





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.

*Este largo y arduo trabajo se lo quiero dedicar*

*A mi madre y a mis hermanos Fernando, Alfonso y Emilio por estar siempre animándome para alcanzar este objetivo y que sin su apoyo incondicional no habría sido posible lograrlo; a la familia Ayala Haro que no han dejado de expresarme su apoyo; a mi tío José Luis Palma que ha sido como mi padre y a su familia que siempre han estado ahí cuando los necesito; a la memoria de mis sobrinos Lino y Amanda que los amo; y a la memoria de mi tía Sarita y de mamá Susana por tantas muestras de cariño que me entregaron en vida. A todos ustedes, muchas gracias.*

## Agradecimientos

Quiero agradecer de manera general a todas las personas que contribuyeron a que yo llegara hasta ésta, la etapa más importante de mi vida hasta ahora, y a todos los que creyeron en mí, de los que menciono a continuación sólo a algunos cuantos, ya que mencionar a cada uno de ellos sería simplemente imposible.

A mis amigos de siempre: Federico, Nancy, la familia González Coronado, Julio, Adriana Osorio, Luis Daniel, Antón, Damián, Yovana, Engracia, Érika, Ale Leija, a la familia Espinoza Peñúñuri, al Profesor Alejandro Flores, José Alfredo, Ricardo el "Tigre", Vero, Marycruz, Elisa, Diana, Joselín, Nallely, Otilia, Yasmín, Adriana Núñez, Nadia, Fernanda Itzel, María, Rocío, Adriana Sedeño, Maywalida, Alois, Mario, Luz, Paty y a los señores Julio Zorzano y José Guzmán, quienes han estado en diferentes etapas de mi vida y hasta la fecha, así como en los momentos más importantes de ella. Por enseñarme los valores de la vida. Por apoyarme en las buenas y en las malas. Por tantas vivencias y aventuras a su lado que me han ayudado a madurar y crecer como persona y por demostrarme que siempre estarán ahí cuando los necesite.

A mi Tutor de tesis y amigo Víctor López por su increíble paciencia al ayudarme a realizar todo este proyecto y a mis revisores de tesis y amigos, el cotutor Dr. Zenón Cano Santana y el M. en C. Iván Castellanos Vargas por sus importantes aportaciones al entendimiento de mis resultados.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por albergarme en su seno desde Iniciación Universitaria y desarrollar en mí la capacidad intelectual y el coraje para defenderme en la vida, además de la humildad necesaria para desarrollarme en la sociedad.

A la M. en C. Beatriz Zúñiga Ruiz por brindarme el apoyo en el préstamo del Laboratorio Taller de Recursos Naturales y del equipo de microscopía que requerí en la revisión de los organismos colectados y a la Técnico Académico Laura Patricia Olguín Santos por facilitarme un espacio en la Unidad de Ambientes Controlados para secar los organismos vegetales que colecté. Al Biólogo Omar Ávalos Hernández y los M. en C. Iván I. Castellanos Vargas, Blanca Estela Mejía Recaimer y Ricardo Mariño Pérez por su importante colaboración en la identificación de los artrópodos colectados, así como al Biólogo Marco Romero Romero por el apoyo en el mantenimiento de las computadoras del grupo de trabajo.

A mi familia que siempre ha estado apoyándome y creyendo en mí.

## Índice

<b>Resumen</b> .....	1
<b>I Introducción</b> .....	2
1.1 Fuerzas ascendentes en artrópodos.....	2
1.2 El detrito en los ecosistemas terrestres.....	3
1.3 La cantidad del detrito y los artrópodos.....	4
1.4 El efecto de la estacionalidad sobre los artrópodos asociados al mantillo.....	5
<b>II Objetivos e hipótesis</b> .....	7
<b>III Métodos</b> .....	9
3.1 Sitio de estudio.....	9
3.2 Sistema de estudio.....	10
3.3 Métodos de colecta.....	11
3.4 Análisis estadísticos.....	13
<b>IV Resultados</b> .....	15
4.1 Influencia de la cantidad de detrito sobre la comunidad de artrópodos.....	16
4.2 Relación de la comunidad de artrópodos y los componentes vegetales de <i>M. robusta</i> .....	20
4.3 Componentes vegetales de <i>M. robusta</i> en dos temporadas contrastantes.....	21
<b>V Discusión</b> .....	22
5.1. Efecto de la cantidad de detrito sobre la comunidad de artrópodos.....	22
5.2. Fuerzas ascendentes en <i>M. robusta</i> .....	26
<b>VI Conclusiones</b> .....	29
<b>Literatura citada</b> .....	30

Ayala-Palma, R. 2010. Efecto de la cantidad de detrito sobre la comunidad de artrópodos asociados a *Muhlenbergia robusta* (Fourn.) Hitchc. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 36 pp.

## Resumen

El detrito es un recurso alimenticio importante para los organismos saprófagos y se sabe que hay una relación directa entre la cantidad de detrito presente en un ecosistema y la abundancia y la diversidad de estos organismos. En la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel se ha encontrado un efecto de las fuerzas ascendentes a través de la vía biófaga en la comunidad de artrópodos asociados a *Muhlenbergia robusta*, pero se desconoce este efecto por la vía saprófaga. Los objetivos del presente estudio fueron determinar el efecto de la cantidad de detrito (el detrito incorporado en julio de 2007 y el detrito registrado en la colecta de julio de 2008 a enero de 2009) sobre la estructura de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta* (riqueza, abundancia, diversidad y peso seco), así como de los principales órdenes taxonómicos por su aportación en abundancia y biomasa ( $\geq 5\%$ ), y los gremios registrados (detritívoros, fitófagos, carroñeros y depredadores); además de la relación entre los atributos de la comunidad y el peso seco de los diferentes componentes vegetales (tejido fresco, tejido senescente, estructuras reproductivas y detrito colectado) de esta planta en dos temporadas contrastantes (lluvias y secas). Se encontró que la cantidad registrada de detrito en el momento de la colecta, el alejamiento de la temporada de lluvias de las colectas de 2008 y el peso del tejido fresco de la planta, tuvieron un efecto positivo sobre la estructura de la comunidad de artrópodos, mientras que la cantidad de detrito incorporada en julio de 2007 no presentó un efecto, a excepción de los colémbolos, quienes fueron los únicos organismos que presentaron afinidad hacia el detrito incorporado y al detrito presente al momento de la colecta del zacatón. Se comprueba el efecto de las fuerzas ascendentes en este sistema con el incremento en la abundancia de los depredadores en presencia de una mayor cantidad de sus presas cuando los recursos alimenticios son abundantes y se concluye que la cantidad de detrito al momento de la colecta no sólo representa un alimento para los saprófagos, sino también una mayor diversidad de microambientes para el establecimiento de una gran variedad de microartrópodos.

## I. Introducción

### 1.1. Fuerzas ascendentes en ecosistemas con artrópodos terrestres

Una de las áreas de investigación más importantes de la ecología es la que trata de explicar qué factores tienen una mayor influencia sobre la abundancia, la biomasa y la diversidad de las comunidades ecológicas. Las principales teorías son el efecto de las fuerzas ascendentes (*bottom-up*) y las descendentes (*top-down*; Begon *et al.*, 1996). El control de las fuerzas descendentes afirma que la estructura de la comunidad depende del efecto de los consumidores de los niveles tróficos superiores sobre los niveles tróficos inferiores (Margalef, 1974). Por ejemplo, se registró que algunos depredadores como los quilópodos y las arañas controlan las densidades poblacionales de los colémbolos y los ácaros, los cuales son los principales consumidores de hongos y bacterias (Scheu y Schaefer, 1998). En contraste, las fuerzas ascendentes proponen que la estructura de la comunidad está en función de los recursos energéticos disponibles para los niveles tróficos superiores, tales como son la concentración de nutrientes y la disponibilidad de presas (Power, 1992; Oksanen y Oksanen, 2000; Ponsard *et al.*, 2000).

El efecto de las fuerzas ascendentes se ha observado en las comunidades de artrópodos. Por ejemplo, Uetz (1979) y Ponsard *et al.* (2000) encontraron que la cantidad de mantillo está directamente relacionada con la diversidad de arañas, así como también con la cantidad de sus presas (detritívoros). Por su parte, Chen y Wise (1997) observaron un incremento en la abundancia de los detritívoros y los fungívoros al incrementar la calidad del detrito (agregando setas troceadas, papas y frutas) de un bosque caducifolio. Esto trajo como consecuencia un aumento en la cantidad de artrópodos depredadores como los ciempiés, los pseudoescorpiones y las arañas.

La influencia de las fuerzas ascendentes y descendentes en los niveles tróficos de los ecosistemas depende de numerosos factores, como el tamaño de los organismos, su fisiología, el tipo de forrajeo de los consumidores, la estructura física del hábitat, los factores abióticos, la prevalencia de la depredación intragremios, la omnivoría y el tipo de la fuente de energía del ecosistema, es decir, biófaga, saprófaga o ambas (Abrams, 1996; Persson *et al.*, 1996).

