

La Reserva del pedregal como ecosistema: Estructura trófica

ZENON CANO-SANTANA

Centro de Ecología, U.N.A.M.

Introducción.

El funcionamiento de los ecosistemas está determinado por los movimientos de materia y energía que ocurren en su interior.

Los ciclos de materia que se presentan dentro de un ecosistema dependen únicamente de la energía solar, la cual al ser captada por las plantas es transmitida posteriormente a los siguientes niveles tróficos.

La energía solar es captada mediante el proceso de la fotosíntesis, y es utilizada en el mantenimiento, crecimiento y reproducción de las plantas. La parte de la energía que es utilizada para la elaboración de tejidos y sustancias de reserva de una planta individual o de una comunidad de plantas constituye la Productividad Primaria Neta (PPN), y se define como la energía total captada por las plantas (Productividad Primaria Bruta) menos la energía gastada por éstas mediante respiración. Así, la PPN resulta ser la energía almacenada en las plantas disponible a los demás niveles tróficos, de la cual depende la vida de todos los demás organismos de la biosfera, incluido el hombre. Se ha sugerido que de la magnitud de la PPN depende la diversidad de la comunidad (Brown y Davison, 1977; Davison, 1977; Brown y Gibson, 1983). Del mismo modo, considerando una pirámide alimenticia, se espera que a mayor PPN, mayor será el número de niveles tróficos que sostenga un ecosistema (Begon et al., 1986).

Los estudios realizados en la reserva Ecológica del Pedregal de San Angel de Ciudad Universitaria (D.F.) no han considerado el enfoque holístico, tomando al Pedregal como un ecosistema (Soberón et al., 1991). Por otro lado, a pesar de que los matorrales xerófilos cubren cerca del 40% de

la superficie de la República Mexicana, su importancia relativa como ecosistemas almacenadores de C, fijadores de energía y productores de O₂ no ha sido evaluada. Del mismo modo, se desconoce la estructura trófica y patrones de flujo de energía a través de la trama alimenticia en este tipo de comunidades. Es más, de la gran diversidad de ecosistemas con que cuenta el país, sólo algunos de éstos han empezado a ser estudiados desde el punto de vista de la Ecología de Ecosistemas. Al parecer, sólo las estaciones de Biología en Chamela, Jalisco y de Los Tuxtlas, Veracruz han sido estudiadas con este enfoque (Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1990; Martínez-Yrizar et al., 1991; Alvarez, 1991). En este trabajo se resume lo que actualmente se sabe acerca de los patrones de productividad primaria neta aérea (PPNA) y se proponen hipótesis sobre los patrones de flujo de energía a través de la red trófica de la reserva del Pedregal de San Angel, mencionando a las especies que pueden tener un papel preponderante en el funcionamiento de este ecosistema.

Topografía, Sucesión y Variación Espacial.

La reserva del Pedregal de San Angel es espacialmente heterogénea. El origen de esta variabilidad proviene de la topografía del sustrato. Las lavas del Xitle, al enfriarse, se solidificaron dejando burbujas de gases de varios tamaños en su interior. La roca basáltica resultante es sometida a variaciones continuas de temperatura, lo cual provoca la fracturación de las rocas formando grietas de diferentes profundidades. En muchas burbujas de aire cercanas a la superficie, el derrumbe de sus techos provoca la formación

