



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTRUCTURA TRÓFICA DE LA COMUNIDAD DE  
ARTRÓPODOS ASOCIADOS A *MUHLENBERGIA*  
*ROBUSTA* EN LA RESERVA ECOLÓGICA DEL  
PEDREGAL DE SAN ÁNGEL

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O  
P R E S E N T A:

MIGUEL ÁNGEL BLANCO BECERRIL



DIRECTOR DE TESIS:  
BIÓL. VÍCTOR LÓPEZ GÓMEZ

MÉXICO, D.F.

2009



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## **NOTA ACLARATORIA**

Esta tesis no fue defendida en examen profesional debido a que Miguel Ángel Blanco Becerril lamentablemente murió dos semanas antes de su examen (20 de diciembre de 2008).

Descanse en Paz.

## Hoja de Datos del Jurado

### 1. Datos del alumno

Blanco  
Becerril  
Miguel Ángel  
56224835  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
301027650

### 2. Datos del tutor

Biól  
Víctor  
López  
Gómez

### 3. Datos del sinodal 1

Dr  
Zenón  
Cano  
Santana

### 4. Datos del sinodal 2

Dra  
Rosa Gabriela  
Castaño  
Meneses

### 5. Datos del sinodal 3

Dra  
Alicia  
Callejas  
Chavero

### 6. Datos del sinodal 4

Dr  
Leopoldo Querubín  
Cutz  
Pool

### 7. Datos del trabajo escrito

Estructura trófica de la comunidad de artrópodos asociados a *Muhlenbergia robusta* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel  
48 p  
2009

# ÍNDICE

I. Introducción.....	1
1.1. Estructura trófica.....	1
1.1.1. Niveles tróficos.....	2
1.1.2. Cadena trófica y longitud de la cadena trófica.....	2
1.1.3. Red trófica.....	4
1.1.4. Conectancia.....	4
1.2. Métodos para determinar interacciones tróficas.....	5
1.3. Redes alimentarias de artrópodos terrestres.....	6
1.4. La comunidad de artrópodos asociados a <i>Muhlenbergia robusta</i> .....	8
II. Objetivos.....	10
III. Sitio y sistema de estudio.....	11
3.1. Sitio de estudio.....	11
3.2. Sistema de estudio.....	13
IV. Materiales y métodos.....	15
V. Resultados.....	19
5.1. Tamaño de los zacatones.....	19
5.2. Estructura trófica de artrópodos asociados a <i>M. robusta</i> .....	19
VI. Discusión.....	31
VII. Conclusiones.....	34
Literatura citada.....	37
Apéndices.....	44

Blanco-Becerril, M.A. 2009. Estructura trófica de la comunidad de artrópodos asociados a *Muhlenbergia robusta* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 48 pp.

## RESUMEN

El zacatón *Muhlenbergia robusta* es un pasto muy abundante en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). Se sabe que esta planta alberga a una gran diversidad de artrópodos (154 especies), sin embargo no se conoce la estructura trófica de estos organismos. Para ello se colectaron 34 zacatones en la REPSA a lo largo del 2007. Los organismos extraídos de los zacatones fueron colocados en terrarios y se observaron durante cuatro horas diarias para registrar las interacciones tróficas entre las especies. Posteriormente se hicieron tres redes tróficas (una general, una para la época de sequía y otra para la época de lluvias). La red trófica general presentó cinco niveles tróficos, una longitud máxima de la cadena trófica de tres y una conectancia de 0.11, además, se observó que el escorpión *Vejovis mexicanus* fue el único depredador tope. En la temporada de sequía se presentó la mayor longitud de la cadena trófica, y en la temporada de lluvias se registró la mayor conectancia. Se observó que el tejido joven de *M. robusta*, los cadáveres de artrópodos y el detrito son las fuentes de energía del sistema. Los gremios presentes en *M. robusta* fueron los herbívoros, los carnívoros, los detritívoros y los carroñeros. Los saprófagos constituyen la mayor parte de los individuos de la comunidad, lo cual sugiere que la principal fuente de energía del sistema proviene de la materia orgánica muerta. El método empleado fue adecuado, ya que permitió observar con facilidad las interacciones tróficas entre los artrópodos, sin embargo se recomienda un tiempo de observación mayor de 4 h al día o bien grabaciones en video para registrar un mayor número de interacciones.

# I. INTRODUCCIÓN

## 1.1. Estructura trófica

La estructura trófica describe la forma en la que se organizan las especies al interior de las comunidades con base en el alimento que consumen (Valverde *et al.*, 2005); así mismo, se refiere a la partición de la biomasa y energía entre los diferentes niveles tróficos de un ecosistema (Leibold *et al.*, 1997).

La estructura trófica de una comunidad se puede estudiar de manera vertical u horizontal (Leibold *et al.*, 1997). Los estudios sobre la estructura vertical se enfocan en las interacciones depredador-presa y en las variaciones en el número de niveles tróficos. Para el caso de la estructura horizontal, se estudia sólo a las especies localizadas en un nivel trófico, las cuales compiten entre sí y comparten depredadores; desde este enfoque, las especies son agrupadas en gremios (*i.e.*, grupos de especies que explotan el mismo tipo de recurso ambiental de manera similar; Simberloff y Dayan, 1991). Al estudiar las comunidades considerando gremios, existen tres ventajas principales (Simberloff y Dayan, 1991): (1) los gremios se enfocan en especies que compiten en una misma área de distribución geográfica, y no en especies que sólo tienen una relación taxonómica; (2) el gremio elimina la controversia del doble uso del término de nicho (como es el papel funcional de las especies en una comunidad y, por otro lado, las condiciones y recursos que permiten a una especie existir en un hábitat particular), al aceptar que existen grupos de especies en la comunidad que tienen un papel ecológico similar y posiblemente no los mismos requerimientos; y (3) los gremios son útiles en estudios comparativos de comunidades, ya que éstos permiten concentrarnos en grupos de especies con relaciones funcionales específicas, lo cual es

más adecuado que estudiar grupos taxonómicos cuyas especies no presentan una relación en sus papeles funcionales.

Entre los conceptos y parámetros más usados para describir la estructura trófica de una comunidad, se encuentran los niveles tróficos, la cadena trófica, la longitud de la cadena trófica, la red trófica y la conectancia. A continuación se presenta una explicación de los mismos.

*1.1.1. Niveles tróficos.* El nivel trófico se define como la posición que ocupan las especies de una comunidad respecto al nivel inicial de entrada de energía (McNaughton y Wolf, 1984). La clasificación de las especies por niveles tróficos corresponde a la función de cada una de ellas (Krebs, 1985). El esquema general muestra que el primer nivel trófico pertenece a los productores primarios (plantas o materia orgánica muerta); el segundo nivel a los consumidores primarios, como son los herbívoros y los saprófagos (*i.e.*, aquéllos que se alimentan de organismos del primer nivel); el tercer nivel corresponde a los organismos carnívoros (consumidores secundarios), el siguiente a los consumidores terciarios, y así sucesivamente (Smith y Smith, 2001).

*1.1.2. Cadena trófica y longitud de la cadena trófica.* La cadena trófica o alimentaria es un esquema lineal que muestra el paso de materia y energía de una especie a otra dentro de un ecosistema (Valverde *et al.*, 2005). A partir de este diagrama, se puede obtener la longitud de la cadena trófica, la cual se considera como el número de transferencias de materia y energía de las especies base a las especies superiores de la cadena trófica (Post, 2002). Las cadenas tróficas normalmente contienen no más de cinco transferencias (Pimm y Lawton, 1977; May, 1983; Pimm y Kitching, 1987), ya que las leyes termodinámicas predicen una limitante de la energía hacia los niveles tróficos superiores. Este patrón es en parte debido a la baja resolución taxonómica en muchas



redes, ya que las cadenas tróficas tienden a aumentar su longitud conforme los grupos de organismos involucrados en las redes se conocen taxonómicamente de manera más detallada (Martínez, 1991). Por otra parte, se ha registrado que cuando se presentan depredadores tope en la naturaleza, es muy común que se registre una longitud de la cadena trófica de 2 y 3, lo cual significa la presencia de tres y cuatro niveles tróficos. (Pimm *et al.*, 1991; Smith y Smith, 2001).

Dentro de cualquier ecosistema se pueden detectar dos tipos de cadenas tróficas o alimentarias: la cadena de los herbívoros (o biófaga, *sensu* Odum, 2006) y la cadena de los detritívoros (o saprófaga *sensu* Odum, 2006). En la primera, la fuente de energía es la biomasa de los organismos fotosintéticos vivos; mientras que en la segunda, la fuente de energía es la materia orgánica muerta o detrito (Smith y Smith, 2001), definido como cualquier forma de materia orgánica no viva, incluyendo diferentes tejidos vegetales, tejido animal, microorganismos muertos, heces, así como productos secretados, excretados o exudados de organismos (Moore *et al.*, 2004). La cadena detritívora es muy importante debido a que la materia orgánica muerta es la principal fuente de energía en los ecosistemas terrestres (Smith y Smith, 2001, Moore *et al.*, 2004), ya que los consumidores primarios de la cadena biófaga consumen generalmente muy poco de la productividad primaria del ecosistema (Cyr y Pace, 1993). En los ecosistemas terrestres el 18% de la productividad primaria es removida por los herbívoros, en contraste con los ecosistemas acuáticos, donde las algas son removidas en un 79% y las macrofitas en un 30% (Cyr y Pace, 1993). Por otra parte, el detrito afecta la estructura trófica y la dinámica de la comunidad, ya que constituye el alimento de una gran diversidad de especies, los cuales, a su vez, sostienen una considerable

biomasa de depredadores, con lo cual se suelen registrar cadenas tróficas más largas que las sostenidas por la vía biófaga (Hairston y Hairston, 1993).

