

Ecología de la comunidad de artrópodos asociada a *Muhlenbergia robusta* (Poaceae)

Víctor López-Gómez, Linda Yesenia Jiménez-Cedillo, Miguel Ángel Blanco-Becerril y Zenón Cano-Santana

Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias,

Universidad Nacional Autónoma de México

abies226@yahoo.com.mx

Introducción

La relación planta-artrópodo es una de las interacciones fundamentales para el conocimiento de los ecosistemas terrestres (Schoonhoven *et al.*, 2005). Se conocen varios factores que pueden modificar la estructura de la comunidad de artrópodos asociados a plantas, entre los cuales están: la estacionalidad climática, la disponibilidad de recursos, la heterogeneidad espacial, el tamaño del hábitat y el aislamiento con fuentes de colonización, los cuales se revisarán en detalle a continuación.

La estacionalidad climática está relacionada con la fenología de las plantas, produciendo una variación en la disponibilidad de recursos para los fitófagos, ocasionando cambios en la estructura de la comunidad de los artrópodos epífitos (Strong *et al.*, 1984). Los cambios espaciales y temporales en la disponibilidad de recursos determina la distribución y abundancia de las especies y, además, está directamente relacionada con los niveles de abundancia y biomasa de la fauna que los utilizan (Schowalter, 2006). A pesar de que las plantas pueden ser un recurso constante para los herbívoros, su disponibilidad puede estar limitada por la gran variación que presentan tanto en tiempo como en espacio (Ohgushi, 1992). Los ambientes con una alta heterogeneidad espacial ofrecen una mayor variedad de microhábitats que promueve el establecimiento de una gran variedad de especies con distintos requerimientos (Begon *et al.*, 2006).

Por otro lado, la riqueza de especies de artrópodos se incrementa directamente conforme aumenta el tamaño del hábitat (relación especies-área o SAR por sus siglas en inglés), en donde las plantas de mayor tamaño poseen una mayor variedad y cantidad de microhábitats disponibles para el establecimiento de una gran diversidad de animales con requerimientos contrastantes (Strong *et al.*, 1984). Esta tendencia es uno de los patrones ecológicos más importantes y más documentados en una amplia variedad de taxa y de ecosistemas (Lomolino, 2000). Por otra parte, la riqueza de especies es afectada negativamente por el grado de aislamiento de su hábitat (físico, morfológico o bioquímico), ya que está relacionada con la capacidad de dispersión de las diferentes especies de animales (Sanchez y Parmenter, 2002).

Las redes tróficas de los artrópodos terrestres son consideradas como sistemas complejos porque presentan un gran número de interacciones en un área muy pequeña (Chen y Wise, 1999). La estructura de las redes tróficas de artrópodos varía temporalmente, registrándose longitudes en su cadena trófica que van de 1.25 a 4.03 (Schoenly y Cohen, 1991) y la presencia común de omnivoría debido a que la mayoría de los depredadores son generalistas tróficos (Sabelis, 1992).

En la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria (en lo sucesivo, REPSA o Reserva del Pedregal) el zacatón *Muhlenbergia robusta* (Fourn.) Hitchc. (Poaceae) es una planta que desempeña un papel energético trascendental, ya que es la segunda

especie más importante respecto a su aporte a la productividad primaria neta aérea (Cano-Santana, 1994a). Este zacatón crece en forma de macolla y se distribuye en diferentes ambientes dentro de la Reserva del Pedregal, encontrándose tanto en ambientes planos y soleados como en sitios abruptos y sombreados. El ambiente soleado (y plano) se caracteriza por mostrar bajas densidades de árboles y arbustos altos, así como una topografía relativamente plana, en tanto que el ambiente sombreado (o abrupto) presenta una topografía accidentada con promontorios rocosos, hoyos y grietas profundas, además de registrar altas densidades de árboles y arbustos de más de 2.5 m de altura (Rios-Casanova y Cano-Santana, 1994). Por otra parte, la fenología de *M. robusta* está estrechamente relacionada con los cambios estacionales que se registran en la zona de estudio, ya que allí se distingue una temporada de secas (noviembre a mayo) y una de lluvias (junio a octubre) (César-García, 2002).