de hoyos de diferentes profundidades y la formación de promontorios rocosos. En otros sitios, por el contrario, la lava formó hondonadas poco profundas y zonas planas de roca dura. Al parecer, esta topografía tan heterogénea provocó que las tasas de acumulación de suelo por agentes eólicos y pluviales, y más tarde orgánicos (ver Rzedowski, 1954) no fueran iguales en todos los sitios. La tasa de formación de suelos es más rápida en las grietas y hoyos (Rzedowski, 1954), que es donde se acumulan las partículas de polvo y arena. El suelo, como se sabe, es un factor que determina la velocidad de sucesión de la vegetación (Drury y Nisbet, 1973), por lo cual esto ha favorecido que los sitios más accidentados topográficamente sean los que presenten un estrato arbóreo más denso. Datos obtenidos por mí (Cano-Santana, 1993) han mostrado que esta distribución diferencial de árboles puede determinar varias características de la vegetación (Tabla 1), entre las que destacan: (a) una diferente estructura de alturas en el estrato arbustivo y en el estrato arbóreo, (b) una mayor dominancia (y menor diversidad) de especies vegetales perennes en los sitios planos y abiertos. Además, un estudio de la PPNA de las plantas herbáceas sugiere que ésta es menor en los sitios abruptos y cerrados (en promedio $186 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ó $3.4 \text{ MJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) que en los planos y abiertos (en promedio $379 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ o $6.8 \text{ MJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) (Cano-Santana, 1993). Sin embargo, esta menor PPNA en el estrato herbáceo en los sitios cerrados y abruptos es compensada con una mayor PPNA en el estrato arbóreo (sitios cerrados: $58 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ó $1.1 \text{ MJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; sitios abiertos: $17 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ó $3.6 \text{ MJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) (Cano-Santana, 1993). Este efecto de la cobertura de árboles sobre la estructura de los estratos más bajos es bien conocida en los bosques australianos (Walker et al., 1986; Scanlan y Burrows, 1990; Scanlan, 1991). Ríos-Casanova (1993) encontró que los cambios estacionales en la diversidad de artrópodos epífitos son diferentes en sitios abiertos y cerrados; también encontró que la densidad de ácaros, arácnidos e insectos varía espacialmente, al menos en algunos meses del año. Al parecer, la topografía del Pedregal es la causa primordial del funcionamiento diferencial que ocurre entre diferentes tipos de sitios.

Especies vegetales y PPNA.

Un parámetro importante en el funcionamiento de cualquier ecosistema es la PPN. En la reserva del Pedregal de San Angel, la fracción aérea de la PPN (i.e. la PPNA) se ha calculado en $636 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ($=6.4 \text{ ton ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) u $11.9 \text{ MJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Cano-Santana, 1993). De manera muy burda, suponiendo que las mismas tendencias en productividad se mantengan en la parte aérea y subterránea de las plantas (Whittaker, 1962; Whittaker y Marks, 1975), y que la vegetación de la reserva posea una razón raíz/tallo de 0.69, similar a las determinadas en matorrales de las montañas de Santa Catalina, Arizona, E.U.A. (Whittaker y Niering, 1975), la PPN total del Pedregal de San Angel sería de $1074 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ó $20.1 \text{ MJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Las especies que más importancia tienen por su aporte a la PPNA en términos de biomasa son el pasto perenne *Muhlenbergia robusta* Hitchc. (Gramineae) con el 16.0%, el arbusto *Verbesina virgata* Cav. (Compositae) con el 15.1%, el árbol *Buddleia cordata* H.B.K. (Loganiaceae) con el 10.9%, la herbácea efímera *Dahlia coccinea* Cav. (Compositae) con el 9.6%, el arbusto de hojas suculentas *Echeveria gibbiflora* DC. (Crassulaceae) con el 5.8%, y el agave efímero *Manfreda brachystachya* (Cav.) Rose (Amaryllidaceae) con el 5.4% (Tabla 2) (Cano-Santana, 1993). Llama la atención que *Senecio praecox* DC. (Compositae), que le da nombre a la asociación vegetal que cubre la reserva (*Senecionetum praecocis*; Rzedowski, 1954) no sea la especie más importante, ya que aportó sólo el 4.9% de la PPNA.

Flujo de energía y estructura trófica

En México sólo se han realizado dos estudios acerca de flujo de energía a través de un nivel trófico o una población de consumidores: uno en sistemas de acuáticos con crustáceos (Cárdenas, 1992) y el otro precisamente en el Pedregal con el chapulín *Sphenarium purpurascens* Charpentier (Orthoptera: Acricidae) (Cano-Santana, 1993). A pesar de esto, los datos que la literatura ofrece sobre abundancias de especies e interacciones biológicas en el Pedregal de San Angel pueden darnos una idea acerca de cómo fluye la energía a través

Tabla 1. Comparación de la estructura de la vegetación de plantas perennes pertenecientes a tres estratos en dos tipos de sitios (abiertos y cerrados) de la reserva del Pedregal de San Angel, mediante el análisis de datos de un muestreo realizado en abril de 1990. $N= 10$, salvo donde se indique lo contrario, n.s.= no hay diferencias significativas a $P<0.05$. Tomada de Cano-Santana (1993).