1.1.3. *Red trófica.* La red trófica es el diagrama de las complejas interacciones alimentarias que ocurren entre los organismos de un ecosistema (Post, 2002). Las interacciones en redes tróficas son importantes para proyectar la dinámica poblacional de cada especie. Actualmente, se trata de entender y buscar patrones en las redes de los ecosistemas naturales (Venzon *et al.*, 2001). Por ejemplo, en una revisión en donde la mayoría de las redes tróficas fueron de insectos, se encontró que la relación de las especies depredadoras y las especies presas fue de 4:3 (Cohen, 1978). Asimismo, se ha descrito que el número de interacciones tróficas por especie (densidad de enlace) aumenta conforme se incrementa el número de especies de la red (Pimm *et al.*, 1991).

1.1.4. *Conectancia.* La conectancia es definida como el número de interacciones presentes en la red trófica, dividido entre el número total de interacciones tróficas posibles (Warren, 1994). Se ha descrito que existe una relación directa entre la riqueza específica y el número de interacciones tróficas de una red alimentaria; además, la pendiente del modelo lineal de este patrón, representa el número de interacciones tróficas promedio de cada especie. Posteriormente, cuando se calcula la conectancia de cada una de estas redes alimentarias, se obtiene una curva inversa e hiperbólica entre la conectancia y la riqueza de especies (Warren, 1994).

Se han propuesto cuatro factores que están relacionados con la conectancia: (1) *la estabilidad del sistema:* redes muy conectadas tienden a ser inestables; (2) *las restricciones de las especies:* existen restricciones biológicas de las especies que determinan los tipos de recursos con los que pueden alimentarse, de modo que cada especie contribuye a la red con un número máximo de interacciones; (3) *los artefactos:*

el estudio de las interacciones tróficas en redes requieren de mucho tiempo de trabajo de campo, por lo cual los registros pueden estar incompletos, requiriendo de un gran esfuerzo cuando se presenta una gran cantidad de especies en el ecosistema, y (4) *la compartimentación*: las redes separadas por distintos microhábitats pueden presentar una menor cantidad de interacciones tróficas y estar menos conectadas que aquellas que comparten el mismo hábitat (Warren, 1994).

## **1.2. Métodos para determinar interacciones tróficas**

Existen diferentes métodos para estimar las interacciones tróficas entre las especies de una comunidad, en los cuales se tienen que tomar una serie de decisiones arbitrarias, por ejemplo, las especies que se deben incluir y las escalas espaciales y temporales que se van a utilizar (Warren, 1994).

Entre los métodos más usados, están las observaciones directas en el campo y el análisis del contenido estomacal de los organismos; sin embargo, tienen el inconveniente de que algunos animales son demasiados pequeños para ser observados directamente, mientras que otros digieren sus alimentos o los mastican de modo que la pulpa del alimento es irreconocible (Krebs, 1985).

Otro método es el empleo de isótopos estables, los cuales están presentes de manera natural en todo lo que nos rodea y su distribución puede reflejar la historia constituida por los procesos físicos y metabólicos de un ecosistema (Peterson y Fry, 1987). Este método resuelve las deficiencias teóricas de la conectancia, porque es sensible a la omnivoría y estima los niveles tróficos de las especies con variables continuas (Cabana y Rasmussen, 1996); sin embargo, los análisis pueden resultar muy costosos, además, la composición isotópica de los organismos cambia por múltiples

factores y no proporciona información detallada sobre los hábitos alimentarios de las especies.

También existen los ensayos en laboratorio y el uso de la literatura, los cuales no incluyen la influencia de todas las particularidades del hábitat, así como de las peculiaridades de las escalas temporales y espaciales de las interacciones (Warren, 1994).

Por otro lado, para el registro de las interacciones tróficas en artrópodos se han realizado trabajos haciendo observaciones en terrarios (Pereira *et al.*, 2004), o en espacios reducidos dentro de laboratorios e invernaderos que asemejan las condiciones naturales (Pereira *et al.*, 2004; Finke y Denno, 2006). Actualmente son muy escasos los estudios que colocan de manera simultánea a varias especies en un terrario para describir la red trófica de los artrópodos terrestres asociados a una planta.

### **1.3. Redes alimentarias de artrópodos terrestres**

Las redes tróficas de los artrópodos terrestres son consideradas como sistemas complejos porque presentan un gran número de interacciones en un área muy pequeña. Los artrópodos son excelentes sistemas de estudio, ya que presentan comunidades bien delimitadas (Chen y Wise, 1999), además son de fácil manipulación porque tienen tallas pequeñas, son muy numerosos y presentan ciclos de vida cortos (Price, 1975). Asimismo, los especímenes pueden ser colectados sin afectar severamente a la población local. De esta manera, los artrópodos permiten hacer una investigación que difícilmente sería posible de realizar con animales de mayor tamaño, como los vertebrados (Price, 1975).

En muchas comunidades, los artrópodos son importantes porque realizan funciones relevantes como herbívoros o depredadores, asimismo, son una fuente crucial de alimento para otros organismos (Price, 1975).

El tipo de alimento de los artrópodos permite predecir las relaciones entre los niveles tróficos, las estrategias de forrajeo y el flujo de energía de la comunidad (Price, 1975). Se ha registrado que en las redes tróficas de artrópodos terrestres la mayoría de los depredadores son generalistas que no restringen su dieta a especies herbívoras, sino que se alimentan de otros depredadores, incluso algunos de su misma especie (Sabelis, 1992). Asimismo, se presenta frecuentemente la omnivoría trófica, definido como el hábito de alimentarse de organismos de dos o más niveles tróficos (Polis y Strong, 1996).

La omnivoría de los artrópodos terrestres se ha registrado en tres diferentes formas: (1) en depredadores que se alimentan de herbívoros y otros depredadores (e.g. Araneae), incluyendo la depredación intragremio, en la cual un depredador se alimenta de otros depredadores con los que comparte presas en común (Polis y Holt, 1992); (2) en depredadores que se alimentan tanto de herbívoros como de ciertos tejidos de plantas (e.g. los escarabajos de la familia Carabidae), y (3) en herbívoros que además extraen nutrientes de recursos no vegetales como el detrito animal (e.g. los ortópteros de la familia Tettigonidae) (Coll y Guershon, 2002).

La omnivoría, además, ocurre en una gran diversidad de taxa y en una amplia variedad de hábitats (Coll y Guershon, 2002). Se ha propuesto que este hábito es una estrategia de los organismos para satisfacer sus demandas alimentarias de nitrógeno de manera más efectiva (Fagan *et al.*, 2002).

Un hábito alimentario muy común entre los artrópodos depredadores es el canibalismo que, de acuerdo con Smith (1990), ha sido asociado con: (1) el estrés poblacional, particularmente cuando se enfrentan a la inanición, (2) las poblaciones densas, aún cuando la cantidad de alimento sea abundante; y (3) la presencia de individuos vulnerables. Se ha observado que la intensidad del canibalismo es afectada por las condiciones locales y por la naturaleza de las poblaciones. El canibalismo puede convertirse en un mecanismo de control poblacional efectivo que disminuye el número de competidores intraespecíficos cuando el alimento se vuelve escaso (Smith, 1990). El canibalismo se registra en la mayoría de los sistemas con depredadores intragremio (Polis *et al.*, 1989) y es frecuente encontrar este hábito alimentario en los depredadores tope (Fox, 1975).

#### **1.4. La comunidad de artrópodos asociados a *Muhlenbergia robusta***

*Muhlenbergia robusta* (Fourn.) Hitchc. (Poaceae), es un pasto perenne muy abundante en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (subsecuentemente se referirá como reserva o REPSA). Este pasto es la segunda especie vegetal más importante respecto a su aporte a la productividad primaria neta aérea en esta reserva (Cano-Santana, 1994), además, se sabe que esta planta alberga una gran riqueza de especies de artrópodos (154 morfoespecies; López-Gómez y Cano-Santana, 2005). Se ha registrado que los órdenes con el mayor aporte de abundancia de los artrópodos son Hymenoptera (19.7%) y Araneae (19.5 %), y los grupos que presentan un mayor aporte de biomasa son los Lepidoptera (33.7%) y los Orthoptera (19.3%). En una sola planta se han registrado hasta 106 animales, agrupados en 27 morfoespecies y pesando todos ellos 0.66 g de peso seco. Asimismo, se ha encontrado que el tamaño de la planta y la

sombra afectan a la riqueza de especies, la abundancia y el peso seco de la comunidad de artrópodos asociados a la misma (López-Gómez y Cano-Santana, 2005).

A pesar de que se cuenta con información sobre los artrópodos asociados a *M. robusta* en la REPSA, no se ha descrito la estructura trófica que se presenta en este pasto.

## II. OBJETIVOS

El objetivo general de este estudio es describir la estructura trófica de la comunidad de artrópodos asociados a *Muhlenbergia robusta* en la REPSA.

Los objetivos particulares que derivan del objetivo general son:

1. Describir las diferencias en la red trófica de esta comunidad entre la temporada de lluvias y la de secas.
2. Determinar la conectancia y la longitud de la cadena trófica de este sistema en dos estaciones contrastantes.
3. Describir los gremios de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta* con base en la literatura.
4. Comparar la riqueza, la diversidad y la abundancia relativa de cada especie de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta* entre la temporada de lluvias y la de secas.



