biomasa de la comunidad se concentró en los primeros 10 cm del suelo (Tabla 2). A esta profundidad la biomasa fue mayor en el tratamiento de defoliación alta, aún cuando esta diferencia no fue estadísticamente significativa ( $P > 0.05$ ).

Tabla 1. Densidad promedio (ind./m<sup>2</sup>) de la comunidad rizófaga por profundidad, tratamiento y número de defoliaciones. Los valores son promedios de 10 muestras ( $\pm 1$  D.E.).

PROFUNDIDAD		0-10			10-20			20-30		
TRATAMIENTO		T	DB	DA	T	DB	DA	T	DB	DA
Mes	ND									
Agosto	2	57 (49)	106 (105)	11 (84)	30 (33)	20 (25)	3 (7)	5 (6)	5 (6)	3 (5)
Octubre	4	39 (48)	54 (52)	76 (84)	5 (8)	18 (14)	13 (15)	23 (18)	3 (7)	6 (12)
Diciembre	6	67 (93)	58 (41)	51 (20)	13 (21)	11 (14)	1 (5)	3 (7)	2 (5)	5 (9)

T.- Testigo. DB.- Defoliación Baja. DA.- Defoliación Alta. ND.- Número de Defoliaciones

Tabla 2. Biomasa promedio (g/m<sup>2</sup>) de la comunidad rizófaga por profundidad, tratamiento y número de defoliaciones. Los valores son promedios de 10 muestras ( $\pm 1$  D.E.).

PROFUNDIDAD		0-10			10-20			20-30		
TRATAMIENTO		T	DB	DA	T	DB	DA	T	DB	DA
Mes	ND	1.3	1.6	2.4	0.63	0.56	0.02	0.5	0.13	0.13
Agosto	2	(2)	(1.28)	(2.2)	(0.84)	(1.18)	(0.04)	(1.24)	(0.30)	(0.32)
Octubre	4	0.8	0.83	1.18	0.18	0.09	0.24	0.45	0.12	0.33
		(1.03)	(0.91)	(1.32)	(0.27)	(0.12)	(0.33)	(1.06)	(0.38)	(0.10)
Diciembre	6	1.09	1.38	2.4	0.6	0.71	0.03	0.09	0.09	0.02
		(1.18)	(1.15)	(2.1)	(0.86)	(1.27)	(0.10)	(0.25)	(0.28)	(0.05)

T.- Testigo. DB.- Defoliación Baja. DA.- Defoliación Alta. ND.- Número de Defoliaciones.

### Diversidad

En las tablas 3 y 4 se comparan los valores de los índices de Shannon-Wiener ( $H'$ ) y Simpson ( $1/D$ ) obtenidos para los tratamientos aplicados en cada fecha de colecta. Los tratamientos de intensidad de defoliación afectaron la diversidad de la comunidad de macroartrópodos rizófagos. De acuerdo con ambos índices, después de seis defoliaciones la intensidad alta aumentó la diversidad de la comunidad con respecto al testigo y a la intensidad baja, aunque la diferencia con esta última fue marginal ( $P=0.11$  para  $H'$  y  $P=0.07$  para  $1/D$ ). Durante los meses de agosto y octubre de 1992, se realizó un muestreo mensual de la comunidad rizófaga en la zona aleadaña a la exclusión donde se efectuó el experimento de defoliación. Los valores de  $H'$  y  $1/D$  para agosto fueron 1.62 y 4.23 respectivamente y para octubre 1.48 y 3.77. Estos no difirieron significativamente de los del testigo dentro de la exclusión en las mismas fechas.

Tabla 3. Valores de diversidad (Shannon - Wiener ( $H'$ ) y Simpson ( $1/D$ )) para la comunidad rizófaga estudiada por número de defoliaciones y tratamiento.  $P$ .- Probabilidad de  $H_0$  para cada índice de diversidad bajo la hipótesis de que la diversidad de las comunidades es la misma.

TRATAMIENTO	NO. DE DEFOLIACIONES					
	2		4		6	
TRATAMIENTO	DIVERSIDAD					
	$H'$	$1/D$	$H'$	$1/D$	$H'$	$1/D$
T	1.56	4.36	1.48	3.71	1.26	3.03
DB	1.49	3.85	1.69	5.09	1.47	3.27
DA	1.30	2.64	1.54	4.15	1.78	5.64
COMPARACIONES	$P$					
	$H'$	$1/D$	$H'$	$1/D$	$H'$	$1/D$
T vs DB	0.43	0.30	0.27	0.24	0.20	0.30
T vs DA	0.32	0.19	0.43	0.31	0.01	0.03*
DB vs DA	0.34	0.22	0.34	0.27	0.11	0.07*

T.- Testigo. DB. Defoliación baja. DA .-Defoliación alta.

Tabla 4. Comparación de los índices de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) y Simpson ( $1/D$ ) de cada colecta en relación al tratamiento aplicado.  $P$ .- Probabilidad de  $H_0$  para cada índice de diversidad bajo la hipótesis de que la diversidad de las comunidades es la misma.

TRATAMIENTO	MES (N.D.)					
	agosto(2)		octubre(4)		diciembre(6)	
TRATAMIENTO	DIVERSIDAD					
	$H'$	$1/D$	$H'$	$1/D$	$H'$	$1/D$
Testigo	1.56	4.36	1.48	3.71	1.26	3.03
Defoliación Baja	1.49	3.85	1.69	5.09	1.47	3.27
Defoliación Alta	1.30	2.64	1.54	4.15	1.78	5.64
COMPARACIONES	$P$					
	2 vs 4		2 vs 6		4 vs 6	
COMPARACIONES	$P$					
	$H'$	$1/D$	$H'$	$1/D$	$H'$	$1/D$
Testigo	0.37	0.29	0.12	0.14	0.22	0.20
Defoliación Baja	0.20	0.20	0.45	0.33	0.23	0.16
Defoliación Alta	0.24	0.18	0.06	0.05*	0.15	0.17

N.D. Número de Defoliaciones.

## **Discusión**

### *Comunidad*

Los resultados sugieren que la densidad de la comunidad rizófaga tuvo una tendencia a disminuir con el número de defoliaciones tanto en la intensidad baja como alta. Sin embargo, debido a la gran variabilidad asociada a los datos, no se puede concluir ningún patrón. Los resultados de otros estudios donde se han utilizado distintos niveles de herbivoría durante períodos de 2 a 5 años son ambiguos. En algunos casos la densidad de los macroartrópodos rizófagos aumenta (Seastedt, Ramundo y Hayes 1988), mientras que en otros disminuye (Lloyd y Kumar 1977) o no muestra cambios (Hutchinson y King 1980; Seastedt, Hayes y Petersen 1986). Hutchinson y King (1980) y Roberts y Morton (1985) sugieren que los niveles de productividad primaria pueden ser los factores principales que explican el aumento en la densidad y biomasa de Scarabaeidae (aquí denominado Melolonthidae) y Oligochaeta. Expandiendo este argumento, se podría considerar que el cambio en la productividad primaria subterránea por efecto de la defoliación es uno de los factores que explican la variedad de respuestas observadas en la densidad y biomasa de los macroartrópodos rizófagos. Es decir, si la productividad subterránea se mantiene o aumenta, entonces sería probable que la densidad y biomasa de rizófagos aumentara o se mantuviera, mientras que si la productividad subterránea disminuye, entonces habría una disminución en la densidad y biomasa de los herbívoros subterráneos.