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

(1) Prueba de t

(2) Incluye árboles < 150 cm

(3) Excluye árboles < 150 cm

de la comunidad biótica y qué especies tienen un papel preponderante en los patrones de flujo (Vázquez, 1936; Lechuga, 1971; Carbajal, 1975; Eguiarte, 1983; Cordero, 1976; Cano-Santana, 1987; Barrera, 1991; Chávez-Tovar, 1993; Ríos-Casanova, 1993). A partir de estos datos y de mi experiencia en la reserva, se pueden observar algunas cadenas tróficas importantes presentes en el Pedregal de San Angel según se expone a continuación, dándole énfasis a las cadenas tróficas cuya base son las especies de plantas con un mayor aporte a la PPNA, y a los consumidores más importantes de la reserva.

(1) *Muhlenbergia robusta*, aunque presenta hojas duras y no se observa daño por insectos, sus hojas pueden ser alimento del ácaro *Mochloribatula* sp. (Ríos-Casanova, 1993) y del conejo *Sylvilagus floridanus* Merriam (Lagomorpha: Leporidae) (Z. Cano-Santana, obs. pers.), un mamífero común en la reserva (Chávez-Tovar, 1993). El polen de sus inflorescencias parece ser alimento de los adultos del chapulín *S. purpurascens* (C. Mendoza y E. Tovar, com. pers.).

(2) *Buddleia cordata* es un alimento muy importante de los insectos. Esta especie, por

presentar hojas perennes, es utilizada como alimento también durante la temporada de secas. Entre sus herbívoros más importantes están *Nodonota curtula* Jacoby (Coleoptera: Chrysomelidae), *Oedyonychus conspurcatus* Jacoby (Coleoptera: Chrysomelidae), el gusano medidor *Acronyctodes mexicanaria* (Walker) (Lepidoptera: Geometridae), las orugas gregarias de *Morpheis ehrenbergii* Hbn. (Lepidoptera: Nymphalidae), orugas del azotador *Halisidota caryae* Harr. (Lepidoptera: Arctiidae) y el chapulín *S. purpurascens* (Z. Cano-Santana, obs. pers.). Asimismo, es alimento de otras especies de insectos, tales como lepidópteros, homópteros, tetigónidos y coleópteros (Vázquez, 1936; Zaragoza, 1963; Z. Cano-Santana, obs. pers.)

(3) *Verbesina virgata* es el arbusto más importante en la reserva por su PPNA; sin embargo, no se han estudiado los herbívoros que la atacan. Observaciones casuales sugieren que este arbusto es alimento de varias especies de insectos, entre las que destacan el chapulín *S. purpurascens*, *H. caryae* y una especie no identificada de oruga de Lepidoptera. Resulta sorprendente que a pesar de la importancia de este arbusto, no haya un estudio acerca de sus insectos asociados.

(4) *Dahlia coccinea* es alimento principalmente del chapulín *S. purpurascens*, de al menos dos especies de hemípteros, entre las que destaca *Piezogaster indecorus* (Walker) (Coreidae) (Z. Cano-Santana, obs. pers.; H. Riemann, com. pers.) y del áfido *Aphis gossypii* (Glover) (Barrera, 1991). Asimismo, 25 especies de insectos visitan sus inflorescencias (Soberón et al., 1991).

(5) *Echeveria gibbiflora*, por su parte, es alimento de dos herbívoros principalmente, *Xamia xami* (Reakirt) (= *Sandia* = *Callopris*; Lepidoptera: Lycaenidae) (Cordero, 1976) y *A. gossypii* (Homoptera: Aphididae) (Barrera, 1991). En este sistema el parasitoide generalista *Trichogramma pretiosum* (Riley) (Hymenoptera: Trichogrammatidae) aparece como consumidor secundario, al actuar como parasitoide de los huevos de *X. xami* (Benrey, 1986).