### III. SITIO Y SISTEMA DE ESTUDIO

#### 3.1. Sitio de estudio

La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (19° 18' 31"-19° 19' 17" norte, 99° 10' 20"-99° 11' 52" oeste, 2250 m s.n.m.), está asentada en un derrame de lava producida por la erupción del volcán Xitle que ocurrió hace aproximadamente 1670 ± 35 años (Siebe, 2000). Se localiza en el campus principal de la Universidad Nacional Autónoma de México, al suroeste de la Ciudad de México (Figura 3.1). Esta reserva tiene una extensión de 237.3 ha y está integrada por tres áreas de protección estricta (conocidas como zona núcleo, con un total de 171.1 ha), y 13 de uso restringido para protección ambiental (llamada zona de amortiguamiento), con 66.2 ha (De la Fuente, 2005). Presenta una vegetación del tipo matorral xerófilo (Rzedowski, 1978), la temperatura media anual es de 15.7°C y la precipitación promedio anual es de 838.2 mm (Gómez-Mendoza *et al.*, 2004). El suelo de la REPSA es arenoso-limoso, moderadamente ácido y con gran cantidad de materia orgánica, potasio y calcio (Rzedowski, 1954). El clima es templado subhúmedo con lluvias en verano (García, 1964). En este sitio existe una marcada estacionalidad en las condiciones climáticas y en la fenología de la vegetación. La temporada seca se presenta de noviembre a mayo y muestra un escaso desarrollo de la vegetación, en contraste con la temporada lluviosa (de junio a octubre), que presenta una vegetación abundante (Cano-Santana, 1994; César-García, 2002).



**Figura 3.1.** Fotografía aérea de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Las áreas marcadas con línea roja son las zonas núcleo y las áreas con la línea azul son las zonas de amortiguamiento.

### 3.2. Sistema de estudio

*Muhlenbergia robusta* (Fourn.) Hitchc. es una planta perenne de 1 a 2 m de altura que crece en forma de macollo (Figura 3.2), tiene láminas foliares firmes y planas de 40 a 80 cm de longitud y de 2 a 5 mm de ancho, panículas erectas de color gris-cenizo, de 30 a 60 cm de longitud y de 4 a 6 cm de ancho (Rzedowski y Rzedowski, 2001). Se encuentra distribuida en pastizales, matorrales y bosques de pino o encino, ubicados entre los 2,250 y 3,200 m s.n.m. Esta planta se distribuye desde los estados de Nayarit y San Luis Potosí hasta Guatemala (Rzedowski y Rzedowski, 2001). Su etapa de floración en la REPSA ocurre de junio a agosto, y la de fructificación de septiembre a junio (César-García, 2002). Registra el mayor contenido de peso seco de tejido joven entre octubre y noviembre ( $74.5 \pm \text{error estándar } 18.7 \text{ g/m}^2$ ) y los valores más bajos entre abril y mayo ( $18.2 \pm 6.0 \text{ g/m}^2$ ) (Cano-Santana, 1994).



Figura 3.2. *Muhlenbergia robusta* (Fourn.) Hitchc. en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, México, D.F.

#### IV. MATERIALES Y MÉTODOS

Para conocer la red trófica de la artropodofauna se llevaron a cabo observaciones directas diarias de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta* en un terrario de cristal de 23 × 12 × 14 cm, en donde se procuró mantener un mínimo de 30 organismos durante todo el 2007. En total se tuvieron que coleccionar 34 zacatones.

Para la colecta de cada planta se localizó un punto al azar y se seleccionó al zacatón más cercano con un perímetro basal mayor a 1 m. A cada planta seleccionada se le midió su perímetro basal ( $P$ ), el diámetro mayor de su follaje ( $d_1$ ), el diámetro perpendicular al diámetro anterior ( $d_2$ ) y la altura del follaje. Posteriormente, se calculó el área basal ( $AB$ ) con la fórmula:

$$AB = \frac{P^2}{4\pi}$$

Asimismo se calculó la cobertura ( $Cob$ ) de cada planta con la fórmula:

$$Cob = \pi \left( \frac{d_1 + d_2}{4} \right)^2$$

Los zacatones seleccionados fueron envueltos en su totalidad por bolsas de plástico y se les cortó por su base a ras del suelo. Mientras se realizaba el corte, se trató de mantener a la planta dentro de la bolsa para evitar que se escaparan los organismos. Además se colectó el detrito adjunto, y durante un minuto posterior al corte, se coleccionaron los organismos que quedaron en la base del zacatón.

La planta colectada fue trasladada de inmediato al laboratorio para extraer la fauna lo antes posible y evitar la muerte de los organismos. La extracción de los organismos fue de manera manual y sobre una charola de disección. Sólo se

capturaron los artrópodos que se observaban a simple vista con  $\geq 3$  mm de longitud corporal.

Todos los artrópodos extraídos de la planta, se colocaron en viales de 10 ml con tapas que les permitió la entrada de aire, posteriormente cada organismo fue identificado a morfoespecie con base en los especímenes de colectas previas de 2003 y 2004, llevadas a cabo por V. López-Gómez.

Después de identificar a todos los organismos de la primera colecta, éstos, fueron colocados en un terrario cubierto con tela de muselina para que se mantuviera ventilado. A los animales capturados se les suministró agua con un trozo de algodón hidratado, además se colocaron pequeñas porciones de detrito, hojas frescas, hojas secas y espigas de *M. robusta* para observar si los organismos los consumían.

El terrario fue revisado diariamente durante 4 h, 2 h en la mañana (entre las 0600 y las 1200 h, en un lugar con luz solar indirecta) y 2 h en la noche (entre las 2000 y la 0100 h); con la finalidad de registrar las interacciones tróficas entre los organismos. Se consideró como una interacción trófica si los organismos: (1) consumieron el detrito, (2) si mordieron o puncionaron al tejido vegetal de *M. robusta*, o (3) si mantuvieron a alguna presa en sus piezas bucales.

De manera alterna, durante dos meses (octubre y noviembre) colocamos un hemíptero y dos homópteros (estos últimos, de la misma morfoespecie) en terrarios de 30 × 15 × 19 cm con una planta viva de *M. robusta* en una maceta, para determinar si estos organismos se alimentan del zacatón. La planta se regó cada tercer día y además se colocó un trozo de algodón hidratado para los insectos durante todo el tiempo que duró el experimento.

Con los registros de las interacciones tróficas se construyeron tres redes tróficas, una general, una para la estación de lluvias (de junio a octubre) y otra para la estación de secas (de noviembre a mayo). Cuando alguna especie de depredador se alimentaba de morfoespecies que pertenecían a diferentes niveles tróficos, en la asignación de su nivel trófico solo se consideró a la presa con el nivel trófico más alto. Si los registros no señalaron directamente el gremio de algunas morfoespecies, se optó por asignar su gremio con base en la literatura.

Para cada red trófica se calculó la longitud máxima, mínima y promedio de las cadenas tróficas, así como su conectancia ( $C$ ). Ésta última fue calculada con la fórmula:  $C = 2L/S^2$ , donde  $L$  es el número de interacciones observadas y  $S$  el número de especies (Warren, 1994).

Para cada zacatón se registró la riqueza de especies y la abundancia de animales, después se calculó el índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ) con la fórmula  $H' = -\sum p_i \ln p_i$ , donde  $p_i$  es la abundancia relativa de cada especie (Magurran, 1988).

Con base en la literatura, se clasificaron a las morfoespecies encontradas en relación a su nivel trófico y su gremio funcional (herbívoro, carnívoro o saprófago). Para este ordenamiento, se excluyeron aquellas morfoespecies que no se tenía claro sus hábitos alimentarios porque su nivel de clasificación taxonómica abarcaba organismos con hábitos muy contrastantes.

Se describió a los grupos taxonómicos que presentaron una mayor aportación en la abundancia y en la cantidad de morfoespecies para la temporada de lluvias, de secas y de todo el muestreo. Así como para la proporción de individuos de los diferentes gremios (*i.e.*, herbívoros, detritívoros, carnívoros y carroñeros).

Se calculó el promedio general y para las dos estaciones del número de especies por planta, el número de individuos por planta y el índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ); posteriormente para comparar los promedios de cada variable entre estaciones, se realizó la prueba no paramétrica de Mann–Whitney para cada caso.

La clasificación taxonómica de los artrópodos se basó en Kaston (1978) y Borror *et al.* (1989).