## **1.2. El detrito en los ecosistemas terrestres**

El detrito es considerado como la materia orgánica muerta vegetal y animal en proceso de descomposición (McNaughton y Wolf, 1984). También es un importante almacén de materia y energía porque de él se liberan los nutrientes que se utilizan para el crecimiento y la reproducción de las especies asociadas a éste (Adl, 2003, Wardle *et al.*, 2003; Seagle y Sturtevant, 2005), por tanto es un flujo energético muy importante para los ecosistemas. Se ha encontrado que el detrito constituye una alternativa alimenticia primordial en sitios donde los recursos son muy limitados. Por ejemplo, en suelos de un bosque de pino-encino en donde se depositan los montículos de detrito conformados por desperdicios de la hormiga *Atta mexicana*, se presenta una concentración 48 veces mayor de 13 elementos (como S, N, P y K), en comparación con otras partes del suelo donde no se presentaba detrito (Rojas-Fernández, 1986).

En los ecosistemas terrestres, el detrito es muy abundante en el mantillo, éste último considerado como el estrato vertical de los sistemas naturales formado por el depósito continuo del tejido vegetal en el suelo y que se acumula hasta que los desintegradores lo degradan para incorporar la materia y energía al suelo (Odum y Barrett, 2000). El mantillo puede compartir algunas especies con la red alimenticia de las capas inferiores del suelo, sin embargo se ha considerado como



un ecosistema distinto (Heal y Dighton, 1985). El detrito es la base energética de la red alimentaria en el mantillo. Los hongos y las bacterias son los desintegradores más importantes, ya que liberan la mayor parte de la energía almacenada en la materia orgánica muerta presente en el mantillo (Moore y Hunt, 1988). Asimismo, los organismos detritívoros más abundantes (*i.e.*, los colémbolos, los dípteros y algunos ácaros) son también importantes fungívoros, porque obtienen la mayoría de su energía a partir de la ingesta de los hongos asociados al detrito (Schaefer, 1991; Chen *et al.*, 1996).

### **1.3. Los artrópodos y la cantidad del detrito**

Los artrópodos son un componente importante del ecosistema debido a su relevante papel como reguladores de los principales procesos funcionales, como son la descomposición del detrito actuando como fragmentadores de la materia orgánica y facilitando la presencia de otros grupos como hongos y bacterias (Whitford y Parker 1989; Kaczmarek *et al.*, 1995; Begon *et al.*, 1996).

La cantidad de detrito es un factor crucial en la dinámica de los ecosistemas terrestres y acuáticos. En los sistemas terrestres se ha registrado que su remoción provoca cambios importantes en el microclima del suelo (Sayer, 2006) y su adición fomenta un incremento en los tamaños poblacionales de los artrópodos desintegradores asociados, así como de sus depredadores (Poser, 1990; David *et al.*, 1991; Whitford, 1996; Gruner, 2004; Sayer *et al.*, 2006).

Asimismo, se ha reportado que la cantidad de detrito es un factor determinante en su propia tasa de descomposición (Bloomfield *et al.*, 1993; Ostertag *et al.*, 2003) que puede modificar la cantidad de nutrientes disponibles en el suelo (Sayer, 2006; Sayer *et al.*, 2006). Por ejemplo, Sayer *et al.* (2006) encontraron que la reducción en la cantidad del detrito en parcelas de un bosque húmedo tropical provocó un decremento en la tasa de descomposición de este substrato y una disminución en

el número de artrópodos desintegradores. Además, la concentración de N, P, K y Mg fue mayor en las parcelas con detrito adicionado después de 68 días del experimento. Los autores explican que la reducción de la artropodofauna de desintegradores se debe a que la remoción de detrito reduce la superficie para la actividad de los microorganismos y los artrópodos desintegradores, particularmente para los ácaros y los colémbolos. Aunado a lo anterior, la variación de la profundidad del detrito modifica las condiciones microambientales del suelo como son la temperatura, la humedad y la aireación (Bultman y Uetz, 1982; Judas, 1990; Hövemeyer, 1992; Sayer, 2006), permitiendo un incremento de la diversidad de especies asociadas a este substrato. Por ejemplo, se ha estudiado que hay un aumento en la riqueza de arañas con una mayor profundidad del detrito debido a la variación en la humedad y la temperatura, así como por un incremento en la cantidad de alimento y del hábitat para sus presas, los desintegradores (Uetz, 1979; Gruner, 2004).

#### **1.4. El efecto de la estacionalidad sobre los artrópodos asociados al mantillo**

La estacionalidad de los ecosistemas afecta la distribución y la abundancia de los artrópodos asociados al detrito, ya que está directamente relacionada con la humedad. Levings y Windsor (1984) evaluaron el efecto de la humedad en el mantillo sobre los artrópodos durante la época seca en un bosque tropical húmedo. Primero retiraron a los artrópodos residentes y luego simularon una época de lluvias. Encontraron que la humedad del mantillo está asociada positivamente con la abundancia de algunos grupos como las hormigas, los coleópteros, los colémbolos, los homópteros, los isópodos y los diplópodos; y negativamente con los psicópteros, los ortópteros, los hemípteros, las arañas y los opiliones. Los autores afirman que el contenido de humedad en el mantillo que se presenta en la época de lluvias es un factor determinante para la distribución y abundancia de los artrópodos

saprófagos, ya que el mantillo húmedo presenta una mayor tasa de descomposición y humedad, lo cual genera condiciones favorables para los organismos desintegradores tales como son los anfípodos, los isópodos, los colémbolos, algunos ácaros y quilópodos, como se ha reportado en estudios previos (*e.g.*, Willis, 1976; Levings y Windsor, 1984; Lensing *et al.*, 2005), en contraste con la época de sequía cuando se reduce la acumulación y la tasa de descomposición del mantillo (Wieder y Wright, 1995; Lensing *et al.*, 2005).

*Muhlenbergia robusta* es un zacatón que alberga una gran diversidad de artrópodos y la riqueza, la abundancia, la diversidad y la biomasa de estos organismos están directamente relacionadas con el tejido fresco de esta planta (López-Gómez *et al.*, 2009). Sin embargo, actualmente no se sabe el efecto de la cantidad de detrito sobre la estructura de la comunidad de artrópodos asociados a esta planta.

## II. Objetivos e hipótesis

El objetivo general de este proyecto fue determinar el efecto de la cantidad de detrito sobre la comunidad de artrópodos asociados a *Muhlenbergia robusta* en dos temporadas contrastantes (lluvias y secas).

Los objetivos particulares derivados del anterior son:

- Comparar la influencia entre la cantidad de detrito incorporado en julio de 2007 y la cantidad de detrito en el momento de la colecta, sobre la estructura de la comunidad de artrópodos (riqueza, abundancia, diversidad y peso seco), así como sobre la abundancia y la biomasa de los principales órdenes taxonómicos ( $\geq 5\%$  de su aportación para cada variable) y los gremios de estos organismos (detritívoros, fitófagos, carroñeros y depredadores).
- Determinar la dependencia de la estructura de la comunidad de artrópodos, la abundancia y la biomasa de los principales órdenes taxonómicos ( $\geq 5\%$  de su aportación para cada variable) y los gremios (1) a la cantidad de detrito (g) con mayor influencia en la comunidad, (2) a la transición de la época de lluvias de 2008 a la de secas 2008-2009 (los días transcurridos a partir de las colectas de la temporada de lluvias de julio de 2008) y (3) a la cantidad de tejido fresco del zacatón.
- Determinar la dependencia de la abundancia y la biomasa de los depredadores por la abundancia y la biomasa de sus probables presas (detritívoros, fitófagos, carroñeros).
- Conocer la relación entre los diferentes componentes vegetales de *M. robusta* (tejido senescente y estructuras reproductivas) y la estructura de la comunidad de artrópodos asociados.

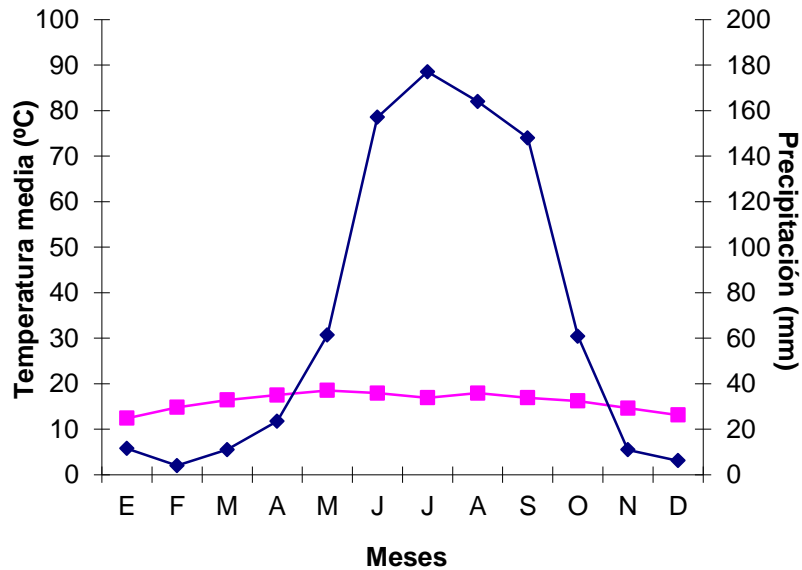
- Contrastar el peso seco de los diferentes componentes vegetales de *M. robusta* en las temporadas de lluvias y secas.