La biomasa, al igual que la densidad, también ha mostrado respuestas ambiguas: aumenta con niveles de pastoreo moderado (Hutchinson y King 1980; Roberts y Morton 1985; Seastedt, Hayes y Petersen 1986), disminuye bajo condiciones de pastoreo a densidad

alta (Roberts y Morton 1985) o no muestra ninguna tendencia con distintos niveles de pastoreo (Lloyd y Kumar 1977). En el presente estudio la biomasa de la comunidad rizófaga no mostró ningún patrón consistente. Sin embargo, es importante considerar que la duración de este experimento fue de seis meses, en comparación con los períodos de dos a cinco años de los trabajos citados, lo que pudo ser una limitante para observar una respuesta clara en las variables analizadas.

#### *Especies Dominantes*

La densidad de *Phyllophaga* sp., mostró una tendencia no significativa a disminuir con el aumento en el número de defoliaciones, de manera similar a la observada en la comunidad. Sin embargo, su patrón de distribución horizontal agregado, al igual que el de *Trachyploeomimus* sp., (capítulo 1), generó tal variación que las diferencias entre tratamientos no son estadísticamente distinguibles. Durante el período de estudio no hubo formas adultas de los rizófagos dominantes. Estas se presentan entre marzo y mayo, y por tanto no existió la posibilidad de que los sitios defoliados tuvieran una atracción diferencial para la oviposición. Asimismo, la capacidad de desplazamiento horizontal de las larvas rizófagas de otras especies de Melolonthidae en condiciones de campo no ha rebazado los 30 a 60 cm durante toda la fase larvaria (Fenemore 1965, Miln 1964), por lo que no se podría esperar que los rizófagos de la comunidad migraran hacia sitios donde las condiciones ambientales fuesen mejores.

### *Distribución Vertical*

Durante el período de estudio, la distribución vertical de la comunidad y la biomasa en los estratos del suelo no fueron afectados por el número de episodios y las intensidades de defoliación. Estos resultados contrastan con lo que se ha documentado para otras especies de Scarabaeidae, en las que ocurren movimientos verticales hacia los primeros 10 cm del suelo en los sitios sujetos a pastoreo (Roberts y Morton 1985).

### *Diversidad*

El mantenimiento o aumento de la diversidad, a escala local, puede ser explicado por la combinación de los siguientes factores: 1) la heterogeneidad espacial del habitat; 2) las condiciones de equilibrio de la comunidad; 3) la complejidad de la estructura trófica; 4) los factores físicos limitantes; 5) los efectos de las especies vecinas y 6) la complejidad de las historias de vida (Tilman y Pacala 1993). En el caso de las comunidades vegetales, la herbivoría puede modificar algunos de estos factores (i.e. aumentar la heterogeneidad del habitat, cambiar la habilidad competitiva de las especies) y como consecuencia alterar la diversidad de la vegetación (Harper 1977; Crawley 1983). En contraste, los efectos de la defoliación en la diversidad de la comunidad de macroartropodos rizófagos no se han reportado previamente. Una explicación posible al aumento de la diversidad por la defoliación, sería la tendencia de disminución de la densidad de las especies dominantes, causada probablemente por una menor biomasa radicular de las plantas. La disminución en la biomasa de raíces se observó en el experimento de invernadero con las dos especies de pastos dominantes de la zona a las que se aplicaron los mismos tratamientos de defoliación (ver

capítulo 2). Asimismo, la concentración de nitrógeno de la raíz no varió, a diferencia de lo propuesto por Seastedt, Ramundo y Hayes (1988), quienes sugieren que esta variable aumenta con niveles de defoliación intermedia. Esto último, podría haber contribuido a la disminución del tamaño de las poblaciones de *Phyllophaga* sp. e incrementado la equidad de la comunidad y por tanto el valor de los índices de diversidad en el tratamiento de defoliación alta.

Por una parte los herbívoros subterráneos pueden cambiar la composición de la vegetación (Brown y Gange 1989), por otra parte la herbivoría aérea por insectos (Master y Brown 1993) afecta adversamente el rendimiento de los insectos rizófagos y posiblemente el pastoreo por vertebrados (este estudio) puede alterar la diversidad de los herbívoros subterráneos. El pastoreo en el área de estudio aumenta la diversidad del sotobosque (Obieta y Sarukhán 1981), probablemente al disminuir la habilidad competitiva de *Muhlenbergia quadridentata* y *Festuca tolucensis* que son dominantes, pero aparentemente no tolerantes a la herbivoría (ver capítulo 2). Los resultados aquí presentados, sugieren que el pastoreo también aumentaría la diversidad de la comunidad de macroartrópodos rizófagos.

Los resultados del presente estudio muestran que la actividad de los herbívoros que consumen las partes aéreas de las plantas puede, no sólo determinar la diversidad del componente vegetal (Harper 1969), sino también, bajo ciertas condiciones, afectar la diversidad de la comunidad de los herbívoros que habitan en el suelo.

## Referencias

- Andersen, D. 1987. Below-ground herbivory in natural communities: a review emphasizing fossorial animals. *Quarterly Review of Biology* 62:261-286.
- Brown, V.K. y A.C. Gange. 1989. Herbivory by soil-dwelling insects depresses plant species richness. *Functional Ecology* 3:667-671.
- Brown, V.K. y A.C. Gange. 1990. Insect herbivory belowground. *Advances in Ecological Research* 20:1-58.
- Crawley, M.J. 1983. *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific, Oxford, England.
- Dixon, P.M. 1993. The bootstrap and the jackknife: Describing the precision of ecological indices. En: Scheiner, M.S. and J. Gurevitch (Eds.). *Design and Analysis of Ecological Experiments*. Chapman and Hall, USA. pp. 290-318.
- Fenemore, P.G. 1965. Results of a field trial for the chemical control of the grass grub *Costelytra zealandica* (White) (Melolonthinae Scarabaeidae) including information on its capacity for reinfestation. *New Zealand Journal of Agriculture Research* 8:172-187.
- Franco, M. y A. Búrquez. 1981. Guía botánico-ecológica del Parque Nacional Zoquiapan. Sociedad Botánica de México. *Guías Botánicas de Excursiones en México* Vol.IV:21-61.
- Harper, J.L. 1969. The role of predation in vegetational diversity. *Brookhaven Symposium in Biology* 22:48-62.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of plants*. Academic Press, New York, New York, USA.
- Hutchinson, K.J. y K.L. King. 1980. The effects of sheep stocking level on invertebrate abundance, biomass and energy utilization in a temperate sown grassland. *Journal of Applied Ecology* 17:369-387.
- Ingham, R.E. y J.K. Detling. 1984. Plant-herbivore interactions in a North American mixed grass prairie. III. Soil nematod populations and root biomass on *Cynomys ludovicianus* colonies and adjacent uncolonized areas. *Oecologia* 63:307-313.
- Jameson, D. 1963. Responses of individual plants to harvesting. *Botanical Review* 29:532-594.