## V. RESULTADOS

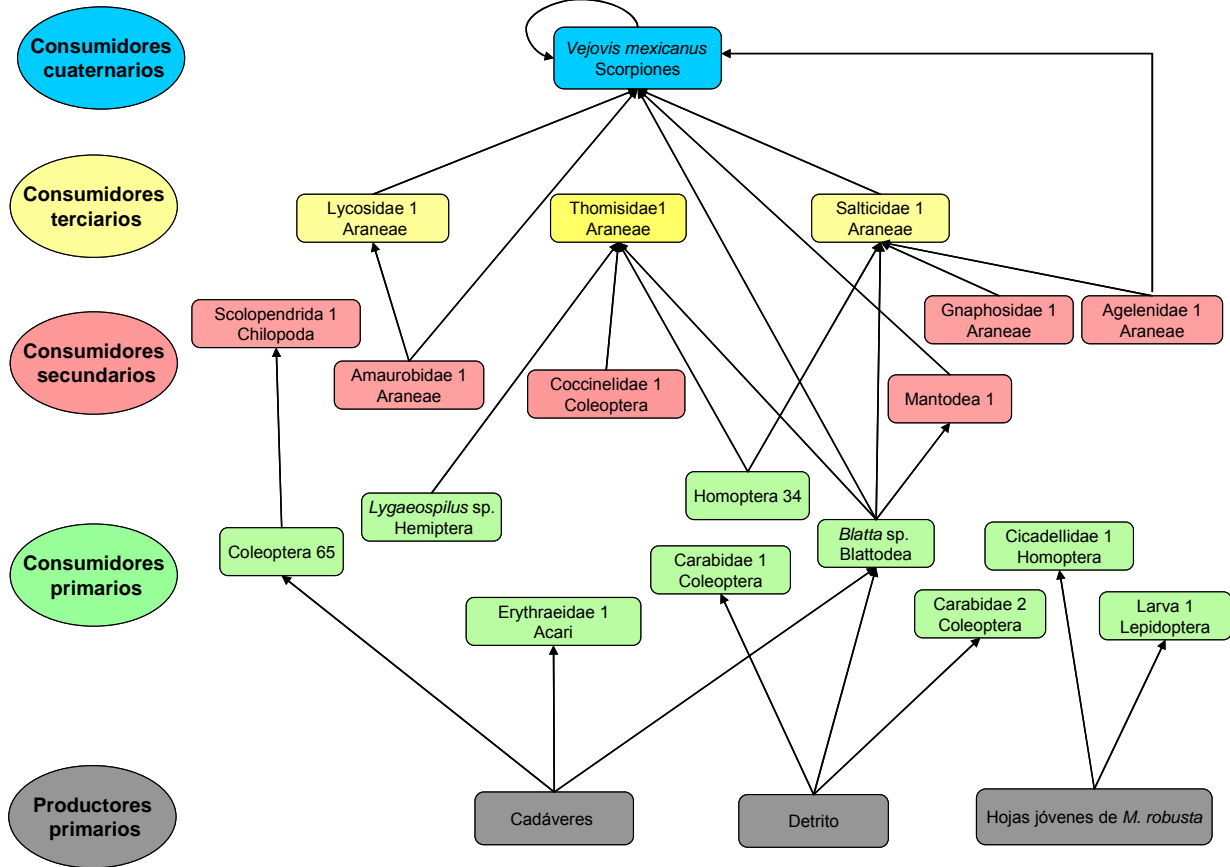
### 5.1. Tamaño de los zacatones

Las plantas colectadas ( $N = 34$ ) presentaron una altura de  $1.13 \pm$  error estándar  $0.04$  m, una área basal de  $0.16 \pm 0.01$  m<sup>2</sup> y una cobertura de  $1.66 \pm 0.08$  m<sup>2</sup>.

### 5.2. Red trófica de artrópodos asociados a *M. robusta*

En la red trófica general se registraron 26 interacciones tróficas en 22 especies de 116 encontradas (incluyendo al tejido joven de *M. robusta*, detrito y los cadáveres; los cuales fueron considerados como compartimentos de biomasa), mientras que el número total de individuos colectados fue de 784. La red alimentaria mostró cinco niveles tróficos (Figura 5.1). Los productores primarios están representados por los tejidos jóvenes de *M. robusta*, el detrito del zacatón y los cadáveres de algunos artrópodos; los consumidores primarios fueron en su mayoría coleópteros; las arañas dominaron como consumidores secundarios y terciarios; y el escorpión *Vejovis mexicanus* fue el único consumidor cuaternario y el único depredador tope. Además, se registró que la omnivoría está presente en dos arácnidos, la araña Salticidae 1 y el escorpión *V. mexicanus*, además, éste último registró una conducta caníbal (Figura 5.1). Todas las interacciones registradas ocurrieron solo una vez, con excepción de la depredación del Thomisidae 1 sobre *Blatta* sp., lo cual se observó en dos ocasiones.

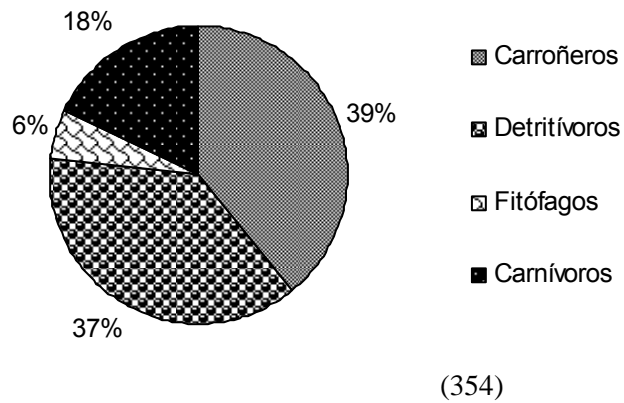
La conectancia de la red trófica general fue de 0.107 y la longitud máxima de la cadena trófica fue de 3, la mínima fue de 1 y la longitud promedio fue de 2.3 (Figura 5.1).



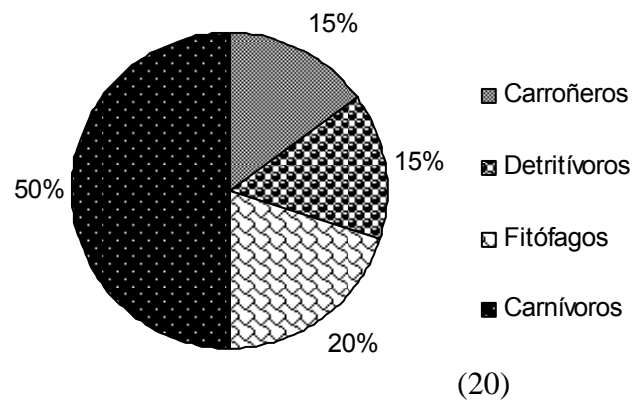
**Figura 5.1.** Red trófica general de la fauna asociada a *M. robusta* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Cada línea representa una interacción trófica y a la izquierda se muestra el nivel trófico que corresponde a cada morfoespecie.

Con base en los registros directos, los gremios que presentaron una mayor abundancia relativa fueron los carroñeros y los detritívoros (Figura 5.2) y el mayor número de morfoespecies estuvo representado por los carnívoros (Figura 5.3).

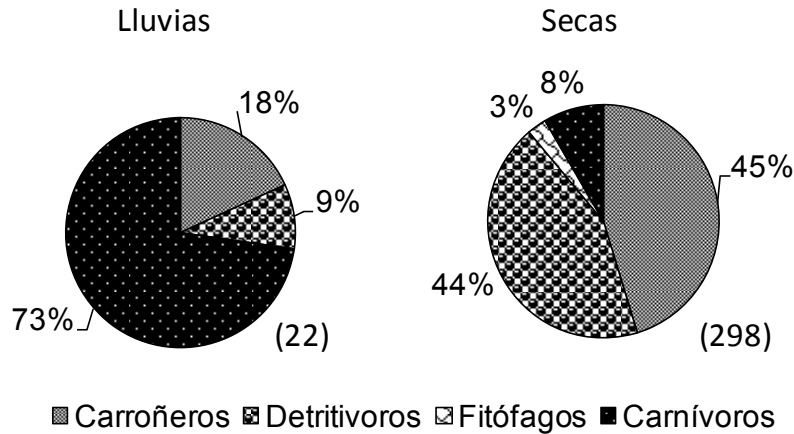
En la temporada de sequía los principales gremios fueron los carroñeros y los detritívoros, mientras que para la temporada de lluvias el gremio de los carnívoros fue el dominante en términos de abundancia (Figura 5.4).



**Figura 5.2.** Abundancia relativa de los gremios de los artrópodos asociados a *M. robusta* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F. (México), los datos provienen de la red trófica general. Las colectas fueron de enero a diciembre de 2007. El número total de organismos se indica entre paréntesis.

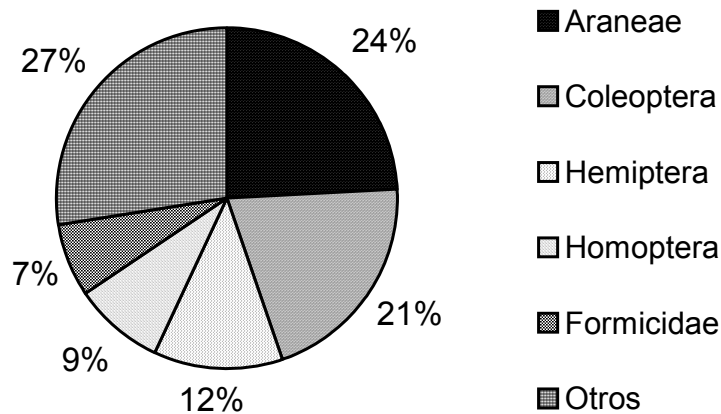


**Figura 5.3.** Aportación porcentual del número de morfoespecies de los gremios de los artrópodos asociados a *M. robusta* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F. (México), los datos provienen de la red trófica general. El número total de morfoespecies se señala entre paréntesis.

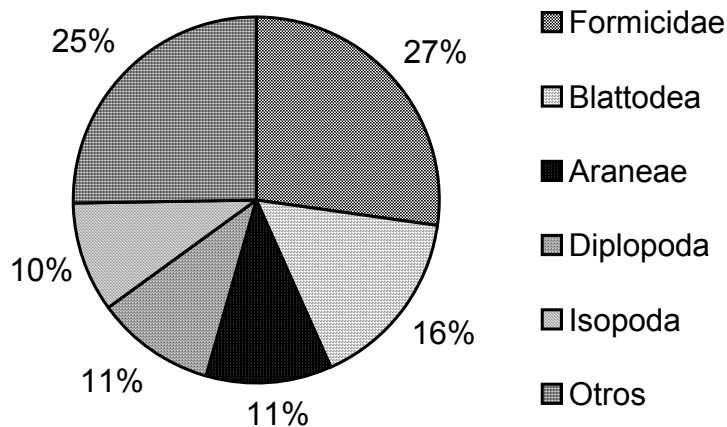


**Figura 5.4.** Abundancia relativa de los gremios de los artrópodos asociados a *M. robusta* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F. (México) en dos estacionalidades contrastantes (lluvias y secas); los datos provienen de la red trófica general. Las colectas fueron de enero a diciembre de 2007. El número total de organismos se señala entre paréntesis.