Se esperan los valores más altos de riqueza, abundancia, diversidad y biomasa de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta*, así como una mayor abundancia y biomasa de artrópodos detritívoros en los zacatones con la mayor cantidad de detrito incorporado, ya que en estos sistemas se presenta una mayor cantidad de alimento para estos organismos como se ha registrado en otros estudios (Chen y Wise, 1999).

### III. Métodos

#### 3.1. Sitio de estudio

Este estudio se llevó a cabo en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D. F. (en lo sucesivo, REPSA), la cual está ubicada al sur del Valle de México a 19° 17' N y 99° 11' W y a 2250 m de altitud (Álvarez *et al.*, 1982), dentro de Ciudad Universitaria de la Universidad Nacional Autónoma de México. Esta reserva presenta una extensión de 237 ha (De la Fuente, 2005) y un clima templado subhúmedo con lluvias en verano, Cb(w<sub>1</sub>)(w); su temperatura media anual es de 15.5°C (García, 1988) con una precipitación promedio anual de 879 mm (Valiente-Banuet y De Luna, 1990) y una variación que va desde los 610 hasta los 1125 mm (Camacho *et al.*, 1993). Es un ecosistema asentado en un derrame de lava producido por una erupción del volcán Xitle que ocurrió hace aproximadamente 2000 años (Siebe, 2000), en donde el enfriamiento irregular de la lava generó una heterogeneidad espacial en la que se desarrolla un matorral xerófilo caracterizado por la dominancia de hierbas y arbustos y algunos elementos arbóreos, y que alberga 337 especies de plantas (Castillo-Argüero *et al.*, 2004). La vegetación del ecosistema original fue analizada y descrita por Rzedowski (1954) como un matorral xerófilo con dominancia de palo loco (*Senecio [Pittocaulon] praecox* [Cav.] H. Rob. et R. D. Brettell). En las zonas más conservadas, la vegetación está dominada por *Verbesina virgata* Cav. (Compositae), *Buddleia cordata* H. B. K. (Crassulaceae), *Manfreda scabra (brachystachya)* (Cav.) Rose (Amaryllidaceae), *Cissus sicyoides* L. (Vitaceae) y *Muhlenbergia robusta* Hitch. (Gramineae) (Cano-Santana, 1994). En este sitio se presentan dos estaciones muy marcadas, una de secas de noviembre a mayo y otra de lluvias de junio a octubre (Meave *et al.*, 1994; César-García, 2002; Fig. 1), registrándose de junio a agosto los niveles más altos de precipitación (Camacho *et al.*, 1993).



**Figura 1.** Climograma de la REPSA con base en registros de 1963 a 1997 (César-García, 2002). En rosa se representa a la temperatura y en azul la precipitación.

### 3.2. Sistema de estudio

*Muhlenbergia robusta* (Fourn.) Hitchc es una de las especies vegetales más abundantes en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D. F.; es la segunda especie más importante en la aportación de la productividad primaria neta aérea de este ecosistema (Cano-Santana, 1994). Es una planta perenne conocida como zacatón con forma de macollo de 1 a 2 m de altura, sus láminas foliares son alargadas, de 40 a 80 cm de longitud y de 2 a 5 mm de ancho, firmes, planas o usualmente conduplicadas. Se distribuye desde Nayarit y San Luis Potosí hasta Guatemala y entre los 2270 y los 3200 m altitudinales. Se presenta en asociaciones vegetales como son los pastizales, los matorrales y los bosques de pino-encino (Rzedowski y Rzedowski, 2001). Dentro de la REPSA, su periodo de floración se presenta en los meses de junio, julio y agosto y el de fructificación de septiembre a junio (César-García, 2002).

### 3.3. Métodos de la colecta

En una sección de la zona núcleo oriente de la REPSA afectada por el incendio de mayo de 2006, se seleccionaron 36 zacatones. Este evento eliminó el detrito acumulado en las plantas. Los zacatones seleccionados medían entre 90 y 120 cm de perímetro basal y estaban ubicados a 15 m ( $\pm 1$  m) de distancia de una zona que no fue afectada por el incendio, con el objeto de que todos tuvieran la misma probabilidad de colonización por parte de los artrópodos.

En julio de 2007 se colectaron seis zacatones para registrar la estructura inicial de la comunidad de artrópodos. Al resto de las plantas se les incorporaron manualmente diferentes cantidades de detrito, las cuales fueron obtenidas de zacatones previamente colectados en 2007. La cantidad de detrito incorporada se calculó con base en registros sobre la cantidad de detrito que presenta el zacatón de manera natural en la zona núcleo poniente de la REPSA (156.05 g; Y. Jiménez, com. pers.). Los tratamientos de la incorporación de detrito a los zacatones fueron cuatro: 50% (78.02 g), 100% (156.05 g), 150% (234.07 g) y 200% (312.10 g), asimismo, hubo un tratamiento control al que no se le adicionó detrito (0%). Cada tratamiento tuvo seis réplicas y la asignación del tratamiento para las plantas fue de manera aleatoria.

Posteriormente, de julio de 2008 a enero de 2009 se realizó la colecta de los 30 zacatones restantes, considerando como temporada de mayor humedad a las colectas de julio a octubre de 2008 y como temporada de menor humedad a las colectas de noviembre de 2008 a enero de 2009. A cada planta seleccionada se le midió el perímetro basal y la altura total del follaje, y además se le calculó la cobertura foliar con la fórmula:

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



donde  $d_1$  es el diámetro mayor de la cobertura de la planta y  $d_2$  es el diámetro perpendicular al anterior.

Después, cada planta se envolvió en su totalidad con una bolsa de plástico y se cortó a nivel del suelo con un serrucho de jardinero. La bolsa fue cerrada para evitar que escaparan los organismos.

Inmediatamente después de la colecta, cada planta fue llevada al laboratorio para extraer la fauna asociada. Los zacatones fueron revisados de manera manual en charolas de disección y los organismos colectados fueron almacenados en frascos con alcohol al 70% para su conservación. Posteriormente, se clasificaron a nivel de Familia. A cada individuo se le midió su longitud corporal (sin considerar apéndices) con un vernier digital (Truper  $\pm$  0.005 mm) y se estimó su peso seco de manera indirecta utilizando la fórmula propuesta por López-Gómez *et al.* (2009):

$$\text{peso seco (g)} = 2.84 \times 10^{-5} (\text{longitud corporal [mm]})^{2.4794}$$

Para cada zacatón, la comunidad de artrópodos fue descrita mediante la riqueza específica, la abundancia, el peso seco y el índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) (Zar, 1999). Éste último se estimó con la fórmula:

$$H' = -\sum p_i \ln p_i$$

donde  $p_i$  es la abundancia relativa de cada especie  $i$  (Magurran, 1998).

Asimismo, el tejido vegetal aéreo de los zacatones colectados se clasificó en cuatro componentes vegetales (tejido fresco, tejido senescente, estructuras reproductivas y detrito). Se consideró al tejido fresco como aquellas partes del tejido foliar que se conservaron verdes o ligeramente amarillentas al momento de la colecta del zacatón, y como seco al que se encontró de color amarillo o café; las estructuras reproductivas fueron las espigas de las plantas y como detrito se

consideró a la materia orgánica depositada en el suelo justo debajo de la planta. Posteriormente, cada uno de estos tejidos fue colocado en bolsas de papel y secado en un horno a 70°C el tiempo necesario hasta obtener su peso constante.

### **3.4. Análisis estadísticos**

Para determinar si la estructura de la comunidad de artrópodos (riqueza, abundancia, diversidad y peso seco) asociada a *M. robusta*, así como la abundancia y la biomasa de los principales órdenes taxonómicos ( $\geq 5\%$  de su aportación para cada variable) y de los grupos funcionales registrados dependen de la cantidad incorporada de detrito (g) o de la cantidad de detrito al momento de la colecta de la planta, se realizaron análisis de regresión para cada variable (Zar, 1999). Se usaron pruebas de ANOVA para determinar su significancia (Zar, 1999).

Para determinar la dependencia de la estructura de la comunidad de artrópodos asociada a *M. robusta*, así como de la abundancia y la biomasa de los principales órdenes taxonómicos y de los grupos funcionales (1) a la cantidad de detrito con mayor influencia en la comunidad de artrópodos (incorporada o colectada), (2) a la cantidad de tejido fresco de la planta y (3) a la transición de la época de lluvias de 2008 al inicio de la época de secas 2008-2009 (días transcurridos a partir de las colectas de la temporada de lluvias de julio de 2008), se realizaron análisis de regresión múltiple para cada variable (Zar, 1999). Se usaron pruebas de *t* para determinar la significancia de los coeficientes de determinación parcial (pendiente, Zar, 1999).

Para determinar la dependencia de la abundancia y la biomasa de los depredadores a los tres gremios restantes de presas registrados en *M. robusta* (detritívoros, fitófagos y carroñeros), se realizaron análisis de regresión, así como ANOVAs para determinar su significancia (Zar, 1999).

Para conocer la relación entre la cantidad de detrito que se incorporó y la cantidad de detrito que se registró en la colecta de los zacatones, se realizó un análisis de regresión y una prueba de ANOVA para determinar su significancia (Zar, 1999).