- Kard, M.B. y F.P. Hain. 1988. Influence of ground covers on white grub (Coleoptera: Scarabaeidae) populations and their feeding damage to roots of Fraser Christmas trees in the southern Appalachians. *Environmental Entomology* 17:63-66.
- Lloyd, J.E. y R. Kumar. 1977. Root feeding insects of a short grass prairie and their response to grazing pressure and ecosystem stresses. En: Marshall, D.J. (Ed.). *The belowground ecosystem: a synthesis of plant-associated processes*. Range Science Department Scientific Series 26, pp. 267-272.
- Master, G.J. y V.K. Brown. 1993. Plant mediated interactions between above and below-ground insect herbivores. *Oikos* 66:148-151.
- Merrill, E., N.L. Stanton y J.C. Hak. 1994. Responses of bluebunch wheatgrass, Idaho fescue, and nematodes to ungulate grazing in Yellowstone National Park. *Oikos* 69:231-240.
- Miln, A. 1964. Biology and ecology of the garden chafer *Phyllopertha horticola* L. IX. Spatial distribution. *Bulletin of Entomological Research* 54:761-795.
- Moran, N. y T.G. Whitham. 1990. Interspecific competition between root-feeding and leaf-galling aphids mediated by host-plant resistance. *Ecology* 71:1050-1058.
- Morón, M.A. 1986. El género *Phyllophaga* en México. Morfología, distribución y sistemática supraespecífica (Insecta, Coleoptera). Publ. 20 Instituto de Ecología, México. 341 p.
- Morón-Ríos, A., Jaramillo, V. y R. Dirzo. 1995. Species composition of root-feeding macroarthropods in a subalpine grassland associated to pine forest in México. *The Canadian Entomologist*. Enviado.
- Obieta, M.C. y J. Sarukhán. 1981. Estructura y composición de la vegetación herbácea de un bosque uniespecífico de *Pinus hartwegii*, I: Estructura y composición florística. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 41: 75-126.
- Peet, R.K. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematic* 5:285-307.
- Rzedowski, J. y G.C. Rzedowski. 1979. Flora fanerogámica del valle de México. Volumen 1. C.E.C.S.A., México.
- Roberts, R.J. y R. Morton. 1985. Biomass of larval scarabaeidae (Coleoptera) in relation to grazing pressures in temperate, sown pastures. *Journal of Applied Ecology* 22:863-874.

- Schuster, J. 1964. Root development of native plants under three grazing intensities. *Ecology* 45:63-70.
- Seastedt, T.R. 1985. Maximization of primary and secondary productivity by grazers. *American Naturalist* 126: 559-564.
- Seastedt, T.R., Hayes C.D. y N.J. Petersen. 1986. Effects of vegetation, burning and mowing on soil macroarthropods of tallgrass prairie. En: Clambey, K.G. and Pemble (Eds.). *Ninth North American Prairie Conference*. Tri-College Press, Fargo, ND, pp. 99-102.
- Seastedt, T., R.A. Ramundo y D.C. Hayes. 1988b. Maximization of densities of soil animals by foliage herbivory: empirical evidence, graphical and conceptual models. *Oikos* 51: 243-248.
- Smolik, J.D. y J.L. Dodd. 1983. Effects of water and nitrogen, and grazing on nematodes in a shortgrass prairie. *Journal of Range Management* 36:744-748.
- Solow, A.R. 1993. A simple test for change in community structure. *Journal of Animal Ecology* 62:191-193.
- Stanton, N.L. 1983. The effect of clipping and phytophagous nematodes on net primary production of blue grama, *Bouteloua gracilis*. *Oikos* 40:249-257.
- Tilman, D. y S. Pacala. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. En: Ricklefs, R. y D. Schluter (Eds.). *Species diversity in ecological communities*. The University of Chicago Press. U.S.A. pp. 13-25.
- Weaver, J. 1950. Effects of different intensities of grazing on depth and quantity of roots of grasses. *Journal of Range Management* 3:100-113.

## Capítulo 4

---

**Herbivoría aérea y subterránea en el pasto  
*Muhlenbergia quadridentata* (H.B.K.)  
Kunth: efectos sobre el desempeño de la  
planta y el rizófago *Phyllophaga* sp.  
(Coleoptera:Melolonthidae)**

**HERBIVORIA AEREA Y SUBTERRANEA EN EL PASTO *MUHLENBERGIA QUADRIDENTATA* (H.B.K.) Kunth: EFECTOS SOBRE EL DESEMPEÑO DE LA PLANTA Y EL RIZOFAGO *PHYLLOPHAGA* sp. (COLEOPTERA:MELOLONTHIDAE)**

**Introducción**

Desde un punto de vista fitocéntrico, la mayor parte de los estudios sobre interacciones planta-herbívoro se han concentrado en el consumo de hojas, tallos y en la granivoría (ver Harper 1977, Brown *et al.* 1979; Crawley 1983), mientras que la herbivoría de las porciones subterráneas de las plantas ha recibido menor atención (véase Detling *et al.* 1980; Lovett-Doust 1980; Potter 1982; Andersen 1987; Brown y Gange 1990).

Los efectos conjuntos de la herbivoría aérea y subterránea prácticamente no se han explorado y se sabe muy poco de las consecuencias del consumo de la raíz sobre el desarrollo y consumo de otros órganos y viceversa. Reichman y Smith (1991) encontraron que la pérdida del 25% o 75% de la raíz de *Tragopogon dubius* (Asteraceae) tiene consecuencias más severas sobre el desempeño de la planta que la misma proporción de pérdida de follaje, pues reduce la biomasa, la sobrevivencia y la producción de flores. Ridsdill Smith (1977) encontró que la producción de raíces nuevas y el crecimiento del follaje de *Lolium perenne* (Gramineae) se reducen con el consumo de la raíz.

La herbivoría o la infección patogénica pueden inducir la producción de metabolitos secundarios defensivos, que con frecuencia se distribuyen en otros tejidos (Schultz 1988). Las defensas químicas inducidas por los herbívoros aéreos podrían distribuirse en los tejidos de la raíz y disminuir el consumo de las estructuras subterráneas, pero no hay estudios que específicamente exploren esta relación. También se ha propuesto que niveles moderados de

herbivoría aérea pueden generar una redistribución del carbono de las raíces hacia las partes aéreas para reparar el daño (Seastedt 1985; Seastedt *et al.* 1988). Por esta razón el tejido radical remanente podría ser más rico en nitrógeno y de mayor calidad para los herbívoros subterráneos. Es decir, la herbivoría aérea podría generar cambios en la planta que afecten a los herbívoros subterráneos, pero, nuevamente, no hay estudios dirigidos a explorar tal interacción.

La interacción entre herbívoros aéreos y subterráneos ha recibido atención a escala de la comunidad (Hutchinson y King 1980; Roberts y Morton 1985; Seastedt, Hayes y Petersen 1986), pero los resultados han sido ambiguos, pues en algunos casos la biomasa de la comunidad aumenta y en otros no se altera. A nivel poblacional, la interacción también ha comenzado a investigarse con insectos (Moran y Whitham 1990; Master y Brown 1992). Los resultados muestran que los herbívoros aéreos aumentan su biomasa por la actividad de los rizófagos, mientras que estos últimos disminuyen su biomasa y tienen mayor mortalidad.

Las larvas de *Phyllophaga* consumen las raíces de plantas silvestres, cultivos básicos, ornamentales, frutícolas, forestales y pueden combinar la rizofagia con el consumo de materia vegetal en descomposición. Su ciclo de vida puede durar de uno a tres años, en especies de zonas tropicales y templadas, respectivamente. La oviposición ocurre al final de la primavera o principios del verano, cerca de su planta huésped o en sitios con alto contenido de materia orgánica. Presentan tres estadios larvales, de los cuales el tercero es el de mayor duración (Morón 1986; Ritcher 1957).

En el presente trabajo se plantean las siguientes preguntas:

- 1) ¿Cuáles son los efectos de la herbivoría aérea y subterránea sobre la producción de las

estructuras aéreas y subterráneas de un pasto dominante del estrato herbáceo de un bosque de pinos, en el cual ocurren ambos tipos de herbivoría?

2) ¿Cuál es el impacto de la defoliación artificial y la herbivoría subterránea por el insecto rizófago dominante sobre el contenido de nitrógeno de la raíz y de los tallos vivos de una gramínea dominante?

3) ¿Cuál es el efecto de la defoliación del pasto dominante en la sobrevivencia de larvas de tercer estadio del rizófago dominante de un bosque de pinos?. Para contestar estas preguntas, en el presente trabajo se efectuó un experimento con un pasto nativo, el cual se transplantó a macetas, creció en las condiciones ambientales del bosque y se le aplicó herbivoría aérea simulada, herbivoría subterránea y la combinación de ambas.