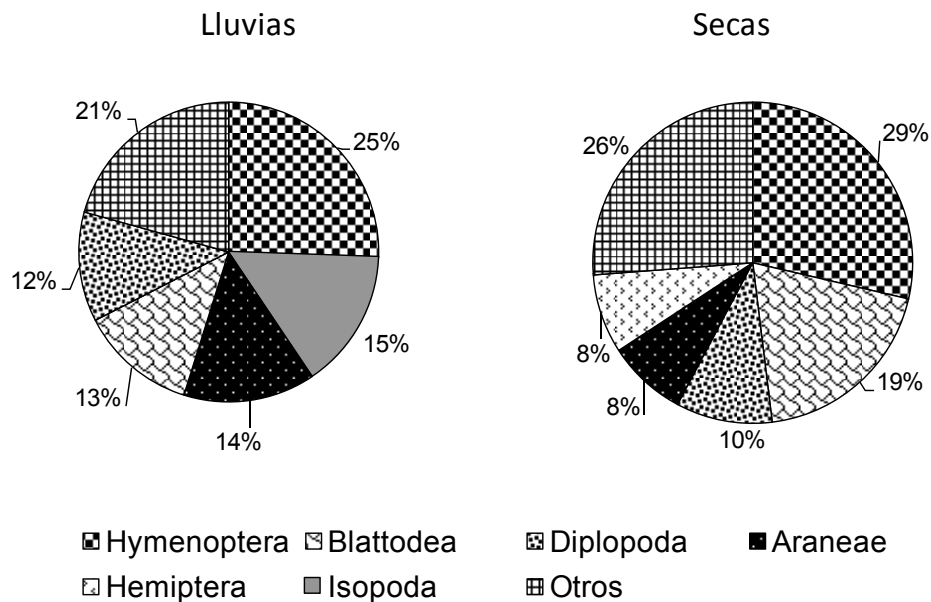
Considerando a todos los organismos colectados, las arañas presentaron una mayor cantidad de morfoespecies, seguidas por los coleópteros y los hemípteros (Figura 5.5). El grupo con una mayor aportación de individuos fueron las hormigas, y a éstas le siguen las cucarachas y las arañas (Figura 5.6). Los órdenes con mayor aportación de individuos en la temporada de sequía y ordenados por su importancia fueron Hymenoptera, Blattodea, Diplopoda, Araneae y Hemiptera; y para la temporada de lluvias, los grupos de artrópodos con mayor aportación de individuos fueron Hymenoptera, Isopoda, Araneae, Blattodea y Diplopoda (Figura 5.7).



**Figura 5.5.** Aportación porcentual del número de morfoespecies de los principales grupos taxonómicos de artrópodos asociados a *M. robusta* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Número de morfoespecies encontradas: 116. Datos de enero a diciembre de 2007.

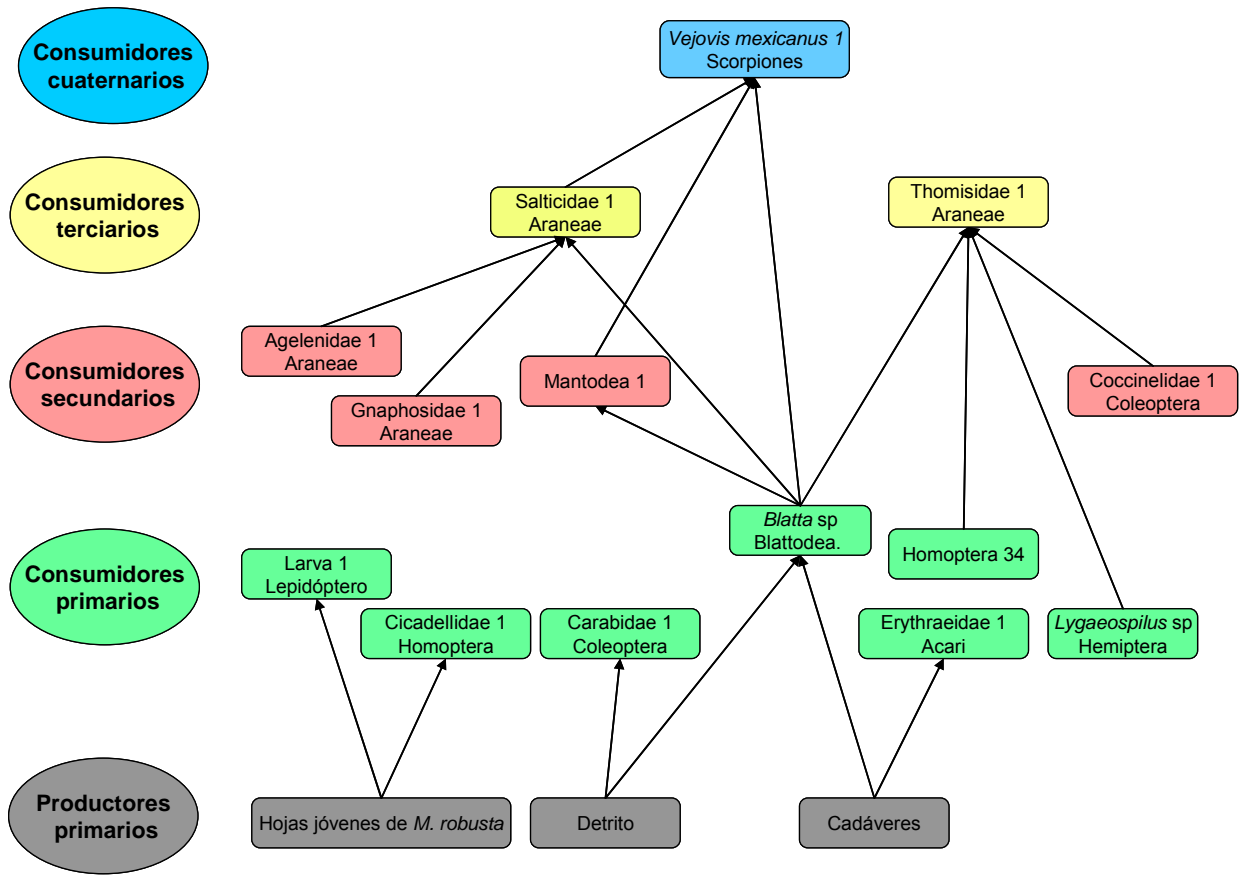


**Figura 5.6.** Abundancia relativa de cada grupo taxonómico de artrópodos asociados a *M. robusta* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Número total de individuos: 784. Datos de enero a diciembre de 2007.

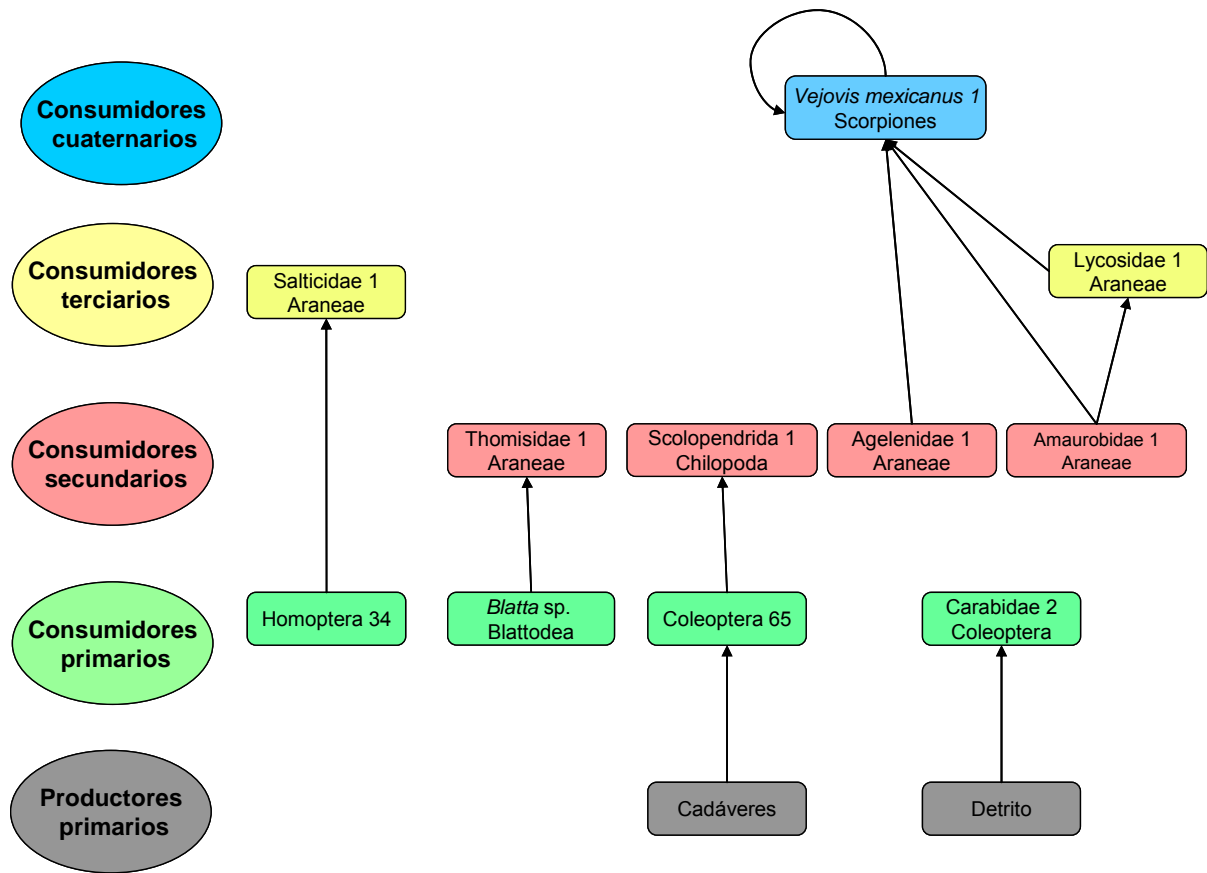


**Figura 5.7.** Abundancia relativa de los principales grupos taxonómicos de artrópodos asociados a *M. robusta* en dos estacionalidades contrastantes (lluvias y secas). Las colectas fueron de enero a diciembre de 2007. El número total de individuos fue de 372 en lluvias y 412 en secas.