Para conocer la relación entre la estructura de la comunidad de artrópodos y el peso seco del tejido senescente, así como con las estructuras reproductivas de esta planta, se realizaron análisis de correlación y se determinó su significancia con una prueba de *t* de *Student* (Zar, 1999).

Para comparar el peso seco de los diferentes componentes vegetales de *M. robusta* (tejido fresco, tejido senescente, estructuras reproductivas y detrito) entre las colectas de la temporada de lluvias de 2008 (julio a octubre) y las colectas del inicio de la temporada de secas de 2008-2009 (noviembre a enero), se realizaron pruebas de *t* de *Student* para cada caso (Zar, 1999).

Para todos los análisis, las variables del número de morfoespecies y las abundancias fueron transformadas con la fórmula

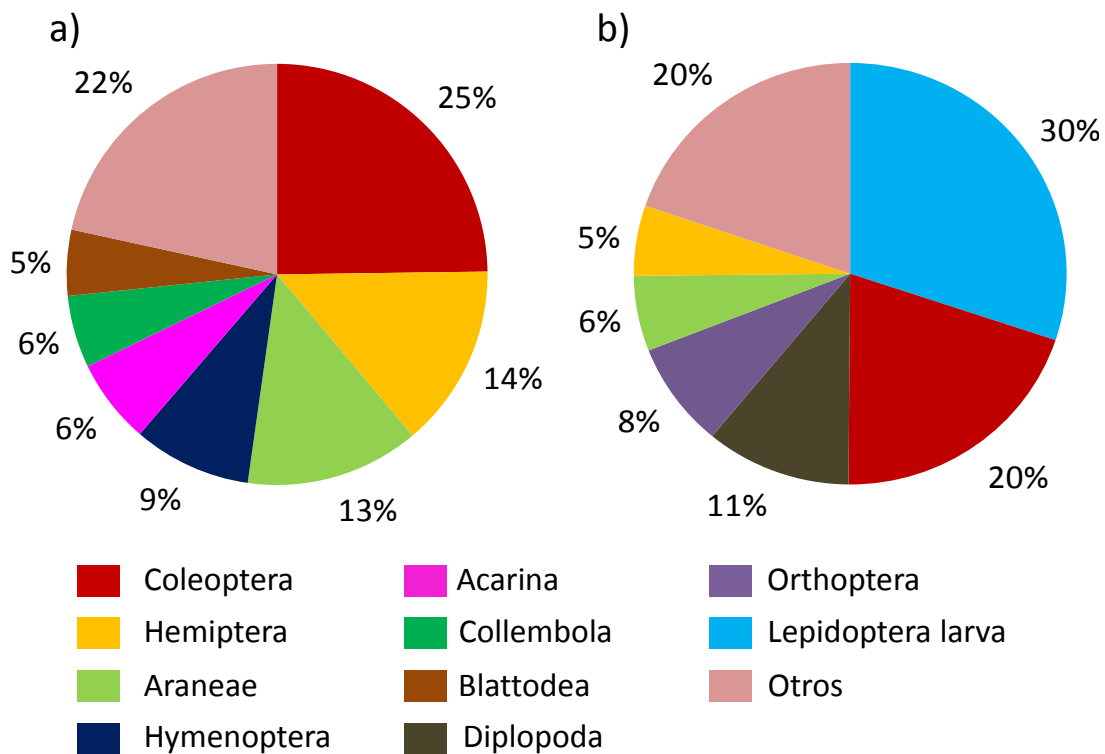
$$x' = \sqrt{x + 0.5}$$

por ser variables discretas, y todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa Statistica versión 8.0 (StatSoft, 2007).

#### IV. Resultados

Se colectó un total de 32 zacatonos de los 36 que se seleccionaron en un principio, ya que cuatro no fueron encontrados. De estos cuatro, uno correspondía al tratamiento de 50%, otro a de 100% y los dos últimos al de 150%. Los zacatonos colectados tuvieron un perímetro basal de  $110.93 \pm 19.61$  cm, una altura de  $114.21 \pm 20.19$  cm y una cobertura de  $12875.85 \pm 2276.15$  cm<sup>2</sup>.

Del total de plantas colectadas se extrajeron 2257 artrópodos, cuyo peso seco total estimado fue de 6.42 g. Los órdenes mejor representados por su abundancia y en orden de importancia, fueron Coleoptera, Hemiptera, Araneae, Hymenoptera, Acarina, Collembola y Blattodea (Fig. 2a), mientras que los más representados por su biomasa, también en orden de importancia, fueron las larvas del orden Lepidoptera y los órdenes Coleoptera, Diplopoda, Orthoptera, Araneae y Hemiptera (Fig. 2b).



**Figura 2.** Abundancia (a) y biomasa (b) relativa de los principales grupos taxonómicos ( $\geq 5\%$ ) de artrópodos asociados a *M. robusta*.

#### 4.1. Influencia del detrito sobre la comunidad de artrópodos

Los análisis de regresión lineal mostraron que la cantidad incorporada de detrito en 2007 sólo afectó positiva y significativamente a la abundancia de los colémbolos. Por su parte, la cantidad de detrito presente en el momento de la colecta afectó positiva y significativamente a la riqueza ( $F_{1, 24}=6.05$ ,  $p=0.02$ ) y la abundancia ( $F_{1, 24}=8.75$ ,  $p=0.007$ ) de la comunidad, así como a la abundancia de los coleópteros ( $F_{1, 24}=7.65$ ,  $p=0.01$ ), los hemípteros ( $F_{1, 24}=5.79$ ,  $p=0.02$ ), los ácaros ( $F_{1, 24}=15.72$ ,  $p<0.001$ ), los colémbolos ( $F_{1, 24}=6.76$ ,  $p=0.02$ ), los blátidos ( $F_{1, 24}=5.28$ ,  $p=0.03$ ), los detritívoros ( $F_{1, 24}=4.99$ ,  $p=0.03$ ), los fitófagos ( $F_{1, 24}=9.80$ ,  $p=0.004$ ) y los depredadores ( $F_{1, 24}=10.32$ ,  $p=0.003$ ); y a la biomasa de los coleópteros ( $F_{1, 24}=7.99$ ,  $p=0.009$ ; Tabla 1).

Por otro lado, las regresiones múltiples entre los atributos de la comunidad de artrópodos y la cantidad de detrito con mayor influencia sobre la comunidad de artrópodos (el detrito presente al momento de la colecta), el tejido fresco de la planta y los días transcurridos a partir de las colectas de la temporada de lluvias de julio de 2008, mostraron que el detrito de la colecta y el tejido fresco de la planta afectaron positivamente a la abundancia de los coleópteros, mientras que los días transcurridos la afectaron negativamente. Por su parte, el detrito de la colecta y el tejido fresco de la planta afectaron positivamente a la abundancia de los ácaros y de los depredadores. El detrito de la colecta y los días transcurridos afectaron positivamente a la riqueza y a la abundancia de la comunidad, mientras que la abundancia de los fitófagos y a la biomasa de los coleópteros fueron afectadas positivamente por el detrito colectado y negativamente por los días transcurridos. El tejido fresco de la planta y los días transcurridos afectaron negativamente sólo a la biomasa de los diplópodos. El detrito de la colecta afectó positivamente a la abundancia de los colémbolos y de los blátidos, mientras que el tejido fresco de la planta afectó positivamente a la abundancia de los

artrópodos carroñeros y a la biomasa de las larvas de los lepidópteros y de los artrópodos fitófagos. Los días transcurridos afectaron negativamente a la biomasa de la comunidad de artrópodos, la abundancia de los hemípteros, los himenópteros y de los artrópodos detritívoros, así como a la biomasa de los detritívoros y los depredadores (Tabla 2).

**Tabla 1.** Valores de las pendientes (m) y de los coeficientes de determinación ( $r^2$ ) de la técnica de mínimos cuadrados de las regresiones simples entre los atributos de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta* y la cantidad de detrito incorporado y colectado, así como para la abundancia y la biomasa de los principales grupos taxonómicos ( $\geq 5\%$ ) y los gremios de artrópodos registrados. \*:  $p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ , \*\*\*:  $p < 0.001$ .  $n = 26$ .