Actualmente no se han hecho trabajos ecológicos formales sobre la comunidad de animales asociada a *M. robusta*, pues sólo existen menciones de algunos animales que se pueden alimentar de sus tejidos, como el ácaro *Mochloribatula* sp. (Rios-Casanova, 1993), el conejo *Sylvilagus floridanus* Merriam (Cano-Santana, 1994b) y el chapulín *Sphenarium purpurascens* Charpentier (Mendoza y Tovar-Sánchez, 1996). Por otro lado, no se conoce la estructura de la comunidad, ni la dinámica trófica de los artrópodos asociados a *M. robusta*, así como el efecto que tienen los cambios temporales que se detectan en los distintos componentes de la planta (tejido joven, tejido senescente, estructuras reproductivas y detrito) sobre la comunidad de artrópodos. Asimismo no se conoce el contraste entre las condiciones microclimáticas dentro de esta planta y las condiciones exteriores a ésta; lo cual permitiría entender su papel como refugio contra condiciones adversas.

Por lo anterior, los objetivos de este trabajo son: (1) determinar los principales grupos de artrópodos y otros animales asociados a *M. robusta*; (2) determinar el efecto de la fenofase del zacatón, el tamaño de la planta, el tipo de ambiente y la distancia promedio con los zacatones más cercanos sobre los atributos de la comunidad de artrópodos; (3) conocer la red trófica de la artropodofauna asociada a *M. robusta* utilizando observaciones directas; (4) determinar el efecto que tienen los cambios tempo-

rales de los distintos componentes de la planta (tejido joven, tejido senescente, estructuras reproductivas y detrito) sobre la comunidad de artrópodos; y (5) determinar las diferencias entre las condiciones microclimáticas dentro y fuera de los zacatones.

Materiales y métodos

Sistema de estudio

Muhlenbergia robusta es un pasto perenne de 1 a 2 m de altura, se distribuye entre los 2250 y 3200 m s.n.m., desde Nayarit y San Luis Potosí hasta Guatemala (Rzedowski y Rzedowski, 2001). Su floración en la REPSA ocurre de junio a agosto y la fructificación de septiembre a junio (César-García, 2002). Registra el mayor contenido de peso seco de tejido joven entre octubre y noviembre ($74.5 \pm e.e. 18.7 \text{ g/m}^2$) y los valores más bajos entre abril y mayo ($18.2 \pm 6.0 \text{ g/m}^2$) (Cano-Santana, 1994a).

Muestreo 2003-2004: factores que afectan la estructura de la comunidad

Para determinar el efecto de la fenofase del zacatón, el tamaño del hábitat, el tipo de ambiente y la distancia con los vecinos más cercanos sobre la estructura de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta* se llevaron a cabo dos colectas en épocas contrastantes del crecimiento de *M. robusta*, es decir, en la fenofase en la que el zacatón acumula una mayor biomasa de tejido joven (octubre y noviembre de 2003) y cuando este valor es menor (abril y mayo de 2004) (Cano-Santana, 1994a). En cada colecta se ubicaron diez puntos al azar dentro de las zonas núcleo oriente y poniente de la REPSA. En cada punto se ubicó una parcela de 10 m de radio en un sitio soleado y otra en uno sombreado, en la cuales se seleccionaron tres zacatones de tamaño contrastante (*i.e.*, el más pequeño, uno mediano y el más grande). Los zacatones seleccionados fueron envueltos en su totalidad por bolsas de plástico y se les cortó por su base a ras del suelo. A cada planta se le midió la distancia a los 10 zacatones más cercanos.