El número de interacciones observadas, el promedio de la longitud de la cadena trófica y la riqueza de la red trófica fueron mayores en la temporada de sequía que en la temporada de lluvias (Figuras 5.8 y 5.9; Tabla 5.1). En las redes de ambas temporadas se observaron valores de conectancia muy similares (Tabla 5.1) y, además, se presentaron los cinco niveles tróficos que se registraron en la red trófica general (Figuras 5.8 y 5.9).



**Figura 5.8.** Red trófica de la comunidad artrópodos asociados a *M. robusta* en la temporada de sequía (noviembre a mayo de 2007).



**Figura 5.9.** Red trófica de la comunidad artrópodos asociados a *M. robusta* en la temporada de lluvias (mayo a octubre de 2007).



**Tabla 5.1.** Estructura trófica de las redes alimentarias de los artrópodos asociados a *M. robusta* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F. (México) en dos estaciones contrastantes (lluvias y secas). *S* es la riqueza de morfoespecies, *L* es el número de interacciones tróficas registradas y *C* es la conectancia.

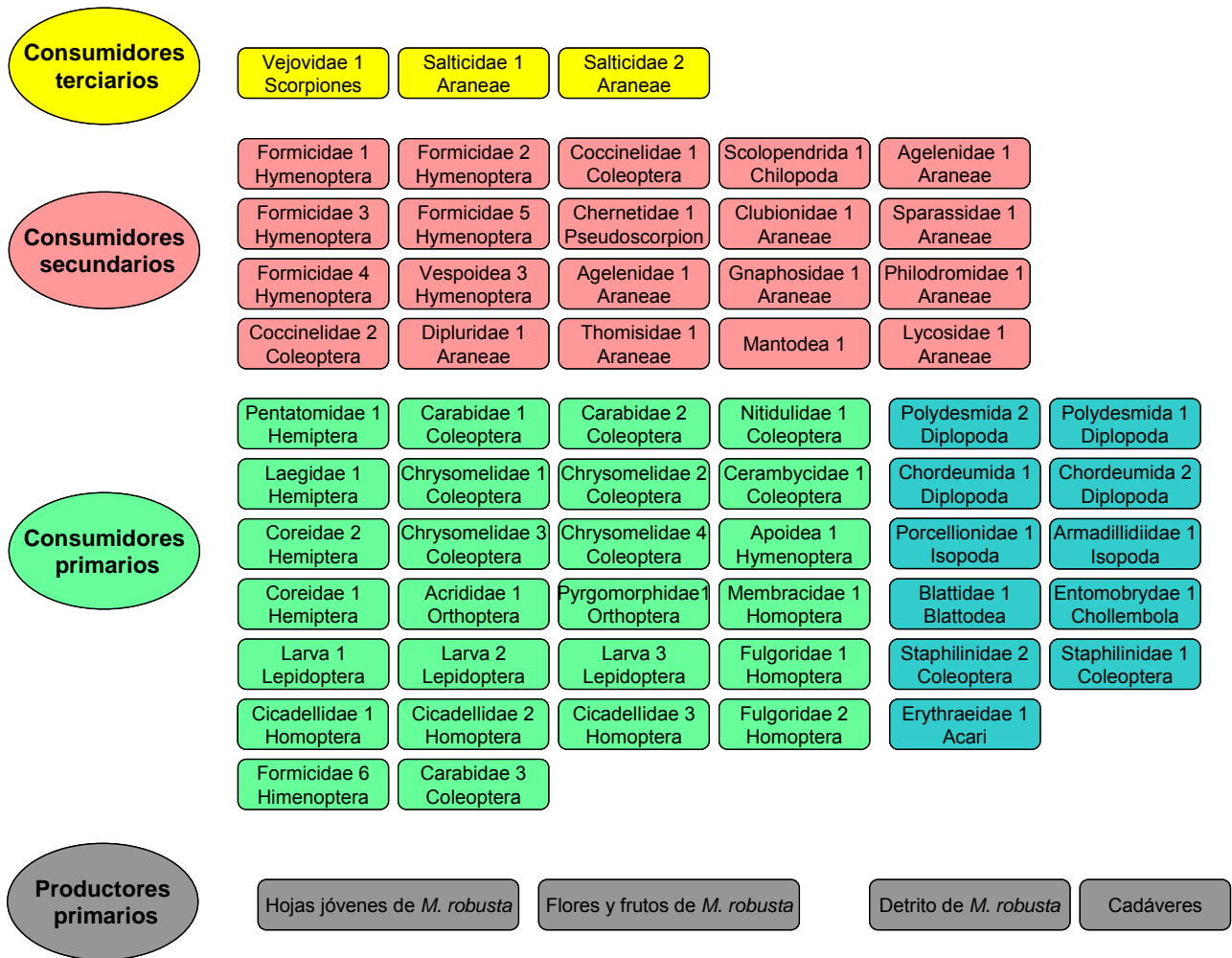
Estación	S	L	C	Longitud de la cadena trófica		
				Máxima	Mínima	Promedio
Secas	17	17	0.117	3	1	2
Lluvias	13	10	0.118	2	1	1.5

**Tabla 5.2.** Valores (promedio  $\pm$  error estándar) de los atributos de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F. (México) en dos estaciones contrastantes (lluvias y secas). La colecta fue realizada de enero a diciembre de 2007. Letras diferentes denotan diferencias significativas entre temporadas con  $P < 0.05$ .

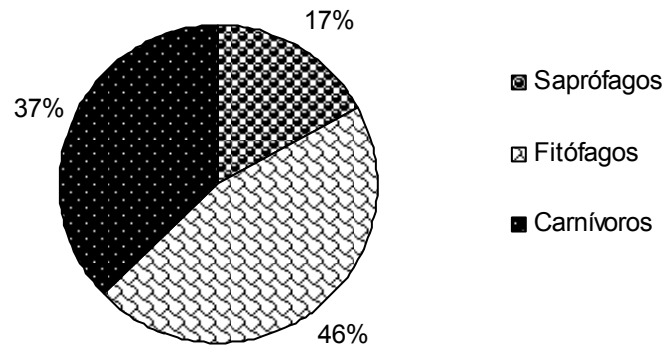
Estación	No. especies/planta	No. individuos/planta	$H'$
Secas ( $n = 27$ )	$6.6 \pm 0.7^b$	$15.3 \pm 2.5^b$	$1.46 \pm 0.12^b$
Lluvias ( $n = 7$ )	$14.9 \pm 1.9^a$	$51.7 \pm 10.9^a$	$2.11 \pm 0.05^a$

Las pruebas de Mann-Whitney indicaron que el número de especies por planta, el número de individuos por planta y el índice de diversidad de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta* fueron significativamente mayores en la temporada de lluvias que en la temporada de sequía (Tabla 5.2).

La clasificación de las diferentes morfoespecies en relación a su nivel trófico (basada en la literatura), mostró cuatro niveles tróficos. En el nivel de los productores primarios se identificó al tejido fresco, las flores y los frutos de *M. robusta* como la fuente de energía biófaga, mientras que para la fuente de energía saprófaga se presentó el detrito de *M. robusta* y los cadáveres de los animales (Figura 5.10). Los grupos más diversos en el nivel de los consumidores primarios fue el orden Coleoptera por parte de los herbívoros, y los diplópodos por el lado de los saprófagos. Para el caso de los consumidores secundarios y terciarios, el grupo dominante fueron las arañas. Además, dos arañas de la familia Salticidae y al escorpión *Vejovis mexicanus* tienen una ubicación como depredadores tope. Por último, se registró que los fitófagos presentaron el mayor número de morfoespecies, seguido de los carnívoros y los saprófagos (Figura 5.11).



**Figura 5.10.** Clasificación de las diferentes morfoespecies de artrópodos asociados a *M. robusta* (59 morfoespecies de 116 encontradas) en relación a su nivel trófico, con base en los hábitos alimenticios que se han descrito en la literatura.



**Figura 5.11.** Porcentaje de morfoespecies que tiene cada gremio de los artrópodos asociados a *M. robusta*, con base en la clasificación teórica de su nivel trófico. El número de morfoespecies consideradas fueron 59 de las 116 encontradas.

## VI. DISCUSIÓN

La red de artrópodos a asociados a *M. robusta* es un sistema complejo que presenta cinco niveles tróficos, un depredador tope y una longitud máxima de la cadena trófica de tres. Con base en la literatura podemos observar que el número de niveles tróficos de nuestra red es poco usual y que la longitud de la cadena trófica registrada está dentro de los valores que se han reportado con mayor frecuencia en redes con depredador tope (tres y cuatro) (Pimm *et al.*, 1991). Probablemente la red trófica muestra un alto número de niveles tróficos porque el sistema presenta una alta disponibilidad de presas para los depredadores, ya que el 81% de los individuos son herbívoros, carroñeros y detritívoros. Además, se ha reportado que la disponibilidad de energía está directamente relacionada con el número niveles tróficos del sistema (Pimm, 1982; Kaunzinger y Morin, 1998; Post *et al.*, 2000), así como con las eficiencias de transferencia de energía de los niveles inferiores, los cuales presentan generalmente una eficiencia de 10%, aunque puede variar entre 1 y 50% (Pimm, 1982; Pauly y Christensen, 1995; Begon *et al.*, 2006).