#### **Area de Estudio**

El sitio se localiza en los terrenos de la Estación Experimental Forestal de Zoquiapan (administrada por la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma de Chapingo), entre los límites de los estados de México y Puebla. La estación se encuentra dentro del Parque Nacional Zoquiapan, en la zona del Eje Neovolcánico. La altitud varía entre los 3000 y 3500 m (Franco y Búrquez 1981). La precipitación media anual es de 1169 mm y la temperatura media anual es de 11°C (promedios de 20 años de la estación climatológica de Río Frío, ubicada a ocho km al NNW de la Estación Zoquiapan). La precipitación se concentra de abril a octubre con máximos en julio y septiembre. Las temperaturas máximas ocurren de abril a agosto, y la época de heladas se extiende de octubre a marzo. Los suelos son andosoles mólicos, ricos en nitrógeno, calcio, magnesio y potasio y

pobres en fósforo; tienen baja cohesión y buen drenaje y aireación. Las texturas predominantes son francas y franco arenosas (Franco y Búrquez 1981).

La vegetación del área es una comunidad de alta montaña, dominada por *Pinus hartwegii* Lindl. con la concurrencia de *P. montezumae* Lamb., *P. leiophylla* Schl. & Cham., *P. ayacahuite* Ehr., *P. pseudostrobus* Lindl., *Abies religiosa* (H.B.K.) Cham. & Schl., *Cupressus lindleyi* Klotzsch., *Quercus crassipes* H. & B., *Q. rugosa* Née., *Q. laurina* H. & B. y *Alnus firmifolia* Fern. (Rzedowski y Rzedowski 1979). Característicamente, en el sotobosque se presentan zacatonales densos con dominancia de *Muhlenbergia quadridentata* (H.B.K.) Kunth y *Festuca tolucensis* H.B.K.. Asociados a éstas se encuentran otras especies de los mismos géneros y distintas especies de herbáceas. La diversidad en el estrato herbáceo es máxima en los meses de julio y noviembre, y disminuye durante los meses de febrero y marzo (Obieta y Sarukhán 1981).

El pastoreo por ganado vacuno es frecuente y los sitios pastoreados son por lo general más diversos que los sitios contiguos excluidos (Obieta y Sarukhán 1981). En los primeros, las dicotiledóneas herbáceas (principalmente *Alchemilla procumbens* Rose.) son las especies dominantes, mientras que en las áreas excluidas las gramíneas como *Muhlenbergia quadridentata* (H.B.K.) Kunth son las más importantes (Obieta y Sarukhán 1981). La comunidad de macroartrópodos rizófagos está dominada por dos especies de coleópteros: *Phyllophaga* (subgénero *Phytallus* gpo. pentaphylla) (Melolonthidae) (*sensu* Morón 1986) y *Trachiploeomimus* aff. *spurcus* Champion (Curculionidae) (ver Cap. 1).

## **Materiales y Métodos**

### *Material vegetal y animal*

En julio de 1993 se colectaron 60 individuos de *Muhlenbergia quadridentata* en la zona de estudio. Las raíces se lavaron y se separaron de ellas los fragmentos de madera y humus. Posteriormente se sembraron en macetas de plástico de 19 cm de diámetro y 16 cm de profundidad. El suelo utilizado para el transplante provenía de la zona y había sido cribado para separar el humus y los restos de raíces e insectos. En las macetas, el suelo se mezcló con arena en una proporción de dos a uno para mejorar el drenaje de las macetas. Los pastos transplantados se mantuvieron en aclimatación durante dos meses antes de iniciarse el experimento.

En septiembre de 1993 se colectaron en el área de estudio 400 larvas de tercer estadio de *Phyllophaga* sp. La elección de éste estadio obedeció a que es la etapa más larga (en especies de zonas templadas puede durar hasta 14 meses) y voraz del ciclo de vida del rizófago (Morón 1986). Las larvas se seleccionaron por su tamaño y apariencia, descartándose todos aquellos individuos con manchas necróticas o movilidad escasa. Los individuos se mantuvieron durante una semana en macetas con suelo del sitio de colecta, con el fin de garantizar que la manipulación no los hubiera dañado. Antes de utilizarse en el experimento, se revisaron para desechar aquellas larvas con baja movilidad o signos de enfermedad.

### *Experimento*

El diseño experimental fue un factorial de 3 X 2, completo y balanceado, con 10 repeticiones

por tratamiento. Los factores fueron defoliación artificial y herbivoría subterránea. El primero de ellos tuvo tres niveles que fueron: 1) sin defoliación, 2) defoliación baja, cortando el 30 % de la altura de la planta y 3) defoliación alta, cortando el 70 % de la altura de la planta. Las plantas de los dos últimos tratamientos fueron defoliadas recurrentemente. La frecuencia de defoliación fue determinada por el tiempo que tardaron las plantas en volver a crecer al menos 2 cm. De esta manera se efectuaron tres defoliaciones, una cada dos meses. La herbivoría subterránea, tuvo dos niveles: presencia o ausencia de 10 larvas de *Phyllophaga* sp. por maceta. Las unidades experimentales fueron asignadas aleatoriamente a los tratamientos descritos. El experimento se desarrolló en las instalaciones de la estación forestal Zoquiapan, dentro de un área cercada con alambre y utilizada como vivero forestal. Las macetas se colocaron dentro de pequeños pozos excavados en el suelo, con el mismo diámetro de la maceta y 5 cm menos de profundidad que la altura de la maceta. Las macetas se reubicaron de forma aleatoria mensualmente y se revisó con la misma periodicidad que la superficie del suelo de la maceta estuviera húmedo, agregándose agua cuando se observó reseco. El experimento se inició en octubre de 1993 y concluyó en junio de 1994. Durante este período los insectos fitófagos no están presentes en el ambiente, por lo que no fue necesario proteger a las plantas contra este tipo de herbivoría. Al inicio del experimento se contó el número de tallos de los pastos. El material cortado en cada defoliación se guardó en bolsas de papel, se secó a 70°C durante tres días y se pesó. Al final del experimento las plantas se cosecharon; cada maceta se volteó cuidadosamente sobre un tamíz (apertura de 1mm) para dejar expuesto el suelo y la raíz, que formaban una unidad compacta. Esta unidad se lavó cuidadosamente con agua a presión, hasta eliminar el suelo adherido a la raíz y la

corona. Posteriormente, se cortó la raíz cerca del punto de unión con la corona y se guardó en bolsas de papel, al igual que la porción restante. El material se secó a 70°C durante tres días. Una vez seco, el material de cada planta, se separó en raíz, corona, tallos vivos y tallos muertos, se pesó cada componente y se registró el número de tallos vivos y muertos. Durante este proceso se recuperaron las larvas, se contaron y se lavaron cuidadosamente para eliminar el suelo adherido a ellas. Se secaron con papel absorbente, se pesaron y se fijaron en solución de Pampel. La concentración de nitrógeno del material radicular y de los tallos vivos se determinó con el método de micro-Kjeldahl (Nelson y Sommers 1980). La productividad aérea de las plantas se determinó pesando los tallos vivos y sumando a éstos el material foliar que había sido cortado en cada defoliación.

#### *Tratamiento Estadístico*

El análisis de los datos se efectuó por medio de un ANDEVA con dos criterios de clasificación con suma de cuadrados tipo III, debido a la pérdida desigual de algunas repeticiones en los tratamientos aplicados (Shaw y Mitchell-Olds 1993). Para el análisis de los datos de biomasa aérea viva, biomasa de raíces, número de tallos vivos y muertos, proporción raíz/tallo y proporción biomasa aérea viva/muerta se utilizó la transformación de raíz cuadrada para satisfacer los supuestos de homocedasticidad y normalidad, pues los residuales de los datos sin transformar no cumplían con estos supuestos. Cuando el ANDEVA resultó significativo, se utilizó la prueba de Tukey-Kramer para las comparaciones múltiples no planeadas de datos desbalanceados (Day y Quinn 1989). Una diferencia se consideró con significancia estadística cuando tuvo asociada una probabilidad  $P < 0.05$ . En

todos los casos, los resultados se presentan con los datos en su escala original. La sobrevivencia y biomasa de los rizófagos se evaluó por medio de un ANDEVA con un criterio de clasificación para datos desbalanceados (ver Lindman 1992). En este caso los datos cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, por lo que no fueron transformados. Los análisis se efectuaron con el programa SPSSPC (v.3).