(6) *Manfreda brachystachya* es una planta cuyo follaje no es un alimento preferido por

los animales, excepto por los adultos de *S. purpurascens* (C. Mendoza y E. Tovar, com. pers.) y por el conejo *S. floridanus* (Eguiarte, 1983). Sus inflorescencias son alimento de ratones (H. Riemann, com. pers.), murciélagos y áfidos, y su néctar es alimento de abejas, hormigas, aves, murciélagos y lepidópteros (Eguiarte, 1983).

Estudios sobre otras plantas secundarias, como *S. praecox* (Lechuga, 1971) y *Wigandia urens* (Ruiz & Pavón) H.B.K. (Hydrophyllaceae) (Carbajal, 1975; Cano-Santana, 1987) han sido más completos. *S. praecox* sostiene más de once especies de insectos herbívoros, entre los que destacan *Cero-plastes albolineatus* Cockerell (Homoptera: Coccidae), *Urellia* sp. (Diptera: Tephritidae), *Coelidia* sp. (Homoptera: Cicadellidae) y *Entylia sinuata* (Fabr.) (Homoptera: Membracidae), aunque también es atacada por áfidos, hemípteros, lepidópteros y coleópteros. Sus flores son visitadas por mutilidos (Hymenoptera). Se presentan depredadores importantes asociados a *S. praecox*, destacando *Chrysopa* sp. (Neuroptera: Chrysopidae) y la catarinita *Hippodamia convergens* Guérin (Coleoptera: Coccinellidae), dos especies afidófagas, y arañas de las familias Salticidae y Oxyopidae. Asimismo se conocen parasitoides Braconidae (Hymenoptera) de *Urellia* sp. En este sistema se conocen cuatro niveles tróficos, ya que las arañas atacan a la catarinita *H. convergens*.

Wigandia urens presenta al menos 14 especies de herbívoros, entre los que se cuentan los ortópteros *Ichthyotettix mexicanus* Saussure (Acrididae), *Oecanthus* spp. (Grillidae) y el chapulín *S. purpurascens* (su herbívoro más importante), el hemíptero *Collaria* sp. (Miridae), los homópteros *Aconophora pallescens* Stal. (Membracidae), *Graphocephala* sp. (Cicadellidae), *Myzus persicae* (Sulzer) (Aphididae) y *A. gossypii*, los lepidópteros *Sphinx lugens* Walk. (Sphingidae), *Baratra configurata* Walker (Noctuidae), *Autographa biloba* (Steph.) (Noctuidae), *Lophoceramia pyrtha* (Druce) (Noctuidae), y *Sabulodes matrona* Bruce (Geometridae), así como el díptero minador *Liriomyza* sp. (Agromyzidae), (Carbajal, 1975; Cano-Santana, 1987; Cano-Santana y Oyama,

1992). Entre los depredadores de herbívoros de *W. urens* destaca *Baccha* sp. (Diptera: Syrphidae) que se alimenta de áfidos, *Metapterus* sp. (Hemiptera: Psyllidae), que se alimenta de *Collaria* sp., y hormigas (Hymenoptera: Formicidae) que se alimentan de ninfas de los primeros estadios de *A. pallescens* (Carbajal, 1975), así como dípteros e himenópteros parasitoides de las larvas de Lepidoptera (Cano-Santana, 1987). Existe un consumidor terciario en este sistema que es un himenóptero Diapriinae que ataca a las pupas de *Baccha* sp. (Carbajal, 1975). El chapulín *S. purpurascens* parece ser el herbívoro más importante de la reserva por las densidades que presenta (23 individuos por m² en julio), el amplio ámbito de especies de plantas de las que se alimenta, y los niveles de daño que les provoca (Cano-Santana, 1987; Cano-Santana, 1993; Cano-Santana y Oyama, en prensa; Careaga y Oyama, datos no publ.). Se ha calculado que esta especie consume del 0.5 al 1.0% de la PPNA del Pedregal (Cano-Santana, 1993). Asimismo, parece ser un recurso alimenticio para los animales del siguiente nivel trófico entre los que se encuentran la araña *Neoscona oaxacensis* (Keyserling) (Araneidae) (Z. Cano-Santana, obs. pers.), y trece especies de mamíferos, entre los que destacan el ratón *Peromyscus gratus* Merriam (Rodentia: Muridae), el cacomixtle *Bassaris astutus* Lichtenstein (Carnivora: Procyonidae) y el zorrillo listado *Mephitis macroura* Lichtenstein (Carnivora: Mustelidae) (C. Chávez-Tovar, com. pers.), las cuales son muy comunes en la reserva del Pedregal (Chávez-Tovar, 1993), y al menos 24 especies de aves (C. Arizmendi, com. pers.). Los datos expuestos señalan que *S. purpurascens* tiene un papel central en los patrones de flujo de energía dentro del Pedregal.