Variable	$\bar{x} \pm e.e. \text{ por zacatón}$	Detrito incorporado (g)		Detrito colectado (g)	
		m	$r^2$	m	$r^2$
<b>Riqueza</b>	29.50 $\pm$ 5.21	0.003	0.07	0.004*	0.20
<b>Abundancia</b>	70.56 $\pm$ 12.47	0.006	0.05	0.009**	0.27
<b>H'</b>	2.75 $\pm$ 0.49	<0.001	0.001	0.001	0.07
<b>Biomasa (g)</b>	0.20 $\pm$ 0.03	<0.001	0.02	<0.001	0.05
<b>Abundancia</b>					
Coleoptera	17.16 $\pm$ 3.03	0.004	0.05	0.006*	0.24
Hemiptera	9.75 $\pm$ 1.72	0.003	0.04	0.005*	0.20
Araneae	9.25 $\pm$ 1.63	<0.001	0.005	0.002	0.07
Hymenoptera	6.28 $\pm$ 1.11	0.002	0.02	0.003	0.11
Acarina	4.50 $\pm$ 0.79	0.003	0.09	0.004***	0.39
Collembola	3.84 $\pm$ 0.68	0.004*	0.17	0.004*	0.22
Blattodea	3.50 $\pm$ 0.62	0.001	0.03	0.002*	0.18
<b>Biomasa (g)</b>					
Lepidoptera (larva)	0.06 $\pm$ 0.010	- <0.001	0.009	- <0.001	0.02
Coleoptera	0.03 $\pm$ 0.005	<0.001	0.04	<0.001**	0.25
Diplopoda	0.02 $\pm$ 0.004	- <0.001	<0.001	- <0.001	0.002
Orthoptera	0.02 $\pm$ 0.003	- <0.001	0.02	- <0.001	0.02
Araneae	0.01 $\pm$ 0.002	<0.001	0.03	<0.001	0.12
Hemiptera	0.01 $\pm$ 0.002	- <0.001	0.01	<0.001	0.01
<b>Abundancia</b>					
Detritívoros	1074 $\pm$ 5.93	0.003	0.05	0.004*	0.17
Fitófagos	1142 $\pm$ 6.31	0.005	0.07	0.007**	0.29
Carroñeros	152 $\pm$ 0.84	0.001	0.04	- <0.001	<0.001
Depredadores	1474 $\pm$ 8.14	0.003	0.03	0.006**	0.30
<b>Biomasa (g)</b>					
Detritívoros	3.02 $\pm$ 0.02	<0.001	0.01	<0.001	0.03
Fitófagos	6.23 $\pm$ 0.03	- <0.001	<0.001	- <0.001	0.005
Carroñeros	0.25 $\pm$ 0.001	<0.001	0.06	<0.001	0.01
Depredadores	1.95 $\pm$ 0.01	<0.001	0.007	<0.001	0.11

**Tabla 2.** Valores Beta (pendientes) de las regresiones múltiples entre los atributos de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta* y el detrito colectado (g), el tejido fresco seco de la planta (g) y los días transcurridos (a partir de las colectas de la temporada de lluvias de julio de 2008), así como para la abundancia y la biomasa de los principales grupos taxonómicos y los gremios registrados ( $\geq 5\%$ ). \*:  $p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ , \*\*\*:  $p < 0.001$ .  $n=26$ .

Variable	Efecto		
	Detrito colectado (g)	Tejido fresco de la planta (g)	Tiempo transcurrido (días)
<b>Riqueza</b>	0.34*	0.30	-0.39*
<b>Abundancia</b>	0.36**	0.21	-0.54**
<b>H'</b>	0.19	0.29	-0.29
<b>Biomasa (g)</b>	0.03	-0.04	-0.63**
<b>Abundancia</b>			
Coleoptera	0.32**	0.26*	-0.59***
Hemiptera	0.32	0.19	-0.41*
Araneae	0.34	0.13	0.21
Hymenoptera	0.17	-0.17	-0.53*
Acarina	0.60***	0.44**	-0.13
Collembola	0.53*	0.34	0.17
Blattodea	0.54*	0.31	0.36
<b>Biomasa (g)</b>			
Lepidoptera (larva)	-0.10	0.61**	0.08
Coleoptera	0.36*	0.05	-0.47*
Diplopoda	-0.27	-0.59**	-0.67**
Orthoptera	-0.13	0.32	0.07
Araneae	0.34	0.04	-0.01
Hemiptera	0.11	0.14	- <0.001
<b>Abundancia</b>			
Detritívoros	0.23	-0.19	-0.59**
Fitófagos	0.37**	0.24	-0.56***
Carroñeros	-0.07	0.50*	-0.20
Depredadores	0.47**	0.37*	-0.27
<b>Biomasa (g)</b>			
Detritívoros	-0.03	-0.38	-0.62*
Fitófagos	-0.05	0.54*	0.02
Carroñeros	0.07	0.28	-0.20
Depredadores	0.19	0.19	-0.48*

Por su parte, el análisis de regresión lineal entre la abundancia y la biomasa de los depredadores y sus posibles presas (detritívoros, fitófagos y carroñeros) mostró que la abundancia de los depredadores dependió positiva y significativamente de la abundancia de los tres grupos funcionales (detritívoros [ $F_{1, 24}=10.51$ ,  $p=0.003$ ], fitófagos [ $F_{1, 24}=34.02$ ,  $p<0.001$ ] y carroñeros [ $F_{1, 24}$

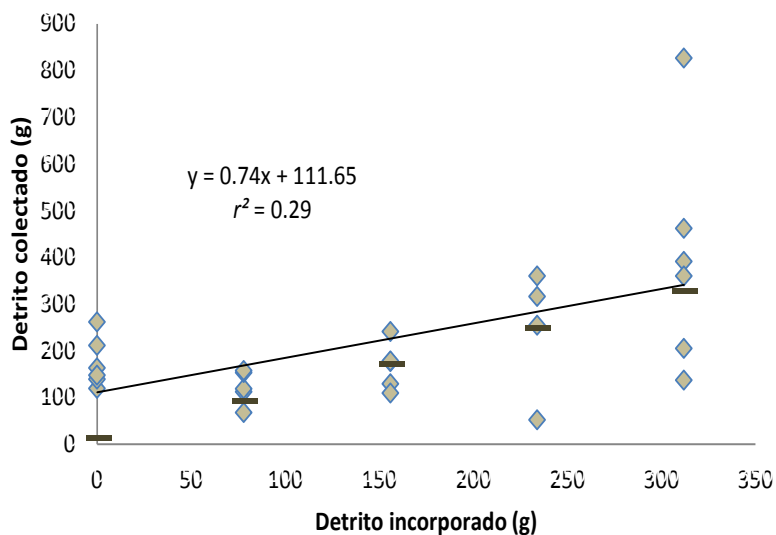
$_{24}=9.86, p=0.004$ ]), así como de la biomasa de los fitófagos ( $F_{1, 24}=8.40, p=0.08$ ) y los carroñeros ( $F_{1, 24}=8.36, p=0.008$ ). Mientras que la biomasa de los depredadores dependió positiva y significativamente de la abundancia de los fitófagos ( $F_{1, 24}=11.73, p=0.002$ ), así como de la abundancia ( $F_{1, 24}=4.87, p=0.03$ ) y la biomasa ( $F_{1, 24}=5.01, p=0.03$ ) de los carroñeros (Tabla 3).

**Tabla 3.** Valores de las pendientes ( $m$ ) y los coeficientes de determinación ( $r^2$ ) de los análisis de regresión entre la abundancia y la biomasa de los depredadores y la abundancia y la biomasa de los gremios de sus posibles presas (fitófagos, detritívoros y carroñeros) en la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta*. \*:  $p<0.05$ , \*\*:  $p<0.01$ , \*\*\*:  $p<0.001$ .  $n = 26$ .

Variable	Abundancia de depredadores		Biomasa de depredadores (g)	
	$m$	$r^2$	$m$	$r^2$
<b>Abundancia</b>				
Fitófagos	0.64***	0.59	0.01**	0.33
Detritívoros	0.58**	0.30	0.005	0.06
Carroñeros	1.09**	0.29	0.02*	0.17
<b>Biomasa</b>				
Fitófagos	4.42**	0.26	0.05	0.08
Detritívoros	3.01	0.04	0.03	0.01
Carroñeros	95.36**	0.26	1.56*	0.17

Asimismo, el análisis de regresión lineal mostró que la cantidad de detrito al momento de la colecta de los zacatones depende de la cantidad de detrito incorporada un año antes ( $F_{1, 24}=9.91, p=0.004$ ). También se observó que mientras más se incrementó la cantidad de este substrato, mayor fue la variación de la cantidad de detrito registrada en el momento de la colecta del zacatón (Fig. 3).





**Figura 3.** Regresión lineal entre la cantidad de detrito incorporada y la colectada. Las líneas horizontales indican los casos hipotéticos donde la cantidad de detrito colectada fue igual a la cantidad de detrito incorporada a *M. robusta* en julio de 2007.