## **Resultados**

### *Biomasa*

La herbivoría subterránea afectó significativamente la producción de biomasa de las plantas (Tabla 1). Similarmente, la defoliación afectó la producción de biomasa aérea, pero no la de raíces ni la biomasa total (Tabla 1). Además el factor de interacción de ambos tratamientos afectó significativamente todos los componentes de producción de biomasa (Tabla 1). La combinación de defoliación baja y herbivoría subterránea disminuyó en más del 50% la biomasa aérea viva (Fig. 1A), la biomasa de raíces (Fig. 1B), la biomasa total de la planta (Fig. 1C) y el número de tallos vivos (Fig 2) con relación a la misma intensidad de defoliación en ausencia de los rizófagos. Inesperadamente, las plantas toleraron la combinación de herbivoría subterránea y defoliación alta, pues las variables analizadas no difirieron con la presencia de rizófagos. La proporción biomasa aérea viva/muerta aumentó en un 60% ( $P < 0.001$ ) con la defoliación alta (Fig. 3), y no respondió a la interacción (Tabla 1). La herbivoría subterránea disminuyó en un 45% la proporción biomasa aérea viva-muerta y 40% la proporción raíz/tallo, mientras que aumentó 30% el número de tallos muertos en relación con las plantas que no tuvieron herbivoría subterránea (Tabla 2).

### *Nitrógeno*

La concentración de N de los tallos vivos y de las raíces no fue afectada significativamente por la herbivoría subterránea, la defoliación ni por su interacción (Tabla 1). En contraste, el contenido de N de los tallos vivos fue afectado significativamente por ambos tipos de herbivoría y por su interacción, mientras que el contenido de N de la raíz sólo fue afectado significativamente por la rizofagia (Tabla 1). El contenido de N de los tallos vivos fue, en promedio, 75% menor en las plantas con defoliación baja y herbivoría subterránea, en comparación con el mismo nivel de defoliación pero sin rizófagos y con las plantas sin ambos tipos de herbivoría (Fig. 4). La defoliación alta con y sin rizófagos disminuyó, en promedio, 50% el contenido de N con respecto a la defoliación baja sin rizófagos y, en promedio, 30% en relación al testigo (Fig. 4). Sin embargo, la diferencia con el testigo no fue estadísticamente significativa.

Tabla 1. Resultados del ANDEVA con dos criterios de clasificación efectuado con las variables analizadas para *Muhlenbergia quadridentata*.

Variable	Tratamiento Herbivoría subterránea		Defoliación		Interacción H.s. x Def.	
	$F_{1,42}$	$P$	$F_{1,42}$	$P$	$F_{1,42}$	$P$
Biomasa aérea viva	14.15	0.001	5.58	0.007	6.54	0.003
Biomasa aérea total	3.97	0.053	0.12	0.88	6.10	0.005
Biomasa de raíces	28.57	0.0001	0.25	0.78	3.26	0.048
Biomasa total	8.27	0.006	0.08	0.92	5.37	0.008
No. tallos vivos	2.68	0.109	1.69	0.19	4.48	0.017
No. tallos muertos	5.44	0.025	2.86	0.068	0.48	0.621
Rafz/tallo	24.75	0.0001	1.19	0.315	1.65	0.204
Biom. aérea viva/muerta	15.19	0.0001	25.04	0.0001	0.82	0.45
%N tallos vivos	0.61	0.439	1.38	0.263	1.36	0.267
Contenido N tallos vivos	11.58	0.001	1.23	0.302	6.68	0.003
%N raíz	0.20	0.659	1.34	0.272	0.45	0.639
Contenido N raíz	33.81	0.0001	0.27	0.767	2.53	0.091

La herbivoría aérea y su combinación con herbivoría subterránea no alteraron el contenido de nitrógeno de la raíz, mientras que la rizofagia lo disminuyó en más del 50% en promedio (Tabla 2). La concentración de N en los tallos vivos fue de 0.9 %  $\pm$  0.23 y en las raíces de 0.7 %  $\pm$  0.15 (media  $\pm$  1 D.E.); en ambos casos dicha concentración no fue afectada por los tratamientos aplicados (Tabla 1).

Tabla 2. Efectos de la herbivoría subterránea en diferentes componentes del desempeño de *Muhlenbergia quadridentata*. Los valores son la media de 18 repeticiones ( $\pm$  1 D.E.). En todos los casos  $P < 0.02$ .

	Biomasa aérea Viva/Muerta	Proporción Raíz/Tallo	No. de Tallos Muertos	Contenido de Nitrógeno en Raíz (mg)
Herbivoría SIN	1.5 (0.91)	0.37 (0.12)	72 (36)	25 (9)
Subterránea CON	0.81 (0.56)	0.22 (0.11)	94 (30)	11.2 (8)

### Rizófagos

Los tratamientos de defoliación no afectaron la sobrevivencia de las larvas, ni su biomasa (Tabla 3).

Tabla 3. Sobrevivencia y biomasa de *Phyllophaga* sp. en los tratamientos aplicados.

Tratamiento de Defoliación	Sobrevivencia media ( $\pm$ 1 D.E.) $F_{2,21}=0.96$ $P=0.4$	Biomasa media ( $\pm$ 1 D.E.) $F_{2,21}=0.78$ $P=0.47$
Sin defoliación (n=8)	5.25 (2.54)	0.539 (0.328)
Defoliación baja (n=9)	4 (1.93)	0.453 (0.189)
Defoliación alta (n=7)	5.28 (1.97)	0.606 (0.195)

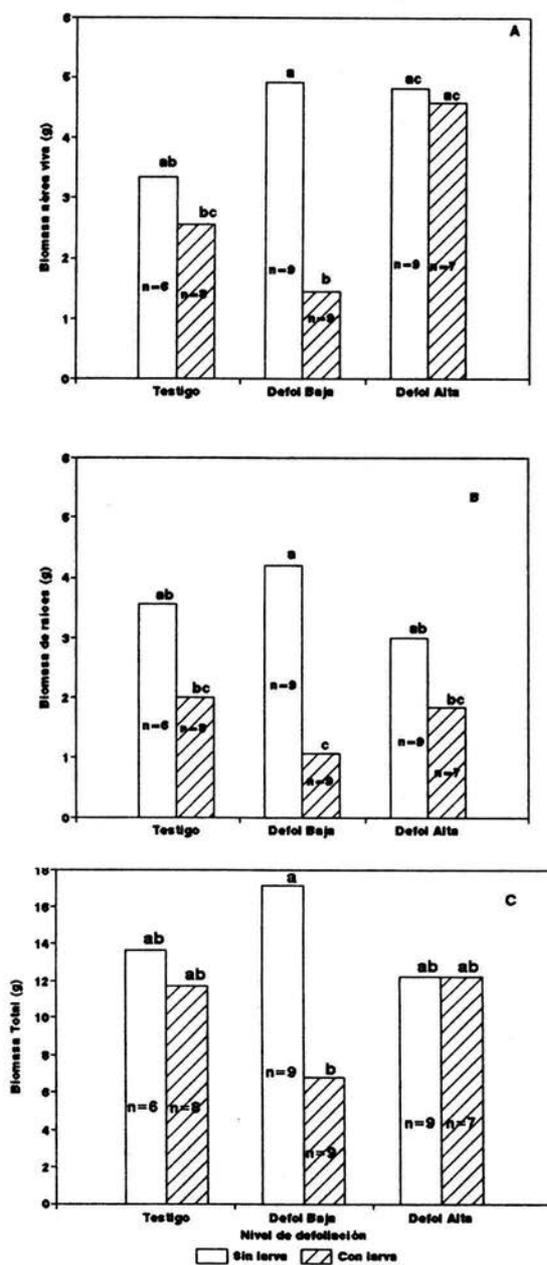


Figura 1. Biomasa aérea viva (A), biomasa de raíces (B) y biomasa total (C) de *M. quadridentata* sujeta a herbivoría aérea y subterránea. (media). Las barras marcadas con distintas letras difirieron significativamente ( $P < 0.05$ ).