El mismo día de la colecta, se realizó la extracción de los especímenes con $\geq 3 \text{ mm}$ de longitud corporal. Los organismos colectados fueron separados por morfoespecies y después fueron enviados a varios especialistas para su

identificación taxonómica. A cada zacatón se le registró la riqueza de especies y la abundancia de animales, con los cuales se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') base logaritmo decimal (Magurran, 1988). Además, se obtuvo el peso seco de los organismos utilizando la siguiente ecuación, la cual se obtuvo a partir de una colecta de artrópodos realizada en octubre de 2003: $\text{peso seco (g)} = 2.84 \times 10^{-5} (\text{longitud corporal})^{2.4794}$ ($F_{1,74}=181.2, P < 0.001, r^2=0.71$).

Después de extraer la fauna, los zacatones fueron secados a 40°C hasta obtener su peso constante en una balanza analítica Ohaus AV812 (± 0.005 g).

Para determinar el efecto del tamaño de la planta (en términos de peso seco), la fenofase del zacatón, el tipo de ambiente y la distancia promedio con los zacatones más cercanos sobre los diferentes atributos de la comunidad (riqueza, abundancia, H' y peso seco) se aplicó un Análisis de Covarianza Multivariado de Wilks (MANCOVA). Posteriormente, se aplicaron pruebas de comparación múltiple de Tukey para conocer las diferencias entre las medias de los tratamientos. Para las variables continuas e independientes que mostraron un efecto significativo, se llevó a cabo un análisis de correlación para cada atributo de la comunidad. Los análisis estadísticos se hicieron con el programa Statistica ver. 7.0 (StatSoft, 2004).

Red trófica

Para conocer la red trófica de la artropodofauna, se llevaron a cabo 34 colectas de zacatones de enero a diciembre de 2007 en la zona núcleo poniente de la REPSA. En cada colecta se localizó un punto al azar y se seleccionó al zacatón más cercano con un perímetro basal > 1 m. Para coleccionar las plantas y extraer la fauna se utilizaron las mismas técnicas descritas anteriormente. Los animales encontrados se colocaron en viales de 10 ml con tapas que les permitía la entrada de aire. Sólo se capturaron animales ≥ 3 mm de longitud corporal. Cada organismo fue identificado a morfoespecie con base en las colectas de 2003 y 2004.

Los animales encontrados fueron colocados en un terrario de cristal de $23 \times 12 \times 14$ cm, el cual fue cubierto con una tela de muselina, procurando mantener 30 organismos por ensayo. Se les suministró agua con un

trozo de algodón hidratado y pequeñas porciones de detrito, hojas frescas, hojas secas y espigas de *M. robusta* para observar si los organismos se alimentan de éstos. El terrario siempre se ubicó en un lugar con luz solar indirecta y fue revisado diariamente (4 h a lo largo de las 24 h del día) para registrar las interacciones tróficas entre los organismos mediante observaciones directas. Con los datos obtenidos se construyó una red trófica sobre la cual se calculó la longitud máxima de la cadena trófica y la conectancia (C), ésta última calculada como: $C=2L/(S(S-1))$, donde L es el número de interacciones observadas y S el número de especies (Warren, 1994).

Muestreo 2007: el papel de los cambios temporales de los componentes de la planta

Para conocer la variación temporal de la disponibilidad de alimento en términos de cuatro componentes de la planta (tejido joven, tejido senescente, estructuras reproductivas y detrito), se realizaron dos colectas en la zona núcleo poniente de la REPSA durante 2007, una en la temporada seca (febrero a marzo) y otra en la temporada de lluvias (agosto a octubre). En cada colecta se ubicaron ocho puntos aleatorios y en cada punto se coleccionaron los dos zacatones más cercanos (con un perímetro basal entre 100 y 120 cm); uno en un ambiente soleado y otro en un ambiente sombreado. Para coleccionar las plantas y extraer la fauna se utilizaron las mismas técnicas descritas con anterioridad. En este caso, se coleccionaron animales ≥ 1 mm de longitud corporal. El tejido vegetal de *M. robusta* se separó en los cuatro tipos de fracciones vegetales mencionadas, las cuales fueron secadas a 40°C para obtener el peso seco constante, utilizando una balanza analítica Ohaus AV812.