Nuestra red trófica registró una baja conectancia (0.112) y una alta riqueza específica (26), al parecer nuestros resultados apoyan a la relación inversa entre la conectancia y la riqueza de especies con una baja conectancia asociada a una alta riqueza específica. Este patrón lo describe Schoenly *et al.* (1991) al revisar 95 redes tróficas de artrópodos que muestran un intervalo de conectancia que va de 0.09 con 25 especies a 0.67 con tres especies. Lo cual está asociado con la relación directa entre el número de especies y la cantidad de interacciones tróficas (Warren, 1994).

Las principales fuentes de energía que aporta *M. robusta* fueron las hojas jóvenes, el detrito y los cadáveres de algunos organismos, lo cual muestra que intervienen

cadena biófagas y saprófagas en la red trófica de este sistema. Además, el alto porcentaje de abundancia de detritívoros y carroñeros (84%) sugieren que la principal fuente de energía proviene de la materia orgánica muerta. Asimismo, fueron pocas las morfoespecies de artrópodos que se alimentaron de esta planta (Larva 1/Lepidoptera y Homoptera 2). Esta tendencia corrobora la aseveración de que los consumidores primarios de la cadena biófaga consumen generalmente muy poco de la producción primaria del sistema (Cyr y Pace, 1993).

La alta abundancia relativa de los carnívoros que se registró en la temporada de lluvias probablemente se deba a que en esta época se presenta una mayor disponibilidad de alimento para los organismos de los niveles tróficos inferiores (*i.e.*, mayor vegetación y condiciones que favorecen la descomposición de la materia orgánica) y, por tanto, una mayor cantidad de presas que permite incrementar el número de los depredadores. Además, se sabe que el nivel de precipitación modifica directamente la abundancia y las actividades de forrajeo de los fitófagos y detritívoros, y como consecuencia, se incrementa la presencia y actividad de los depredadores, lo cual está relacionado con el tamaño de las poblaciones (Hayward *et al.*, 2004, Shultz *et al.*, 2006).

Al parecer las cucarachas (*Blatta* sp.) fueron la presa más consumida por los depredadores y gracias a ellas, la materia y la energía del compartimento del detrito de *M. robusta* fluye a los niveles más altos de la red. Nuestros resultados coinciden con la literatura que describe que el detrito es la principal fuente de energía en los ecosistemas terrestres (Smith y Smith, 2001); a pesar de que los tejidos vegetales jóvenes son una fuente importante de suministro de agua y nitrógeno que satisfacen los

requerimientos alimentarios de los artrópodos fitófagos (Ohgushi, 1992, Bernal-Flores *et al.*, 2002).

Se sugiere que el canibalismo del escorpión *Vejovis mexicanus* puede estar relacionado a un estrés por encierro o por la presencia de individuos vulnerables, porque el escorpión presa fue de un tamaño notablemente menor. Además se sabe que el canibalismo es común en escorpiones y en ocasiones está relacionado al ritual de cortejo (Peretti y Acosta, 1999).

En nuestros registros solamente se hallaron dos morfoespecies omnívoras (Salticidae 1 y *Vejovis mexicanus*), lo cual contradice a los registros previos que señalan que la omnivoría es un hábito muy común en las redes alimentarias de artrópodos terrestres (Denno y Fagan, 2003). Esto puede ser debido a la baja proporción de las especies que registramos interacciones alimentarias, ya que sólo se pudieron documentar los hábitos de 19 de las 116 especies encontradas. Nosotros creemos que muchas de las interacciones tróficas no se presentaron en nuestro sistema por varios factores. Uno de ellos fue porque el tamaño de la presa no era el adecuado para los depredadores; por ejemplo, en este estudio se observó que algunas arañas solo se alimentaron de las ninfas de cucarachas y no de los adultos cuyas tallas fueron mayores a la de estos depredadores, además se ha registrado que en el 90% de las interacciones tróficas los depredadores se alimentan de presas pequeñas (Cohen *et al.*, 1993). Otro factor que impidió que se presentaran las interacciones tróficas fue posiblemente la alta sensibilidad de algunos organismos a la manipulación; por ejemplo los homópteros fueron los más sensibles porque muy pocos sobrevivieron dentro de los viales por más de tres horas. La manipulación y el cambio de hábitat, pudieron alterar los hábitos de los organismos. Por último, la competencia interespecífica que pudo

presentarse en el terrario, posiblemente limitó las actividades de forrajeo de algunos individuos.

Nosotros pensamos que el método que utilizamos para registrar las interacciones tróficas en una comunidad de artrópodos asociados a una planta fue adecuado porque permite observar con claridad las interacciones alimentarias entre los artrópodos asociados a *M. robusta*, aumenta la probabilidad de encuentro entre los organismos y además permite observar las interacciones tróficas que se presentan en la naturaleza cuando todas las especies coexisten en un mismo espacio, en comparación con los ensayos tróficos donde sólo se determinan la interacción trófica entre dos o pocas especies del ecosistema (e.g., Finke y Denno, 2006). Sin embargo, nuestro método puede tener la limitación de no presentar las particularidades microclimáticas de *M. robusta*, así como de su heterogeneidad espacial. Además consideramos que las 4 h diarias de observación no fueron suficientes ya que en algunas ocasiones no se encontraron algunos organismos y se sospecha de que ocurrieron interacciones tróficas que no se registraron. Para compensar estas limitaciones creemos necesario un mayor tiempo de observación tanto de horas por día como por el número de meses, o bien, hacer grabaciones en video.

Nuestros resultados señalan que las observaciones directas describen con mayor detalle la dinámica trófica de la comunidad de artrópodos asociados a una planta, en comparación con una clasificación basada en la literatura. Por ejemplo, la red trófica empírica superó por un nivel trófico a la clasificación teórica. Asimismo, la clasificación teórica señala a tres morfoespecies como depredadores tope y en la red trófica se observa que sólo existe un depredador tope (*Vejovis mexicanus*) y que las dos especies restantes son en realidad presas de este escorpión.



La alta riqueza, abundancia y diversidad que se registró en la época de lluvias coinciden con los resultados de López-Gómez *et al.* (en prensa), quienes señalan que en esta temporada se presenta una mayor cantidad de alimento para el establecimiento de una gran variedad de especies con requerimientos contrastantes. Además de una alta disponibilidad de comida permite el incremento de los tamaños de las diferentes poblaciones.

## VII. CONCLUSIONES

Las conclusiones más importantes de este trabajo con:

1. La red trófica de artrópodos asociados a *M. robusta* presentó cinco niveles tróficos, una longitud máxima de la cadena trófica de tres y solamente 27 morfoespecies presentaron una interacción trófica de las 116 encontradas.
2. Las fuentes de energía de este sistema son los cadáveres de artrópodos, el tejido fresco y el detrito de *M. robusta*.
3. Los herbívoros, los carnívoros, los detritívoros y los carroñeros fueron los gremios de este sistema, éstos dos últimos conformaron el 76% de los individuos.
4. La mayoría de los consumidores primarios fueron saprófagos; las arañas dominaron como consumidores secundarios y el escorpión *Vejovis mexicanus* fue el único depredador tope.
5. La red trófica de la temporada de lluvias presentó un número de interacciones y una longitud máxima de la cadena trófica mayores que la red trófica de la temporada de secas.
6. El número de especies por planta, el número de individuos por planta y el índice de diversidad de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta* fue significativamente mayor en la temporada de lluvias, en comparación con la época de secas.
7. El método empleado para registrar interacciones fue adecuado porque permitió observar con facilidad las interacciones tróficas de los artrópodos presentes en *M. robusta*, sin embargo recomendamos un tiempo de observación mayor de 4 h al día o bien llevar a cabo grabaciones prolongadas en video.

## LITERATURA CITADA

- Begon, M., C.R. Townsend y J.L. Harper. 2006. *Ecology. From individuals to ecosystems*. Blackwell, Malden, Massachusetts.
- Bernal-Flores, A., A. Hernández-Garay, J. Pérez-Pérez, J. G. Herrera-Haro, M. Martínez-Meneses y J. L. Dávalos-Flores. 2002. Patrón de crecimiento estacional de pastos nativos, en un bosque de encino, en el Estado de México, México. *Agrociencias*, 40: 39-47.
- Borror, D.J., C.A. Triplehorn y N.F. Johnson. 1989. *An introduction to the study of insects*. Saunders College Publishers, Filadelfia.
- Cabana, G. y J.B. Rasmussen. 1996. Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 93: 10844-10847.
- Cano-Santana, Z. 1994. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófila. Tesis Doctoral. UACPyP-CCH/Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- César-García, S. B. 2002. Análisis de algunos factores que afectan la fenología reproductiva de la comunidad vegetal de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Chen, B. y H.B. Wise. 1999. Bottom-up limitation of predaceous arthropods in a detritus-based terrestrial food web. *Ecology*, 80: 761-772.

- Cohen, J.E. 1978. *Food Webs and Niche Space*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.
- Cohen, J. E., S. L. Pimm, P. Yodzis y J. Saldaña. 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *The Journal of Animal Ecology*, 62: 67-78.
- Coll, M. y M. Guershon. 2002. Omnivory in terrestrial arthropods: mixing plant and prey diets. *Annual Review of Entomology*, 47:267–97.
- Cyr H. y M. L. Pace. 1993. Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. *Nature*, 361: 148-150.
- De la Fuente, R. 2005. Acuerdo por el que se rezonifica, delimita e incrementa la zona de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria. *Gaceta UNAM*, 3813: 14-15, 22-23.
- Denno, R. F. y W. F. Fagan. 2003. Might nitrogen limitation promote omnivory among carnivorous arthropods? *Ecology*, 84: 2522-2531.
- Fagan W.F., E. Siemann, C. Mitter, R.F. Denno, A.F. Huberty, H.A. Woods y J.J. Elser. 2002. Nitrogen in insects: Implications for trophic complexity and species diversification. *The American Naturalist*, 160. 784-802.
- Finke, D.L. y R.F. Denno. 2006. Spatial refuge from intraguild predation: implications for prey suppression and trophic cascades. *Oecologia*, 149: 265-275.
- Fox, L. R. 1975. Cannibalism in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6:87–106.
- García, E. 1964. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. Larios, Ciudad de México.