Otro herbívoro que puede tener una importancia considerable, quizás comparable a la que tiene *S. purpurascens*, es el conejo *S. floridanus*, que al menos se le ha considerado un herbívoro importante de *M. robusta* y *M. brachystachya*, dos especies de plantas funcionalmente importantes en el Pedregal. Desgraciadamente no existen estudios acerca de sus hábitos, conducta alimenticia y demografía en el Pedregal.

Otros animales que pueden tener cierta importancia en los patrones de flujo de energía en la reserva, de acuerdo a su abundancia, son el áfido *A. gossypii* que se alimenta en el Pedregal de San Angel al menos de 15 especies de plantas (Cano-Santana, 1987; Barrera, 1991; Ríos-Casanova, 1993), el ratón *P. gratus*, el cacomixtle *B. astutus* y el tlacuache *Didelphis virginiana* Bennett (Marsupialia: Didelphidae) (ver Chávez-Tovar, 1993), entre los reptiles se puede contar a la lagartija *Sceloporus torquatus* Wiegmann (Squamata: Iguanidae), muy abundante en el Pedregal (Z. Cano-Santana, obs. pers.), y a la víbora de cascabel *Crotalus molossus* Gloyd. (Squamata: Crotalidae), abundante en la parte W de la reserva (Z. Cano-Santana, obs. pers.). Por último se debe tomar en cuenta a los artrópodos *Mochloribatula* sp. (Chytristigmata: Mochlozetidae), *Gastrothrips terrestris* (Priesner) (Thysanoptera), *Graphocephala nigrifasciata* (Walker) (Homoptera: Cicadellidae), *Hemotiscus* sp. (Coleoptera: Cryptophagidae) y *N. curtula* (Ríos-Casanova, 1993). Entre los artrópodos depredadores más importantes se pueden contar a *H. convergens*, *Chrysopa* sp., y a las arañas *N. oaxacensis*, *Misumenops decorus* (Banks) (Theridiidae) y *Habronattus* sp. (Salticidae) (Zaragoza, 1963; Lechuga, 1971; Ibarra, 1979; Z. Cano-Santana, obs. pers.).

En la Fig. 1 se resume los principales flujos de energía hipotéticos en el Pedregal. Se observa que el Pedregal sostiene cuatro niveles tróficos como máximo (sin contar a los descomponedores), y que muchas de sus especies importantes son omnívoras (el cacomixtle, el tlacuache, *P. gratus* y el zorrillo listado; ver Ceballos y Miranda, 1986).

Consideraciones finales

La comunidad del Pedregal de San Angel es compleja y diversa. Alberga a numerosas especies vegetales y animales. Dada su complejidad, es preciso reconocer a aquellas especies que pueden afectar de manera importante el funcionamiento de este ecosistema. Se reconoce que diez especies aportan más del 75% de la PPNA (y probablemente de la PPN) (Tabla 2) (Cano-