#### 4.2. Relación de la comunidad de artrópodos y los componentes vegetales de *M. robusta*

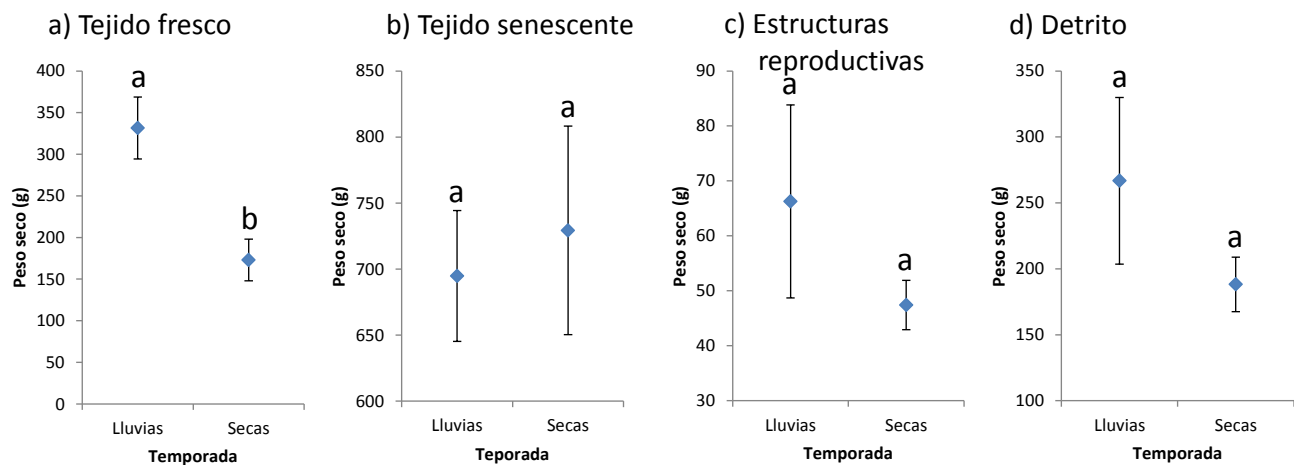
Las correlaciones entre los atributos de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta* y el peso seco del tejido senescente, las estructuras reproductivas y el peso seco total de la planta, sólo mostraron una relación positiva entre el peso total de la planta y la abundancia de los artrópodos (Tabla 4).

**Tabla 4.** Coeficientes de correlación entre los atributos de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta* y el tejido senescente, las estructuras reproductivas y el peso total de esta planta. \*\*:  $p < 0.01$ .  $n = 26$ .

Atributos de la comunidad de artrópodos	Componentes vegetales de <i>M. robusta</i> (g)		
	Senescente	Reproductivo	Total
Riqueza	-0.07	0.27	0.38
Abundancia	0.05	0.31	0.49**
Diversidad ( $H'$ )	-0.15	0.20	0.24
Biomasa (g)	0.01	0.08	0.23

### 4.3. Componentes vegetales de *M. robusta* en dos temporadas

El peso seco del tejido fresco de *M. robusta* fue significativamente mayor en la temporada de lluvias de 2008 que en la temporada de secas de 2008-2009 ( $t_{1,24}=3.62$ ,  $p=0.001$ ; Fig. 4a), mientras que el tejido senescente ( $t_{1,24}=0.35$ ,  $p=0.72$ ; Fig. 4b), las estructuras reproductivas ( $t_{1,24}=1.11$ ,  $p=0.27$ ; Fig. 4c) y la cantidad de detrito colectado ( $t_{1,24}=1.26$ ,  $p=0.22$ ; Fig. 4d) no mostraron diferencias significativas entre estas dos temporadas de colecta. No se encontró diferencia significativa en el peso seco total de *M. robusta* entre las temporadas de lluvias de 2008 y secas de 2008 a 2009 ( $t_{24}=1.62$ ,  $p=0.12$ ).



**Figura 4.** Peso seco ( $\pm$  e.e.) de los diferentes tejidos de *M. robusta* en dos temporadas de colecta: lluvias de 2008 (julio-octubre) y secas de 2008 a 2009 (noviembre-enero). Letras diferentes denotan diferencias significativas ( $p<0.05$ ).

## V. Discusión

### 5.1. Efecto de la cantidad de detrito sobre la comunidad de artrópodos

En este estudio no se registró un efecto de la cantidad incorporada de detrito a *M. robusta* sobre (1) la estructura de la comunidad de artrópodos asociados, (2) los principales grupos taxonómicos, (3) ni sobre los gremios, con excepción de la abundancia de los colémbolos. En contraste, se registró una dependencia de la riqueza y la abundancia de la comunidad de artrópodos, así como de la abundancia y la biomasa de algunos de los principales grupos taxonómicos y de algunos gremios, a la cantidad de detrito presente en el zacatón al momento de la colecta. Esto señala que la cantidad de detrito presente en el momento de la colecta tiene una mayor influencia sobre la comunidad de artrópodos en comparación con el detrito incorporado un año y un año y medio antes.

Nuestros resultados contradicen a otros estudios en los que muestran un claro efecto de la cantidad de detrito incorporada sobre la comunidad de artrópodos (Uetz, 1975; Poser, 1990; David *et al.*, 1991; Chen y Wise, 1999; Ponsard *et al.*, 2000). Probablemente esto se debió a (1) un largo periodo en la colecta de las plantas (de julio de 2008 a enero de 2009), (2) la cantidad de detrito presente en *M. robusta* tiene una alta variación en la REPSA (Fig. 3) debido a las variaciones de las condiciones climáticas y (3) el tiempo que se asignó para que el detrito adicionado se incorpore al sistema fue corto, razones que se explican a continuación.

En este estudio, el tiempo de colecta de los zacatones se extendió a dos temporadas (*i.e.* lluvias de 2008 y secas de 2008-2009) y con forme estas colectas se alejaron de la temporada de lluvias de 2008, se presentó una menor riqueza, abundancia y biomasa de la comunidad de artrópodos, así como para la abundancia y/o la biomasa de los fitófagos, los detritívoros y los depredadores. Esto puede deberse a que las condiciones ambientales en la REPSA son más adversas

porque con forme la temporada de lluvias se aleja, la precipitación disminuye (Fig. 1). La precipitación está directamente relacionada con la productividad primaria neta aérea de la vegetación de la REPSA (Cano-Santana, 1994), incluida *M. robusta* (Fig. 4a), lo que determina la disponibilidad de energía del sistema a través de la vía biófaga. Por tanto, mientras las colectas de los zacatones se alejaron de la temporada de lluvias de 2008, las condiciones para los artrópodos fueron más adversas por una baja disponibilidad de alimento. Se registró una mayor biomasa del tejido fresco de *M. robusta* (Fig. 4) y los valores contrastantes de los atributos de la comunidad de artrópodos en la transición de la temporada de lluvias de 2008 a la temporada de secas (2008-2009). Se ha registrado una relación directa del estrés hídrico y el vigor de las plantas con los niveles de precipitación y, a su vez, esto puede modificar la estructura de la comunidad de artrópodos asociados al detrito (Schowalter, *et al.*, 1999), debido a que éstos presentan una preferencia por ambientes húmedos (Levings y Windsor, 1982; 1984) en los que se fomenta el establecimiento de hongos y bacterias que son los desintegradores más importantes, ya que liberan la mayor parte de la energía almacenada en la materia orgánica muerta presente en el mantillo (Moore y Hunt, 1988; Wardle *et al.*, 2003; Seagle y Sturtevant, 2005) y que a su vez son consumidos por los organismos detritívoros, quienes obtienen la mayoría de su energía a partir de la ingesta de los hongos asociados al detrito (Schaefer, 1991; Chen *et al.*, 1996).

Además, en la REPSA se ha registrado que la temperatura, la precipitación (Fig. 1) y la productividad primaria neta son mayores en la temporada de lluvias que en la temporada de secas (Cano-Santana, 1994). Es por esto que las condiciones entre estas temporadas son muy contrastantes y posiblemente provocaron una alta variación en nuestros resultados que impidió observar un claro efecto de la cantidad adicionada de detrito a las plantas sobre la comunidad de artrópodos.

Sugerimos que en futuros estudios relacionados con adición de detrito en *M. robusta* se realicen colectas en el menor tiempo posible para evitar la variación que ocasiona la estacionalidad.

Por otro lado, a pesar de que la cantidad de detrito de las colectas de julio de 2008 a enero de 2009 está relacionada positivamente con la cantidad de detrito que se incorporó en julio de 2007, ésta presentó una alta variación a lo largo del año, lo que puede observarse en los zacatones que presentaron una cantidad de detrito notablemente menor o mayor a la incorporada (Fig. 3). Además el coeficiente de determinación nos señala que el detrito incorporado en julio de 2007 sólo explica el 29% de la variación de la cantidad de detrito colectada. Creemos que la alta variación de la cantidad de detrito presente en *M. robusta* fue producto de las lluvias torrenciales que se presentan en la temporada de lluvias (de junio a octubre, Fig. 1) las cuales provocan la pérdida del mantillo presente en *M. robusta*. Además, a pesar de que la mayoría de los zacatones se encontraban en sitios planos, no se estandarizó la topografía en la que estos se encontraban, lo cual pudo afectar la dinámica del flujo de detrito de la planta debido a que un sitio abrupto puede acumular una mayor cantidad de detrito por un mayor tiempo que uno plano. Todos estos factores impidieron observar el efecto de la cantidad incorporada de detrito sobre la comunidad de artrópodos después de un año, ya que se ha reportado que las precipitaciones intensas pueden ocasionar flujos de detrito, que se definen como la remoción de una masa de suelo que se encuentra saturada de agua y que se transporta por la gravedad (Ruíz y Valenzuela, 2003).