- Gómez-Mendoza, L., J.B. Sánchez Huerta y F. Hernández Hernández. 2004. *Boletín Meteorológico, Promedios Mensuales 1963-2003*. Facultad de Filosofía y Letras, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Hairston, N.G. Jr. y N.G. Hariston Sr. 1993. Cause-effect relationships in energy flow, trophic structure, and interspecific interactions. *The American Naturalist*, 142: 379-411.
- Hayward, S.A.L., M.R. Worland, P. Convey y J.S. Balea 2004. Habitat moisture availability and the local distribution of the Antarctic Collembola *Cryptopygus antarcticus* and *Friesea grisea*. *Soil Biology and Biochemistry*, 36: 927-934.
- Kaston, B. 1978. *How to know the spiders*. Wm. C. Brown Company Publishers, Dubuque, Iowa.
- Kaunzinger, C.M.K. y Morin, P.J. 1998. Productivity controls food-chain properties in microbial communities. *Nature*, 395: 495–497.
- Krebs, C. 1985. *Ecología. Estudio de la distribución y la abundancia*. Harla, Ciudad de México.
- Leibold M., J. Chase, J. Shurin y A. Downing. 1997. Species turnover and the regulation of trophic structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28:467–94.
- López-Gómez, V. y Z. Cano-Santana. 2005. Effect of the habitat size on the invertebrate community richness associated to *Muhlenbergia robusta* in a xeric community in central Mexico. Pág. 397, en: *Resúmenes XI International Congress of Ecology*. The Ecological Society of America, Montreal, Quebec, Canadá.
- López-Gómez, V., L.Y. Jiménez-Cedillo, M.A. Blanco-Becerril y Z. Cano-Santana. En Prensa. Ecología de la comunidad de artrópodos asociada a *Muhlenbergia robusta*

(Poaceae). En: Lot, A. (ed.) *Biodiversidad del ecosistema Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel*. Libro conmemorativo del 25 aniversario de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton.

Martinez, N.D. 1991. Artifacts or attributes? Effects of resolution on the Little Rock Lake food web. *Ecological Monographs*, 61: 367-392.

May, R. M. 1983. The structure of food webs. *Nature*, 301:566-568.

McNaughton, S.J. y L. Wolf. 1984. *Ecología general*. Ediciones Omega, Barcelona.

Moore, J.C., E.L. Berlow, D.C. Coleman, P.C. de Ruiter, Q. Dong, A. Hastings, N.C. Johnson, K.S. McCann, K.Melville, P.J. Morin, K. Nadelhoffer, A.D. Rosemond, D.M. Post, J.L. Sabo, K.M. Scow, M.J. Vanni y D.H. Wall. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters*, 7: 584-600.

Odum, E. P. y G. W. Barret. 2006. *Fundamentos de ecología*. Thompson. México.

Ohgushi, T. 1992. Resource limitation on insect herbivore populations. Págs. 199-241, en: Hunter, M.D., T. Ohgushi y P.W. Price (eds.). *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*. Academic Press, San Diego.

Pauly, D. y V. Christensen. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, 374: 255–257.

Pereira, W., A. Elpino-Campos y K. Del-Claro. 2004. Behavioral repertory of the neotropical harvestman *Ilhaia cuspidata* (Opiliones, Gonyleptidae). *The Journal of Arachnology*, 32: 22-30.

- Peretti, A. y L. Acosta. 1999. Sexual *cannibalism* in scorpions: fact or fiction? *Biological Journal of the Linnean Society*, 68: 485-496.
- Peterson, B.J. y B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 293-320.
- Pimm, S.L. y J.H. Lawton. 1977. Number of trophic levels in ecological communities. *Nature*, 268: 329-331.
- Pimm, S.L. 1982. *Food webs*. Chapman y Hall, Londres.
- Pimm, S.L. y R. L. Kitching. 1987. The determinants of food chain length. *Oikos* 50: 302-307.
- Pimm, S., J. Lawton y J. Cohen. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350: 669-674.
- Polis, G.A., y R.D. Holt. 1992. Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 7:151–54.
- Polis, G.A. y D.R. Strong. 1996. Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist*, 147: 813-846.
- Polis, G.A., C.A. Myers, y R.D. Holt. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: Potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20:297–330.
- Post, D. 2002. The long and short of food-chain length. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 269-277.
- Post, D.M., M.L. Pace y N.G. Hairston. 2000. Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature*, 405: 1047-1049.
- Price, P. 1975. *Insect ecology*. Wiley–Interscience, Nueva York.

- Rzedowski, G. y J. Rzedowski 2001. *Flora fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología, A.C. y CONABIO, Pátzcuaro, Michoacán.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N., México*, 8: 59-129.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.
- Schoenly K., R. A. Beaver y T. A. Heumier. 1991. On the trophic relations of insects: A food-web approach. *The American Naturalist*, 137: 597-638.
- Sabelis, M.W. 1992. Predatory arthropods. Págs. 225-264, en Crawley, M.J. (ed.). *Natural enemies, The population biology of predators, parasites and diseases*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Shultz, B.J., J.R. Lensing y D.H. Wise 2006. Effects of altered precipitation and wolf spiders on the density and activity of forest-floor Collembola. *Pedobiologia*, 50: 43-50.
- Siebe, C. 2000. Age and archaeological implications of Xitle volcano, Southwestern Basin of Mexico-City. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 104: 45-64.
- Simberloff, D. y T. Dayan. 1991. The guild concept and the structure of ecological Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22: 115-143.
- Smith, R. 1990. *Ecology and field biology*. Harper Collins, Nueva York.
- Smith, R. y T. Smith. 2001. *Ecología*. Addison Wesley, Madrid.
- Valverde, T., Z. Cano-Santana, J. Carabias y J. Meave. 2005. *Ecología y Medio Ambiente*. Pearson Prentice Hall, Ciudad de México.
- Venzon, M., A. Pallini y A. Janssen. 2001. Interactions mediated by predators in arthropod food webs. *Neotropical Entomology*, 30: 1-9.



Warren, P. 1994. Making connections in food webs. *Trends in Ecology and Evolution*, 9 (4): 136-141.

## Apéndices

Apéndice 1. Composición de la comunidad de artrópodos asociados a *Muhlenbergia robusta* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

### PHYLUM ARTHROPODA

#### Clase Arachnida

##### Orden Scorpiones

###### Familia Vejovidae

*Vejovis mexicanus* Kraepelin

##### Orden Pseudoscorpiones

###### Familia Chernetidae

*Dinocheirus tenoch* Chamberlin

##### Orden Opiliones

Una especie no identificada

##### Orden Araneae

Una especie no identificada

###### Familia Agelenidae

*Novalene* sp.

###### Familia Araneidae

Una especie no identificada

###### Familia Clubionidae

Una especie no identificada

###### Familia Dipluridae

Una especie no identificada

###### Familia Gnaphosidae

*Zelotes* sp.

Familia Lycosidae

*Pardosa* sp.1

*Pardosa* sp.2

Una especie no identificada

Familia Salticidae

Cinco especies no identificadas

Familia Sparassidae

Una especie no identificada

Familia Thomisidae

Una especie no identificada

*Misumenops* sp.

Orden Acari

Familia Erythraeidae

Una especie no identificada

Clase Malacostraca

Orden Isopoda

Familia Armadillidiidae

Una especie no identificada

Familia Porcellionidae

*Porcellio* sp.

Una especie no identificada

Clase Diplopoda

Familia Chordeumida

Dos especies no identificadas

Orden Polydesmida

Dos especies no identificadas

Clase Chilopoda

Orden Scolopendrida

Familia Scolopendridae

*Scolopendra* sp.

Clase Insecta

Orden Archaeognatha

Una especie no identificada

Orden Collembola

Familia Entomobrydae

Una especie no identificada

Orden Orthoptera

Familia Acrididae

Una especie no identificada

*Xanthippus corallipes zapotecus* Saussure

Familia Pyrgomorphidae

*Sphenarium purpurascens* Charpentier

Orden Mantodea

Una especie no identificada

Orden Blattodea

Familia Blattidae

*Blatta* sp.

Orden Dermaptera

Una especie no identificada

Orden Hemiptera

Tres especies no identificadas

Familia Coreidae

*Piezogaster* pos. *indecorus* Walter

Una especie no identificada

Familia Laegidae

*Stenomacra marginella* Herrich-Schaeffer

Familia Pentatomidae

*Badaeus* sp.

*Euschistus* sp.

*Odessa* sp.

Orden Homoptera

Familia Cicadellidae

Tres especies no identificadas

Familia Fulgoridae

Dos especies no identificadas

Orden Coleoptera

Familia Carabidae

*Platynus acutulus* Bates

*Platynus moestus* Dejean

*Selenophorus* sp.

Familia Cerambycidae

Una especie no identificada

Familia Chrysomelidae

Cuatro especies no identificadas

Familia Coccinellidae

Dos especies no identificadas

Familia Nitidulidae

Una especie no identificada

Familia Staphylinidae

Dos especies no identificadas

Orden Lepidoptera

Tres especies no identificadas

Orden Hymenoptera

Tres especies no identificadas

Familia Formicidae

*Camponotus* sp.

*Crematogaster* sp.1

*Crematogaster* sp.2

*Paratrechina* sp.

*Pseudomyrmex* sp.

Una especie no identificada

Familia Mutillidae

Dos especies no identificadas