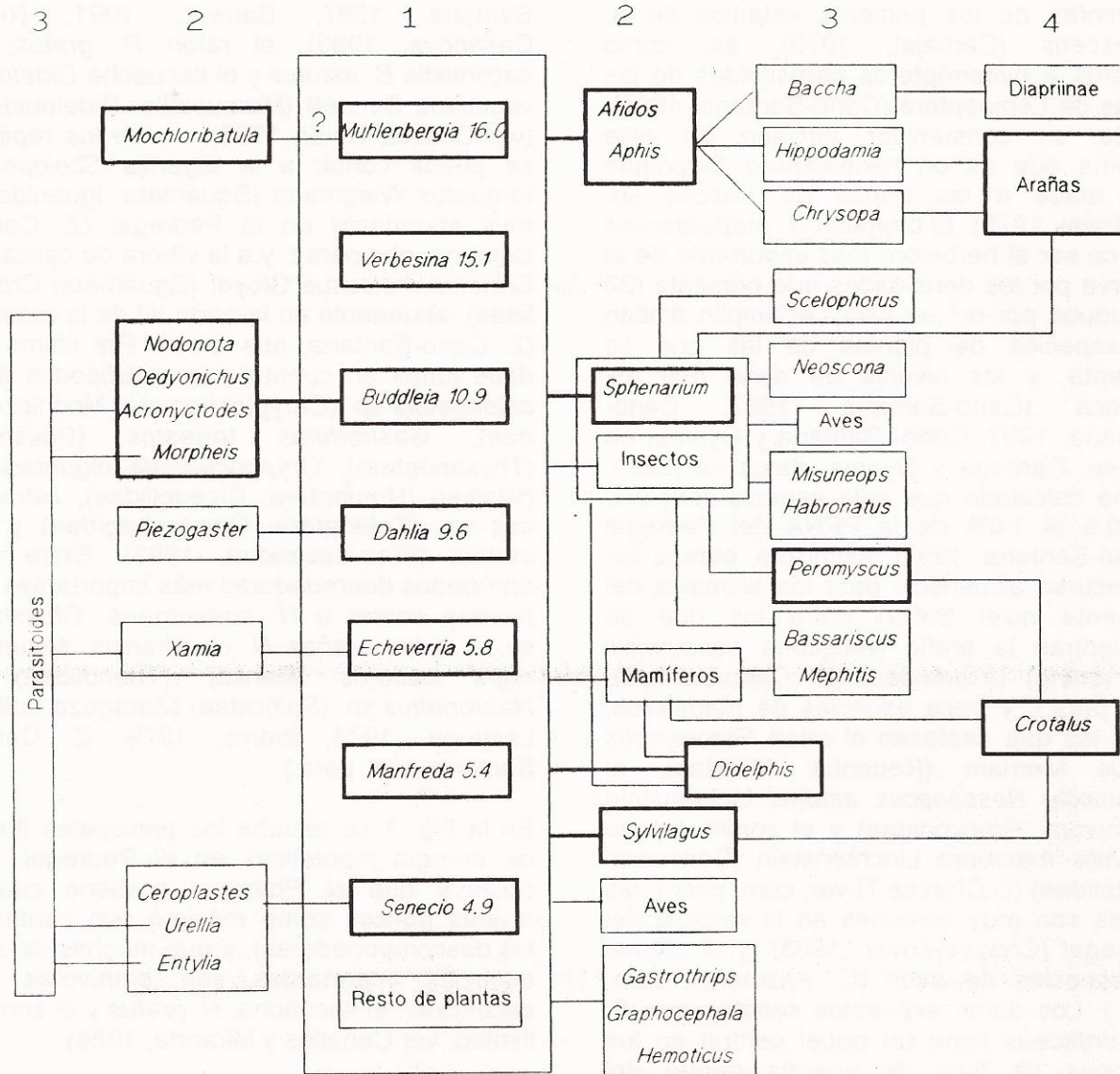


Fig. 1 Esquema de la estructura trófica de la comunidad del Pedregal de San Angel. Los números en la parte superior indican el nivel trófico. Los consumidores secundarios presentados a la izquierda son especialistas y los que se encuentran a la derecha son generalistas. Los números señalados junto al género de planta indican su aporte a la PPNA (%). Flechas y cuadros señalados con líneas gruesas indican los flujos y reservorios hipotéticamente más importantes de la reserva.