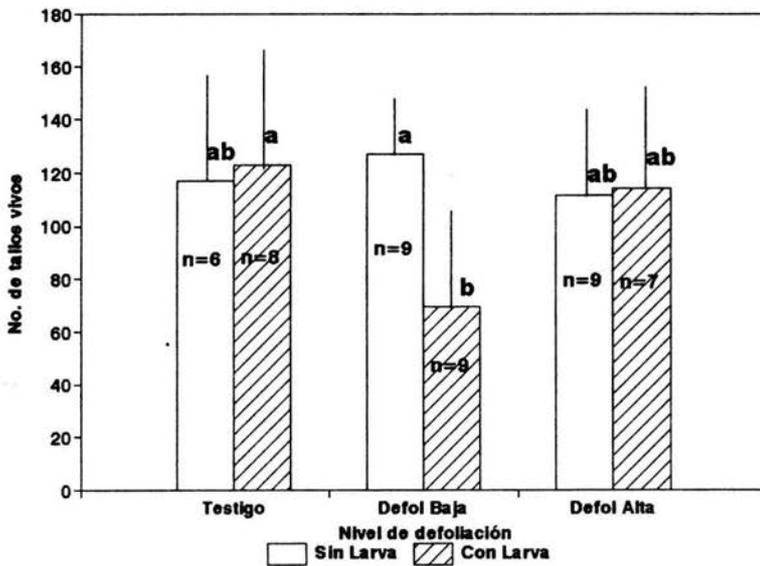


Figura 2. Número de tallos vivos de *Muhlenbergia* sujeta a herbivoría aérea y subterránea. (media +1 D.E.). Las barras marcadas con distintas letras difirieron significativamente ( $P < 0.05$ ).

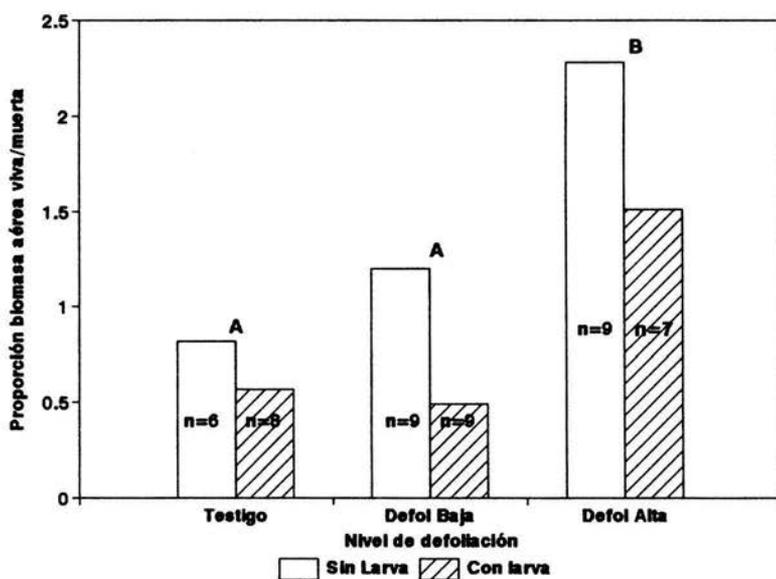


Figura 3. Proporción biomasa aérea viva/muerta de *M. quadridentata* sujeta a herbivoría aérea y subterránea. Las barras marcadas con distintas letras difirieron significativamente ( $P < 0.05$ ).

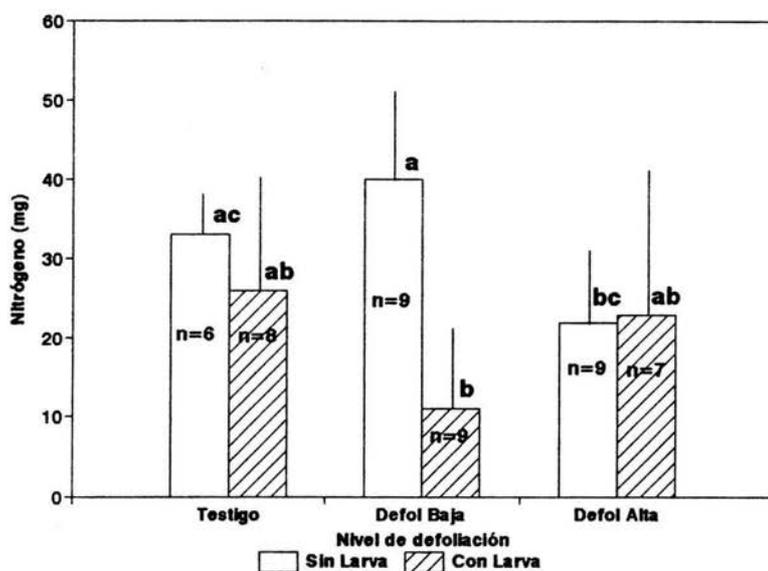


Figura 4. Contenido de nitrógeno en tallos vivos de *Muhlenbergia* sujeta a herbivoría aérea y subterránea. (media + 1 D.E.). Las barras marcadas con distintas letras difirieron significativamente ( $P < 0.05$ ).

## Discusión

La combinación de herbivoría aérea y subterránea afectó adversamente a *Muhlenbergia*. En particular, las plantas con defoliación baja y herbivoría subterránea tuvieron menor biomasa aérea viva, comparadas con el mismo tratamiento sin herbivoría subterránea y con los tratamientos de defoliación alta, con y sin rizofagia. Esta respuesta podría atribuirse a cambios en la fisiología de la planta, que de acuerdo con Whitham *et al.* (1991) podrían ser aquellos en que las láminas foliares tienden a aumentar la producción de compuestos asimilables. Es posible que las plantas sujetas a esta combinación de tratamientos no produjeran suficientes fotosintatos para restablecer el crecimiento del follaje y de la raíz. La pérdida del 30% de su biomasa aérea no eliminó los tallos y láminas foliares viejos, con menor capacidad fotosintética que las láminas foliares nuevas (Caldwell 1984) y no habría sido suficiente para cubrir los requerimientos de carbono derivados del recrecimiento del follaje y de la raíz. La pérdida de follaje puede conducir a una disminución en el crecimiento de la raíz y a la redistribución de los fotosintatos, que en principio se destinan en mayor proporción al restablecimiento del tejido foliar perdido y posteriormente a la producción de raíz (Detling *et al.* 1979; Caldwell 1984). También se ha demostrado que los carbohidratos necesarios para el recrecimiento de la raíz de las plantas defoliadas provienen primariamente de los fotosintatos producidos durante el recrecimiento, más que de los carbohidratos sintetizados antes de la defoliación (Richards 1984). La pérdida de raíz en *Bouteloua gracilis* (Gramineae) genera una disminución inmediata en la distribución del carbono a la raíz, proveniente de la fotosíntesis, la cual se restablece conforme crecen nuevas raíces e incluso llega a ser mayor después de tres semanas del corte (Detling *et al.* 1980). El tratamiento de

defoliación baja y herbivoría probablemente alteró el balance de carbono de la planta, de tal manera que ésta no pudo producir la cantidad necesaria de fotosintatos para restablecer la asignación a tallos y a raíz.