Los animales encontrados fueron sacrificados en cámara letal de acetato de etilo y separados por morfoespecie. Se determinó el peso seco de los organismos utilizando la ecuación mencionada anteriormente. Para cada planta, se registró la riqueza específica y la abundancia de los artrópodos. Después, se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener base logaritmo natural (Magurran, 1988).

Para conocer el efecto del tipo de ambiente (soleado y sombreado) y la estacionalidad (secas y lluvias) sobre los atributos de la comunidad de artrópodos asociada al zacatón (riqueza, abundancia, peso seco y diversi-

dad) se llevó a cabo un ANDeVA Multivariado de Wilks (MANOVA) y posteriormente, se realizaron pruebas de comparación múltiple de Tukey entre las medias.

Adicionalmente, para conocer el efecto de la estacionalidad, el tipo de ambiente y el tipo de fracción vegetal sobre el peso seco de las diferentes fracciones vegetales de *M. robusta*, se realizó un ANOVA factorial de tres vías y se hicieron pruebas de comparación múltiple de Tukey con las variables independientes que tuvieron efectos significativos en el ANOVA factorial. Para conocer la relación entre el peso seco de las diferentes fracciones vegetales y los atributos de la comunidad (riqueza, abundancia, peso seco y diversidad) se utilizaron análisis de correlación y su significancia se calculó con una prueba de *t*. Todos los análisis estadísticos se hicieron con el programa Statistica ver. 7.0 (StatSoft, 2004).

Variación microclimática

El 15 de noviembre de 2003 y el 8 de mayo de 2004 se monitoreó durante 24 h la temperatura y la humedad relativa en el interior de cuatro zacatones (2 tamaños \times 2 tipos de ambiente). Los zacatones pequeños tuvieron de 28 a 30 cm de perímetro basal y los grandes de 122 a 135 cm. Asimismo, se registraron los mismos parámetros en un sitio sin vegetación y a nivel del suelo. Las mediciones se hicieron cada 30 min con un termohigrómetro Hanna HI8564. Para cada fecha se calculó el promedio de la temperatura y humedad del interior de los cuatro zacatones y después se graficaron con los registros obtenidos de los sitios sin vegetación.

Resultados

Composición de la comunidad de animales

Agrupando los datos de todas las fases de estudio se registraron 158 morfoespecies de animales asociados a *M. robusta*, entre insectos, arácnidos, ácaros, moluscos, quilópodos, diplópodos y anfibios. El grupo que aportó más especies fue el de los insectos (70.2%), seguido por los arácnidos (22.2%), y otros grupos de artrópodos (5.7%). También se registraron dos especies de moluscos (1.3%) y una salamandra (0.6%).

Muestreo 2003-2004: factores que afectan la estructura de la comunidad

En la colecta de 2003-2004 se encontró que los grupos más abundantes de la comunidad fueron los formícidos (19.7%), los arácnidos (19.5%), los hemípteros (14.4%), los blatodeos (12.2%) y los coleópteros (11.6%); en tanto que los grupos que aportaron más peso seco fueron los lepidópteros (33.7%), los ortópteros (19.3%), los hemípteros (14.0%), los blatodeos (6.9%) y los arácnidos (5.1%).