Santana, 1993). Se ha reconocido también los niveles de consumo del que se considera, hasta el momento, el herbívoro más importante: el chapulín *S. purpurascens* (Cano-Santana, 1993). Pero aún quedan muchos datos por recopilar. En este trabajo se sugiere que el conejo *S. floridanus*, el tlacuache *D. virginiana*, el zorrillo listado *M. macroura*, el ratón *P. gratus*, el áfido *A. gossypii* y los insectos asociados al tepozán, *B. cordata*, pueden tener un papel preponderante en los patrones de flujo de energía en el interior de la reserva. Aunque se tienen algunos datos acerca de la biología de *A. gossypii* y *P. gratus* (Barrera, 1991; Chávez-Tovar, 1993), la realización de estudios sobre la conducta alimenticia y el flujo de energía a través de las poblaciones de estos animales y de los señalados en la Fig. 1, pueden aportar datos importantes que nos ayuden a comprender el funcionamiento del Pedregal de San Angel como ecosistema. Asimismo, se requieren estudios, acerca de los animales que interactúan con *V. virgata* y

M. robusta. Finalmente, resulta importante conocer los ritmos temporales en que se presentan dichos flujos, ya que, al parecer, la reserva funciona de manera diferente en las dos estaciones marcadas que se presentan en ella (Chávez-Tovar, 1993; Ríos-Casanova, 1993). Del mismo modo, se presentan variaciones en la abundancia de las poblaciones de insectos. *S. purpurascens*, por ejemplo, en 1991 presentó una mayor mortalidad de ninfas de los primeros estadios, que en 1990 (Cano-Santana, 1993), y *V. virgata* presentó una infestación más o menos importante de *H. caryae* en 1990, que no se repitió al año siguiente (Z. Cano-Santana, obs.pers).

A pesar de la diversidad que presentan los matorrales xerófilos mexicanos, los datos obtenidos del Pedregal de San Angel son una primera aproximación de los patrones de funcionamiento que tienen de éstos como ecosistemas.

Tabla 2. Aportación de cada especie y componente de la vegetación a la PPNA del Pedregal. Tomado de Cano-Santana (1993)

Especie/Componente	PPNA	
	g m ⁻² año ⁻¹	%
<i>Muhlenbergia robusta</i>	101.9	16.0
<i>Verbesina virgata</i>	95.8	15.1
<i>Buddleia cordata</i>	69.1	10.9
<i>Dahlia coccinea</i>	60.8	9.6
<i>Echeveria gibbiflora</i>	36.6	5.8
<i>Manfreda Brachystachya</i>	34.5	5.4
<i>Senecio praecox</i>	30.7	4.8
<i>Cissus sicyoides</i>	25.4	4.0
<i>Buddleia parviflora</i>	19.3	3.0
<i>Eupatorium petiolare</i>	15.9	2.5
<i>Dodonaea viscosa</i>	14.0	2.2
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	13.8	2.2
<i>Stevia salicifolia</i>	8.0	1.3
<i>Opuntia tomentosa</i>	8.0	1.3
<i>Dioscorea galeottiana</i>	6.6	1.0
<i>Montanoa tomentosa</i>	4.2	0.7
<i>Baccharis ramulosa</i>	3.6	0.6
<i>Brickelia veronicaefolia</i>	3.1	0.5
Otras dicotiledóneas herbáceas	36.1	5.7
Helechos	14.2	2.2
Otros Pastos	12.5	2.0
Otras monocotiledóneas herbáceas	9.5	1.5
Total (1)	635.7	100

(1) Incluye todas las especies restantes, no contenidas en esta Tabla.

LITERATURA CITADA.

Alvarez, J. 1991. Productividad primaria neta de una selva tropical húmeda. Bol. Soc. Bot. México 51: 3-12.

Barrera, L.M. 1991. Variación espacial y temporal de *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae) y su relación con algunos factores bióticos y abióticos durante la época de floración de *Echeveria gibbiflora* (Oct. 88-Feb. 89), en la reserva del Pedregal de San Angel, D.F. Tesis Profesional. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Zaragoza, U.N.A.M., México.

Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1986. Ecology: Individuals, Populations and Communities. Blackwell Sci. Pub., Oxford.

Benrey, B. 1986. Patrones de parasitismo por *Trichogramma Pretiosum* (Hymenoptera): Efecto sobre la dinámica poblacional de la mariposa *Sandia xami*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, U.N.A.M.

Brown, J.H. y D.W. Davidson. 1977. Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. Science 196: 880-882.

Brown, J.H. y A.C. Gibson. 1983. Biogeography. C.V. Mosby, St. Louis.