Asimismo, la ausencia del efecto de la cantidad adicionada de detrito sobre la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta* pudo deberse a que el tiempo que transcurrió después de aplicar los tratamientos (un año y medio) no fue suficiente para que el detrito se incorporara al flujo de energía y al ciclo de la materia de este ecosistema, lo cual se hubiera reflejado en cambios en la

estructura de la comunidad de artrópodos debido a una mayor disponibilidad de alimento (Poser, 1990; David *et al.*, 1991; Seagle y Sturtevant, 2005). Tal como lo registraron David *et al.* (1991) quienes incrementaron el doble del detrito (la misma proporción utilizada en este experimento), y en un registro de cinco años encontraron un aumento en cantidad de saprófagos (Lumbricidae: Annelidae, Myriapoda: Diplopoda, Isopoda, larvas de Coleoptera y de Diptera) y en cinco depredadores (Geophilomorpha, Lithobiomorpha, Pseudoscorpionidae, larvas de Coleoptera y de Diptera). Los autores encontraron también un aumento en las abundancias de los isópodos y las larvas de dípteros a los dos años, y a los dos años y medio en las abundancias de los diplópodos, las larvas saprófagas de dípteros, los Geophilomorpha y los Lithobiomorpha. Asimismo, los autores explican que este patrón se debe a un incremento en la tasa de descomposición anual después de dos años y medio. Por tanto, el tiempo de estudio del presente experimento probablemente fue insuficiente para obtener un efecto de la cantidad adicionada de detrito sobre la comunidad de artrópodos asociados.

La abundancia de colémbolos fue la única que se incrementó al incorporar una mayor cantidad de detrito a los zacatones en julio de 2007, y además estuvo relacionada directamente con la cantidad de detrito en el momento de la colecta (Tabla 1). Esto sugiere que los colémbolos muestran una alta sensibilidad a la cantidad de detrito presente en un zacatón a mediano (a un año y medio después de la incorporación del detrito) y corto plazo (la cantidad de detrito presente al momento de la colecta), ya que estos organismos presentan hábitos saprófagos (Ponge, 1991) y una mayor cantidad de detrito significa una mayor cantidad de alimento que les permite incrementar su tamaño poblacional. Tal como lo registraron Chen y Wise (1999) quienes incrementaron la cantidad y la calidad del detrito en un bosque deciduo y, después de seis semanas, vieron un incremento en la

densidad de los colémbolos y en organismos depredadores como los ácaros, los coleópteros, los quilópodos, los pseudoescorpiones y las arañas, comprobando el efecto de las fuerzas ascendentes en este sistema. Además, los tratamientos de incorporación de detrito a los zacatones se llevaron a cabo durante la época de lluvias de 2007 y se ha registrado que los colémbolos presentan una alta afinidad por el detrito húmedo (Lensing *et al.*, 2005), es por esto que los colémbolos fueron los únicos que incrementaron su abundancia con la adición de detrito a los zacatones.

## **5.2. Fuerzas ascendentes en el microecosistema de *M. robusta***

Se registró un efecto de la cantidad de detrito al momento de la colecta sobre la riqueza y la abundancia de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta*. Esto señala que el detrito es un recurso importante para este sistema porque representa una fuente de alimento para los saprófagos, debido a que una mayor cantidad de alimento fomenta el establecimiento de una mayor variedad de especies y el incremento del tamaño de las diferentes poblaciones de artrópodos (Hanski, 1982, Ponsard *et al.*, 2000; Mittelbach *et al.*, 2001); lo cual se reflejó en este estudio en comunidades más diversas y abundantes (Tabla 2).

Además, se sabe que una mayor acumulación de detrito, puede modificar las condiciones microambientales del suelo, creando gradientes de temperatura, humedad y aireación (Sayer, 2006), que fomentan su vez una mayor cantidad y variedad de tipos de hábitats que permiten el establecimiento de una gran variedad de artrópodos con requerimientos contrastantes (Bultman y Uetz, 1982; Judas, 1990; Hövemeyer, 1992; Gruner, 2004; Sayer *et al.*, 2006). Asimismo, estos hábitats pueden representar un refugio importante contra condiciones adversas como temperaturas extremas, la precipitación y la depredación. Probablemente este fue el caso de los fitófagos de este

estudio cuyos altos valores de abundancia en una mayor cantidad de detrito pudieron deberse a que hacen uso de este substrato como un refugio contra sus depredadores. Además los depredadores se encuentran con mayor frecuencia en plantas de *M. robusta* con una alta cantidad de detrito, probablemente porque bajo estas condiciones tienen una mayor probabilidad de encontrar a sus presas. Por ejemplo, se ha observado que una alta cantidad de detrito fomenta sitios más adecuados para el montaje de las redes de las arañas (Bultman y Uetz, 1982), uno de los depredadores más abundantes en este sistema.

Igualmente, se comprobó el efecto de las fuerzas ascendentes en *M. robusta* al registrar que la biomasa del tejido fresco de la planta tuvo una influencia directa sobre la biomasa de los fitófagos y la abundancia de los depredadores, debido a que los fitófagos inicialmente utilizan el tejido fresco de la planta como un recurso alimenticio e incrementan su biomasa, fomentando así una mayor cantidad de depredadores por el aumento en la disponibilidad de presas (Harwood *et al.*, 2001). En contraste con el tejido senescente y las estructuras reproductivas que no mostraron una influencia sobre la comunidad de artrópodos (Tabla 5), posiblemente porque estos tejidos son consumidos por organismos que sólo se alimentan de la planta y el resto de sus actividades las realizan en otros sitios, por lo que tendrían una baja relación trófica con los depredadores de este sistema.

Por otro lado, los carroñeros fueron más abundantes en plantas con una mayor cantidad de tejido fresco, probablemente porque son organismos que se alimentan de cadáveres de otros artrópodos y una mayor cantidad de tejido fresco podría estar relacionado con una mayor cantidad de organismos que llevan a cabo muchas de sus interacciones bióticas en este sistema (alimentación, refugio, reproducción), lo cual eleva las posibilidades de que se presenten más cadáveres en este tipo



de sistemas. Los resultados de este estudio no soportan de manera confiable estas dos últimas afirmaciones, por lo que se requerirían más estudios con un nuevo diseño para comprobarlas.

Estos resultados corroboran que la dinámica trófica en este sistema depende de dos fuentes de energía: la biófaga y la saprófaga, tal como lo sugiere Y. Jiménez (datos no publicados) y como lo registró Blanco-Becerril (2009) para esta planta. Las relaciones directas e indirectas entre *M. robusta*, el detrito y los artrópodos asociados mencionadas anteriormente apoyan a la teoría de las fuerzas ascendentes que afirma que la estructura de la comunidad está en función de los recursos basales disponibles para los niveles tróficos superiores (Chen y Wise, 1999; Oksanen y Oksanen, 2000).

## VI. Conclusiones

Del presente trabajo se concluyó que:

- La cantidad de detrito tiene una mayor influencia a corto plazo (el detrito presente al momento de la colecta del zacatón) que a mediano plazo (el detrito incorporado un año y medio antes) sobre la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta*.
- Se comprobó el efecto de las fuerzas ascendentes en *M. robusta* con las relaciones directas e indirectas entre los recursos basales (tejido fresco), los consumidores primarios (fitófagos, carroñeros y detritívoros) y los consumidores secundarios (depredadores).
- La abundancia de los colémbolos presentó una alta afinidad hacia el detrito incorporado un año y medio antes y al detrito presente en el momento de la colecta de *M. robusta*.
- La cantidad de detrito presente en *M. robusta* tuvo una alta variación después de un año y medio de incorporarla.
- Se corroboró que *M. robusta* presenta una entrada de energía biófaga (tejido fresco de la planta) y saprófaga (cantidad de detrito).

### Literatura citada

- Adl, S. 2003. *The of soil decomposition*. CABI Publishing. Cambridge, USA 335 pp.
- Abrams, P. 1996. *Dynamics and interactions in food webs with adaptive foragers*. 113-121 pp. En G. A. Polis y K. O. Winemiller (Eds). *Food webs: integration of patterns and dynamics*. Chapman and Hall, Nueva York, Nueva York, EE.UU.
- Álvarez, J., J. Carabias, J. Meave, P. Moreno-Casasola, D. Nava, F. Rodríguez, C. Tovar y A. Valiente. 1982. *Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Ángel*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D. F. México. 49 pp.
- Begon, M., J. Harper y C. Townsend. 1996. *Ecology. Individuals, populations and communities*. 3<sup>ra</sup> edición. Blackwell Science, Cambridge, USA. 1068 pp.
- 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.
- Bloomfield, J., K. Vogt y D. Vogt. 1993. Decay-rate and substrate quality of fine roots and foliage of 2 tropical tree species in the Luquillo experimental forest. Puerto Rico. *Plant Soil*, 150: 233-245.
- Bultman T. y G. Uetz. 1982. Abundance and community structure of forest floor spiders following litter manipulation. *Oecologia* (Berl), 55: 34-41.
- Camacho, J., F. Hernández y S. Pacheco. 1993. *Boletín meteorológico. Precipitación pluvial 1963-1992*. Facultad de Filosofía y Letras, Universidad Nacional Autónoma de México, D. F., México.
- Cano-Santana, Z. 1994. *Flujo de energía a través de Sphenarium puspurascens (Orthoptera: Acrididae) productividad primaria neta en una comunidad xerófila*. Tesis de Doctorado. Centro de Ecología y

Unidad Académica de los Ciclos Profesionales y Posgrado del Colegio de Ciencias y Humanidades, Universidad Nacional Autónoma de México, D. F. México. 198 pp.