En comparación, las plantas que perdieron el 70% de su altura y tuvieron consumo de raíces, produjeron una biomasa similar a aquella de las plantas con defoliación alta sin rizofagia. En este caso, el aumento en la proporción biomasa aérea viva-muerta sugiere que hubo una mayor cantidad de láminas foliares jóvenes, en comparación con las plantas de los otros tratamientos. Las hojas jóvenes tienen mayor capacidad fotosintética (Caldwell 1984), además de que probablemente recibieron mayor cantidad de luz al tener menor autosombreo. Estas condiciones podrían haber aumentado la disponibilidad de carbono para la producción de biomasa aérea y subterránea y por tanto la compensación del tejido perdido. Las plantas sometidas a defoliación baja y herbivoría subterránea tuvieron menos tallos vivos, menor biomasa total y menor contenido de nitrógeno que las únicamente defoliadas al mismo nivel. Estos cambios no afectaron la proporción de biomasa asignada a la porción aérea y subterránea. Este hecho sugiere que la especie estudiada probablemente no tienen plasticidad para cambiar sus patrones de asignación de biomasa, como ocurre en las plantas que han estado sujetas a una presión de pastoreo continua en su historia evolutiva reciente (Detling y Painter 1983; Polley y Detling 1988; Painter *et al.* 1993).

Al analizar por separado los efectos de la defoliación y de la herbivoría subterránea, se observa que con la pérdida del 70% de material foliar: i) aumentó el cociente biomasa aérea viva/muerta en relación a los otros niveles de defoliación; ii) la planta mantuvo más follaje verde; iii) compensó la pérdida de material foliar y iv) su componente subterráneo no

resultó alterado. Estos resultados contrastan con los encontrados en otras investigaciones efectuadas en condiciones controladas con otras especies de pastos (Jaramillo y Detling 1988; Seasted, Ramundo y Hayes 1988). Probablemente la frecuencia de defoliación utilizada no alcanzó el umbral a partir del cual la planta pierde su capacidad para compensar el tejido perdido (McNaughton 1983).

La herbivoría subterránea tuvo un impacto más severo en la planta que la herbivoría aérea pues disminuyó la biomasa de los distintas estructuras de la planta. La pérdida de raíz probablemente disminuyó su capacidad para explorar el ambiente del suelo y adquirir nutrimentos. Esto podría haber contribuido a la disminución de la biomasa del componente aéreo, como se ha encontrado en otras especies de pastos (Ridsdill Smith 1977; Ladd y Buriff 1979; Ingham y Detling 1986) y en la hierba anual *Capsella bursa-pastoris* (Gange y Brown 1989). La herbivoría aérea o subterránea no alteró la concentración de nitrógeno en los tallos vivos y en la raíz, mientras que el contenido de nitrógeno en los tallos vivos disminuyó a la mitad con la defoliación alta, y en más de la mitad con defoliación baja y herbivoría subterránea. Estos resultados difieren de lo encontrado en la hierba *Capsella bursa-pastoris*, en la que la herbivoría subterránea indujo un aumento en la concentración y contenido de nitrógeno foliar (Gange y Brown 1989). Los resultados de este trabajo tampoco apoyan la hipótesis de Seasted *et al.* (1988), que propone un aumento en el contenido de nitrógeno de las raíces de las plantas defoliadas, debido a una mayor mortalidad de raíces y mayor colonización microbiana.

La interacción entre herbívoros aéreos, como el ganado, e insectos herbívoros subterráneos no ha sido investigada a nivel poblacional. Los trabajos más cercanos se han

efectuado con insectos y han mostrado que la herbivoría aérea afecta negativamente al herbívoro subterráneo (Moran y Whitham 1990; Master y Brown 1992). En el presente trabajo, la sobrevivencia y la biomasa de las larvas de *Phyllophaga* sp. fue similar en los tratamientos de defoliación aplicados. Esto podría atribuirse a que la biomasa de raíces y la concentración de nitrógeno de estas estructuras no fueron alteradas por la defoliación y probablemente las larvas no experimentaron cambios en la cantidad y calidad de su recurso alimenticio.

Tradicionalmente, las investigaciones sobre herbivoría sólo evalúan los efectos de la herbivoría aérea y no consideran la subterránea (Andersen 1987; Brown y Gange 1990). Los resultados de este trabajo al igual que lo encontrado en los pastizales de Norte América (Scott *et al.* 1979; Ingham y Detling 1986), muestran que la herbivoría subterránea puede ser mucho más severa que su contraparte aérea. Los resultados de la presente investigación, sugieren que la combinación de herbivoría subterránea con la intensidad y frecuencia de defoliación, pueden cambiar sustancialmente la respuesta de la planta a esta interacción trófica. Las consecuencias de la actividad de los rizófagos pueden ir más allá de los efectos en la planta, pues pueden aumentar la disponibilidad de sustratos para los microorganismos del suelo, ya que las excretas de estos herbívoros están constituidas de material radicular finamente particulado (Davidson 1978). Esto podría acelerar las tasas de descomposición de las raíces y el ciclo del carbono y del nitrógeno (Moore *et al.* 1991).

## Referencias

- Andersen, D. 1987. Below-ground herbivory in natural communities: a review emphasizing fossorial animals. *Quarterly Review of Biology* 62:261-286.
- Brown, J.H., Reichman, J.O. y D.W. Davidson. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:201-227.
- Brown, V.K. y A.C. Gange. 1990. Insect herbivory belowground. *Advances in Ecological Research* 20:1-58.
- Caldwell, M.M. 1984. Plant requirements for prudent grazing. En: National Research Council/National Academy of Sciences (Eds.). *Developing strategies for rangeland management. A report prepared by the committee on developing strategies for rangeland management.* Westview Press. Boulder, Colorado USA.
- Crawley, M.J. 1983. *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions.* Blackwell Scientific, Oxford, England. 437 p.
- Davidson, R.L. 1978. Root systems - the forgotten component of pastures. En: Wilson, J.R. (Ed.). *Plant relations in pastures. Proceedings Symposium CSIRO, Brisbane, Australia.* p. 86-94.
- Day, R.W. y G.P. Quinn. 1989. Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. *Ecological Monographs* 59:433-463.
- Detling, J.K., Dyer, I.M. y D.T. Winn. 1979. Net photosynthesis, root respiration, and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing. *Oecologia* 41:127-134.
- Detling, J.K., Winn D.T., Procter-Gregg C. y E.L. Painter. 1980. Effects of simulated grazing by below-ground herbivores on growth, CO<sub>2</sub> exchange, and carbon allocation patterns of *Bouteloua gracilis*. *Journal of Applied Ecology* 17:771-778.
- Detling, J.K. y E.L. Painter. 1983. Defoliation responses of western wheatgrass populations with diverse histories of prairie dog grazing. *Oecologia* 57:65-71.
- Franco, M. y A. Búrquez. 1981. Guía botánico-ecológica del Parque Nacional Zoquiapan. Sociedad Botánica de México. *Guías Botánicas de Excursiones en México Vol.IV*:21-61.
- Gange, C.A. y V.K. Brown. 1989. Effects of root herbivory by an insect on a foliar-feeding species, mediated through changes in the host plant. *Oecologia* 81:38-42.

- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, New York, New York, USA.
- Hutchinson, K.J. y K.L. King. 1980. The effects of sheep stocking level on invertebrate abundance, biomass and energy utilization in a temperate, sown grassland. *Journal of Applied Ecology* 17:369-387.
- Ingham, R.E. y J.K. Detling. 1986. Effects of defoliation and nematode consumption on growth and leaf exchange in *Bouteloua curtipendula*. *Oikos* 46:23-28.
- Ladd, L.T. y C.R. Buriff. 1979. Japanese beetle: influence of larval feeding on bluegrass yields at two levels of soil moisture. *Journal of Economic Entomology* 72:311-314.
- Lindman, H. 1992. Analysis of variance in experimental design. Springer-Verlag. New York, USA. 529 pp.
- Lovett-Doust, J. 1980. Experimental manipulation of patterns of resource allocation in the growth cycle and reproduction of *Smyrniolum olusatrum* L. *Biological Journal of Linnean Society* 13:155-166.
- Master, G.J. y V.K. Brown. 1992. Plant-mediated interactions between two spatially separated insects. *Functional Ecology* 6:175-179.
- McNaughton, J.S. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40:329-336.
- Moore, J.C., Hunt W.H. y E.T. Elliot. 1991. Ecosystem perspectives, soil organisms and herbivores. En: Barbosa, P., Krischik, A.V. & C.G. Jones (Eds.). *Microbial mediation of plant-herbivore interactions*. John Wiley & Sons, Inc. U.S.A.
- Moran, N.A. y T.G. Whitham. 1990. Interspecific competition between root-feeding and leaf-galling aphids mediated by host-plant resistance. *Ecology* 71:1050-1058.
- Morón, M.A. 1986. El género *Phyllophaga* en México. Morfología, distribución y sistemática supraespecífica (Insecta, Coleoptera). Publ. 20 Instituto de Ecología, México. 341 p.
- Nelson, D.W. y L.E. Sommers. 1980. Total nitrogen analysis of soil and plant tissue. *Assoc. Off Anal. Chem. J.* 63:770-778.
- Obieta, M.C. y J. Sarukhán. 1981. Estructura y composición de la vegetación herbácea de un bosque uniespecífico de *Pinus hartwegii*, I: Estructura y composición florística. *Boletín Sociedad Botánica de México* 41:75-126.

- Painter, E.L., Detling, J.K. y D.A. Steingraeber. 1993. Plant morphology and grazing history: relationships between native grasses and herbivores. *Vegetatio* 106:37-62.
- Polley, W.H. y J.K. Detling. 1988. Herbivory tolerance of *Agropyron smithii* populations with different grazing histories. *Oecologia* 77:261-267.
- Potter, D.A. 1982. Influence of feeding by grubs of the southern masked chafer on quality and yield of kentucky bluegrass. *Journal of Economic Entomology* 75:21-24.
- Reichman, O.J. y S.C. Smith. 1991. Responses to simulated leaf and root herbivory by a biennial, *Tragopogon dubius*. *Ecology* 72:116-124.
- Richards, H.J. 1984. Root growth response to defoliation in two *Agropyron* bunchgrasses: field observations with an improved root periscope. *Oecologia* 64: 21-25.
- Richards, H.J. y M.M. Caldwell. 1985. Soluble carbohydrates, concurrent photosynthesis and efficiency in regrowth following defoliation: a field study with *Agropyron* species. *Journal of Applied Ecology* 22:907-920.
- Ridsdill Smith, J.T. 1977. Effects of root-feeding by scarabaeid larvae on the growth of perennial ryegrass plants. *Journal of Applied Ecology* 14:73-80.
- Ritcher, O.P. 1957. Biology of scarabaeidae. *Annual Review of Entomology* 3:311-334.
- Roberts, R.J. y R. Morton. 1985. Biomass of larval scarabaeidae (Coleoptera) in relation to grazing pressures in temperate, sown pastures. *Journal of Applied Ecology* 22:863-874.
- Schultz, J.C. 1988. Plant responses induced by herbivores. *Trends in Ecology and Evolution* 3:45-49.
- Scott, J.A., French, R.N. y J.W. Leetham. 1979. Patterns of consumption in grasslands. En: French, R.N. (Ed.). *Perspectives in grassland ecology*. Springer-Verlag, New York, U.S.A. p. 89-105.
- Seastedt, T.R. 1985. Maximization of primary and secondary productivity by grazers. *American Naturalist* 126:559-564.
- Seastedt, T.R., Hayes D.C. y N.J. Petersen. 1986. Effects of vegetation, burning and mowing on soil macroarthropods of tallgrass prairie. En: G.K. Clambey & Pemble (Eds.). *Nineth North American prairie conference*. Tri-College Press, Fargo, ND, pp. 99-102.

- Seastedt, T., Ramundo A.R. y D.C. Hayes. 1988. Maximization of densities of soil animals by foliage herbivory: empirical evidence, graphical and conceptual models. *Oikos* 51: 243-248.
- Shaw, R.G. y T. Michell-Olds. 1993. ANOVA for unbalanced data: an overview. *Ecology* 74(6):1638-1645.
- Whitham, G.T., Maschinski, J., Larson, C.K. y K.N. Paige. 1991. Plant responses to herbivory: the continuum from negative to positive and underlying physiological mechanisms. En: Price, W.P., Lewinsohn, W.T, Fernandes, W.G. and W.W. Benson (Eds.). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley & Sons, Inc. USA. pp. 227-256.

**FE DE ERRATAS**  
P. Página p. Párrafo l. Línea

DICE:	DEBE DECIR:
<b>Resumen</b>	
p.3 l.6: 1126 ind/m <sup>2</sup> y 37 g/m <sup>2</sup>	101 ind/m <sup>2</sup> y 3 g/m <sup>2</sup>
<b>Abstract</b>	
p.6 l.5: y	and
<b>Agradecimientos</b>	
p.4 l.1: conocer	conocedor
<b>Capítulo 1</b>	
P.17 p.1 l.1 y l.2: 1262 ind/m <sup>2</sup> y 37 g/m <sup>2</sup>	101 ind/m <sup>2</sup> y 3 g/m <sup>2</sup>
Tabla 2, último renglon: 1262      37	101      3
P.28: Krebs, Ch. 1989.	en P. 27 después de King, D.P.
<b>Capítulo 2</b>	
P.40 Fig. 3A pie de figura: <i>Muhlenbergia quadridentata</i>	<i>Muhlenbergia quadridentata</i> (A)
P.43 Fig. 5A: en el eje de las abscisas: BIOMASA	Biomasa
Las letras sobre cada barra son: A, A y B, para Testigo, Defoliación Baja y Defoliación Alta, respectivamente.	
P.44 p.1 l.1: <i>Muhlenebrgia</i>	<i>Muhlenbergia</i>
P.46 Fig. 7A en las letras sobre las barras: A    AB    B	A    A    B
P.49 l.14: Seasted	Seastedt
P.53: Leopold, A.S. 1965 citado antes de King, A.	Leopold, A.S.1965. debe ir después de King, A.
<b>Capítulo 3</b>	
P.56 p.2 l.9: Seastedt <i>et al.</i> 1988b	Seastedt <i>et al.</i> 1988
P.70 p.2 l.7: (Master y Brown 1993)	(Masters, Brown y Gange 1993)
P.72: Master, G.J. y V.K. Brown.1993.	Masters, G.J., Brown, V.K. y A.C. Gange.1993.
Rzedowski, J. Roberts, R.J.	Roberts, R.J. Rzedowski, J.
P.73: Seastedt, T., R.A. Ramundo y D.C. Hayes. 1988b.	Seastedt, T., R.A. Ramundo y D.C. Hayes. 1988.
<b>Capítulo 4</b>	
P.80 p.1 l.7: radicular	radical
P.83 Tabla 1: Defoliación F <sub>1,42</sub>	Defoliación F <sub>2,42</sub>
P.84 Tabla 2, encabezado: media de 18 repeticiones	media de 24 repeticiones
P.87 Fig.3, pie de figura: significativamanete	significativamente
P.91 p.2 l.2: los	las