El tamaño del zacatón en términos de peso seco ($F_{4,111}=38.30$, $P<0.001$) y el tipo de ambiente ($F_{4,111}=3.42$, $P=0.01$) tuvieron un efecto significativo sobre todos los atributos de la comunidad (riqueza, abundancia, biomasa y diversidad). En contraste, la lejanía promedio con los diez vecinos más cercanos, la etapa de crecimiento de la planta y la interacción tipo de ambiente \times etapa de crecimiento de la planta no tuvieron un efecto significativo sobre ninguna variable de la comunidad de artrópodos. La comunidad de animales asociados a *M. robusta* presentó una mayor riqueza específica, abundancia, peso seco e índice de diversidad de la comunidad de invertebrados en los ambientes sombreados (Fig. 1).

Las correlaciones entre el peso seco del zacatón y los diferentes atributos de la comunidad (riqueza, abundancia, diversidad y biomasa) fueron positivas y significativas ($r^2=0.54$, 0.53 , 0.45 y 0.25 , respectivamente).

Red trófica

Se detectaron 26 interacciones tróficas en 22 especies de 121 colectadas (incluyendo al tejido joven, tejido senescente, detrito y estructuras reproductivas, las cuales son consideradas como compartimentos de biomasa), y sugieren la existencia de al menos cinco niveles tróficos (Fig. 2). Los productores primarios fueron los tejidos jóvenes y el detrito del zacatón y los cadáveres de algunos artrópodos; los consumidores primarios fueron en su mayoría coleópteros; por su parte, las arañas dominaron como consumidores secundarios y terciarios, y se encontró que el escorpión *Vejovis mexicanus* fue el único depredador tope, el cual, además registra canibalismo (Fig. 2). La conectancia de la red trófica general fue de 0.053 y su longitud máxima de la cadena trófica fue de 3.

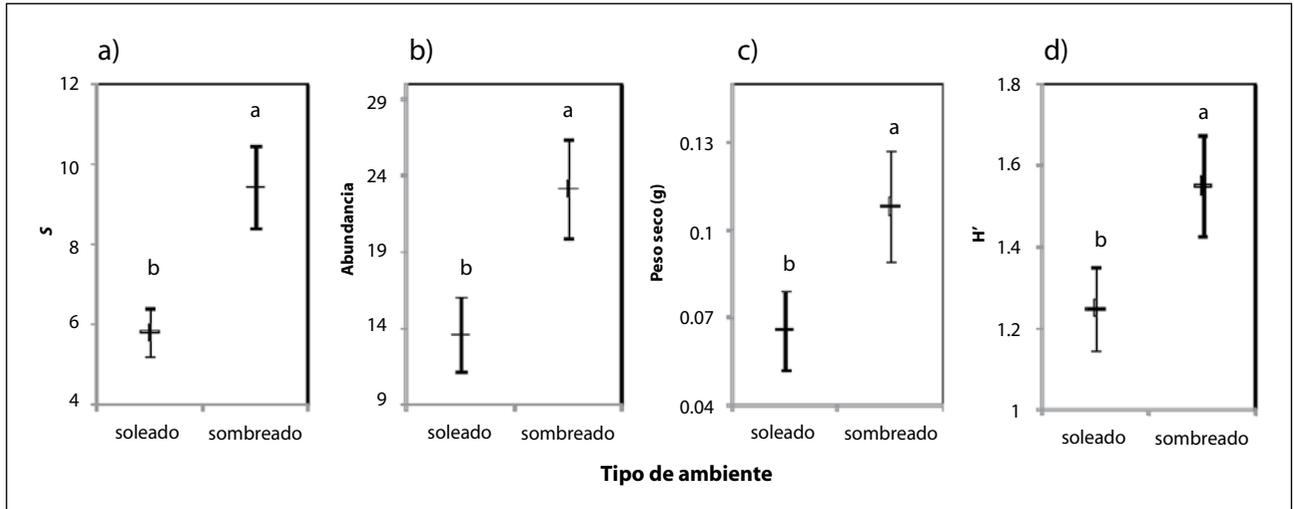


FIG. 1. Efecto del tipo de ambiente sobre los promedios (\pm e.e.) de: (a) riqueza específica (S), (b) abundancia, (c) peso seco e (d) índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') de los artrópodos asociados a *M. robusta* en 2007 en la Reserva del Pedregal. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$.