Castillo-Argüero, S., G. Montes-Cartas, M. Romero-Romero, Y. Martínez-Orea, P. Guadarrama-Chávez, I. Sánchez-Gallén y O. Núñez-Castillo. 2004. Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (D. F., México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 74: 51-75.

César-García, F. 2002. *Análisis de algunos factores que afectan la fenología reproductiva de la comunidad vegetal de la Reserva del Pedregal de San Ángel, D. F. (México)*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 105 pp.

Chen, B., R. Snider y R. Snider. 1996. Food consumption by colembolla from northern Michigan deciduous forest. *Pedobiologia*, 40: 149-161.

Chen, B. y D. Wise. 1997. Responses of forest-floor fungivores to experimental food enhancement. *Pedobiologia*, 41: 240-250.

Chen, B. y D. Wise. 1999. Bottom-up limitation of predaceous arthropods in a detritus-based terrestrial food web. *Ecology*, 80: 761-772.

David, J., J. Ponge, P. Arpin y G. Vannier. 1991. Reactions of the macrofauna of a forest mull to experimental perturbations of litter supply. *Oikos*, 61: 316-326.

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.

García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. 4<sup>ta</sup> edición, México, D. F. 217 pp.

- Gruner, D. 2004. Attenuation of top-down and bottom-up forces in a complex terrestrial community. *Ecology*, 85: 3010-3022.
- Hanski, I. 1982. On patterns of temporal and spatial variation in animal populations. *Annales Zoologici Fennici*, 19: 21-37.
- Harwood, J., K. Sunderland y W. Symondson. 2001. Living where the food is: web location by linyphiid spiders in relation to prey availability in winter wheat. *Journal of Applied Ecology*, 38: 88-99.
- Heal, O. y J. Dighton. 1985. *Nutrient cycling and decomposition in natural terrestrial ecosystems*. 14-73 pp. En M. J. Mitchell y J. P. Nakas (Eds.). Microflora and faunal interactions in natural and agro-ecosystems. Martinus Nijhoff, Dordrecht, The Netherlands.
- Hövmeyer, K. 1992. Response of Diptera population to experimentally modified leaf input a beech forest on limestone. *Pedobiologia*, 36: 35-49.
- Judas, M. 1990. The development of earthworm populations following manipulation of the canopy leaf litter in a beechwood on limestone. *Pedobiologia*, 34: 247-255.
- Kaczmarek, M., A. Kajak y L. Wasilewska. 1995. Interactions between diversity of grassland vegetation, soil fauna and decomposition processes. *Acta Zoologica Fennica*, 196: 236-238.
- Lensing, J., S. Tood y D. Wise. 2005. The impact of altered precipitation on spatial stratification and activity-densities of springtails (Collembola) and spiders (Araneae). *Ecological Entomology*, 30: 194-200.
- Levings, S. y Windsor. D. 1982. *Seasonal and annual variation in litter arthropod populations*. 355-387 pp. En E. Leigh, A. Rand y D. Windsor (Eds.). The ecology of tropical forest: Seasonal rhythms and longer term changes. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

- Levings, S. y Windsor, D. 1984. Litter moisture content as a determinant of litter arthropod distribution and abundance during the dry season on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica*, 16: 125-131.
- López-Gómez, V., Y. Jiménez-Cedillo, M. Blanco-Becerril y Z. Cano-Santana. 2009. *Ecología de la comunidad de artrópodos asociada a Muhlenbergia robusta (Poaceae)*. 441-451 pp. En: Lot, A. y Z. Cano-Santana (Eds.). Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel. Universidad Nacional Autónoma de México, D. F., México.
- Magurran, A. 1998. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton. 192 pp.
- Margalef, R. 1974. *Ecología*. Ediciones Omega, S. A. Barcelona, España. 951 pp.
- Meave, J., J. Carabias, V. Arriaga y A. Valiente-Banuet. 1994. *Observaciones fenológicas en el Pedregal de San Ángel*. Pp. 91-105. En: Rojo, A. (Comp.). Reserva ecológica El pedregal se San Ángel: ecología, historia natural y manejo. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- McNaughton, S. y Wolf, L. L. 1984. *Ecología general*. Ediciones Omega, S. A. Barcelona, España. 713 pp.
- Mittelbach, G., C. Steiner, S. Scheiner, K. Gross, H. Reynolds, R. Waide, M. Willig, S. Dodson y L. Gough. 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, 82: 2381-2396.
- Moore, J. y H. Hunt. 1988. Resource compartmentation and the stability of real ecosystems. *Nature*, 333: 261-263.
- Odum, E. y G. Barrett. 2000. *Fundamentos de ecología*. Thomson. Barcelona, España. 598 pp.

- Oksanen, L. y T. Oksanen. 2000. The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. *The American Naturalist*, 155: 703-723.
- Ostertag, R., F. Scatena y W. Siver. 2003. Forest floor decomposition following hurricane litter inputs in several Puerto Rican forest. *Ecosystems*, 6:261-272.
- Persson, L., J. Bengtsson, B. Menge y M. Power. 1996. *Productivity and consumer regulation-concepts, patterns, and mechanisms*. 396-434 pp. En G. Polis y K. O. Winemiller (Eds.). Food webs: integration of patterns and dynamics. Chapman and Hall, New York, New York, USA.
- Ponge, J. 1991. Food resources and diets of soil animals in a small areas of Scots Pine litter. *Geoderma*, 49: 33-62.
- Ponsard, S., R. Arditi y C. Jost. 2000. Assessing top-down and bottom-up control in a litter-based soil macroinvertebrate food chain. *Oikos*, 89: 524-540.
- Poser, T. 1990. *The Influence of litter manipulation on the centipedes of a beech wood*. En: Minelli, A. (Ed.). Proceedings of the Seventh International Congress on Myriapods. Brill, Leiden, 235-245 pp.
- Power, M. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy. *Ecology*, 73: 733-745.
- Rojas-Fernández, P. 1986. *Artrópodos de las acumulaciones de detritos de Atta mexicana (F. Smith) en una zona árida del centro de México*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D. F., México. 104 pp.
- Ruiz, R. y M. Valenzuela. 2003. *Áreas de riesgo para la expansión urbana asociada a flujos de detritos en el piedmont de Santiago*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ingeniería, Universidad de Santiago de Chile. 199 pp.

- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, Instituto Politécnico Nacional, 8: 59-129.
- Rzedowski, G. y J. Rzedowski. 2001. *Flora Fanerogámica del Valle de México. Vol. III. Monocotyledoneae*. Instituto de Ecología, Centro Regional del Bajío, Pátzcuaro, Michoacán, México. 494 pp.
- Sayer, E, E. Tanner y A. Lacey. 2006. Effects of litter manipulation on early-stage decomposition and meso-arthropod abundance in a tropical moist forest. *Forest Ecology and Management*, 229: 285-293.
- Sayer, E. 2006. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*, 81: 1-31.
- Schaefer, M. 1991. *Fauna of the European Temperate Deciduous Forest*. 503-525 pp. En E. Röhrig y B. Ulrich (Eds.). *Temperate deciduous forests*. Elsevier, Amsterdam, Netherlands.
- Scheu, S. y M. Schaefer. 1998. Bottom-up control of the soil macrofauna community in a beechwood on limestone: manipulation of food resources. *Ecology*, 79: 1573-1585.
- Schwalter, T., D. Lightfoot y W. Whitford. 1999. Diversity of arthropod responses to host-plant water stress in a desert ecosystem in southern New Mexico. *American Midland Naturalist*, 142: 281-290.
- Seagle S. y B. Sturtevant. 2005. Forest productivity predicts invertebrate biomass and ovenbird (*Seiurus aurocapillus*) reproduction in Appalachian landscapes. *Ecology*, 86: 1531–1539.
- Siebe, C. 2000. Age and archaeological implications of Xitle volcano, Southwestern basin of Mexico-City. *Journal of volcanology and Geothermal Research*, 104: 45-64.
- StatSoft, Inc. (2007). STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).



- Uetz G. 1975. Temporal and spatial variation in species diversity of wandering spiders (Araneae) in deciduous forest litter. *Environmental Entomology*, 4: 719-724.
- Uetz, G. 1979. The influence of variation in litter habitats on spider communities. *Oecologia*, 40: 29-42.
- Valiente-Banuet, A. y E. De Luna. 1990. *Una lista florística para la reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel*. Acta Botánica Mexicana, 9: 13-30.
- Wardle, D., M. Nilsson, O. Zackrisson y C. Gallet. 2003. Determinants of litter mixing effects in a Swedish boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 35: 827-835.
- Wieder, R. y J. Wright. 1995. Tropical forest litter dynamics and dry season irrigation on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, 76: 1971-1979.
- Willis, E. 1976. Seasonal changes in the invertebrate litter fauna on Barro Colorado Island. *Revista Brasileiro du Biologie*, 36: 643-657.
- Whitford, W. y L. Parker. 1989. Contributions of soil fauna to decomposition and mineralization processes in semiarid and arid ecosystems. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 3: 199-215.
- Whitford, W. 1996. The importance of the biodiversity of soil biota in arid ecosystems. *Biodiversity and Conservation*, 5: 185-195.
- Zar. J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4<sup>ta</sup> edición. Prentice-Hall. New Jersey, USA. 718 pp.