- Cano-Santana, Z. 1987. Ecología de la relación entre *Wigandia urens* y sus herbívoros en el Pedregal de San Angel, D.F. (México). Tesis Profesional. Fac. de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Cano-Santana, Z. 1993. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófila. Tesis Doctoral. Centro de Ecología/Unidad Académica de los Ciclos Profesional y de Posgrado del C.C.H., U.N.A.M., México. (En preparación).
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama. 1992. Variation in leaf trichomes and nutrients of *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) and its implications for herbivory. *Oecologia* 92: 405-409.
- Cano-Santana, Z. y K. Oyama. En prensa. Ambito alimenticio de tres especies de insectos herbívoros de *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae). *Southwest. Entomol.*
- Carbajal, M.T. 1975. Estudio ecológico de los insectos que viven en *Wigandia caracasana* H.B.K. de una zona del Pedregal de San Angel, D.F. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Cárdenas, F.L. 1992. Flujo de energía en las especies de macrocrustáceos asociados a la vegetación sumergida en la Laguna de Tamiahua, Ver. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 1986. Los mamíferos de Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, U.N.A.M., México. 436 pp.
- Cordero, M.C.R. 1976. Defensa territorial en la mariposa *Sandia xami*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Davidson, D.W. 1977. Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58: 711-724.
- Drury, W.H. e I.C.T. Nisbet. 1973. Succession. *J. Arnold Arboretum* 54: 331-368
- Eguiarte, L. 1983. Biología floral de *Manfreda brachystachya* (Cav.) Rose en el Pedregal de San Angel México, D.F. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Ibarra, G. 1979. Las arañas Labidognatha de la parte norte del Pedregal de San Angel. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Lechuga, V.N.R. 1971. Estudio ecológico de los insectos de *Senecio praecox* D.C. en el Pedregal de San Angel. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Martínez-Yrizar, A. y J. Sarukhán. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in México over a five-year period. *J. Trop. Ecol.* 6: 433-444.
- Martínez-Yrizar, A., J. Sarukhán, A. Pérez-Jiménez, E. Rincón, J.M. Maass, A. Solis-Magallanes y L. Cervantes. 1991. Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, México. *J. Trop. Ecol.* 8: 87-96.
- Ríos-Casanova, L. 1993. Análisis espacial y temporal de la comunidad de artrópodos epífitos del Pedregal de San Angel, D.F. (México). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.

- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Angel (D.F., México). An. Esc. Cien. Biol. I. P. N. Méx. 8: 59-129.
- Rzedowski, J. 1983. Vegetación de México. Limusa, México. 432 pp.
- Scanlan, J.C. 1991. Woody overstorey and herbaceous understorey in *Acacia harpophylla* (brigalow) woodlands. Aust. J. Ecol. 16: 521-529.
- Scanlan, J.C. y W.H. Burrows. 1990. Woody overstorey impact on herbaceous understorey in *Eucalyptus* spp. communities in central Queensland. Aust. J. Ecol. 15: 191-197.
- Soberón, J., M.C. Rosas y G. Jiménez. 1991. Ecología hipotética de la reserva del Pedregal de San Angel. Ciencia y Desarrollo 99: 25-38.
- Vázquez, L. 1936. Insectos nocivos a los tepozanes del Centro de México. Tesis Profesional. Facultad de Filosofía y Estudios Superiores, U.N.A.M., México.
- Walker, J., J.A. Robertson, L.K. Penridge y P.J.H. Sharpe. 1986. Herbage response to tree thinning in a *Eucalyptus crebra* woodland. Aust. J. Ecol. 11: 135-140.
- Whittaker, R.H. 1962. Net production relations of shrubs in the Great Smoky Mountains. Ecology 43: 357-377.
- Whittaker, R. H. y P. L. Marks. 1975. Methods of assessing terrestrial productivity. Pags. 55-118. In: Lieth, H. y R. R. Whittaker (eds.). Primary Productivity of the Biosphere. Springer-Verlag, Berlin.
- Whittaker, R.H. y W.A. Niering. 1975. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. V. Biomass, production, and diversity along the elevation gradient. Ecology 56: 771-790.
- Zaragoza, S. 1963. Estudio de coleópteros del Pedregal de San Angel, D.F. (Familia Chrysomelidae). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.