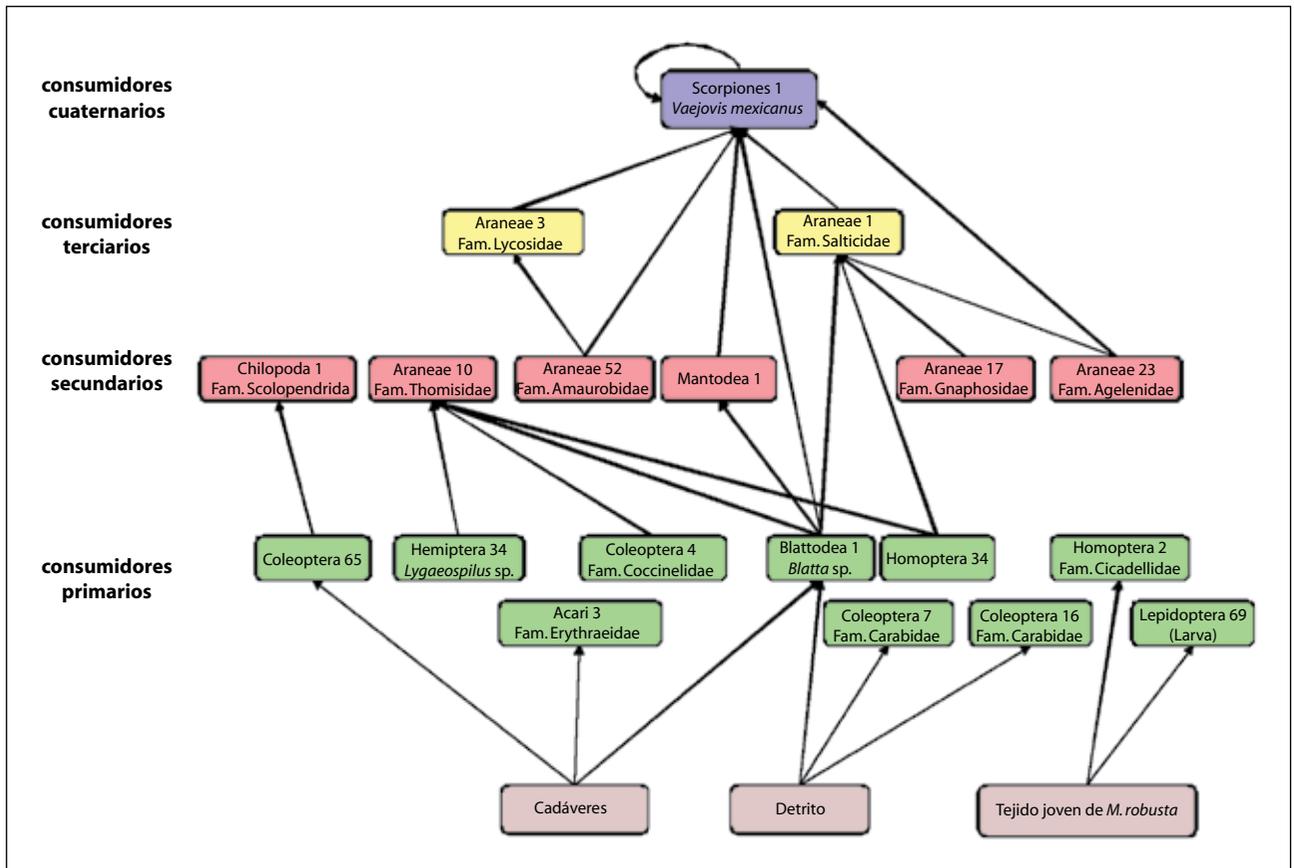


FIG. 2. Red trófica de la fauna asociada a *M. robusta* en la Reserva del Pedregal.

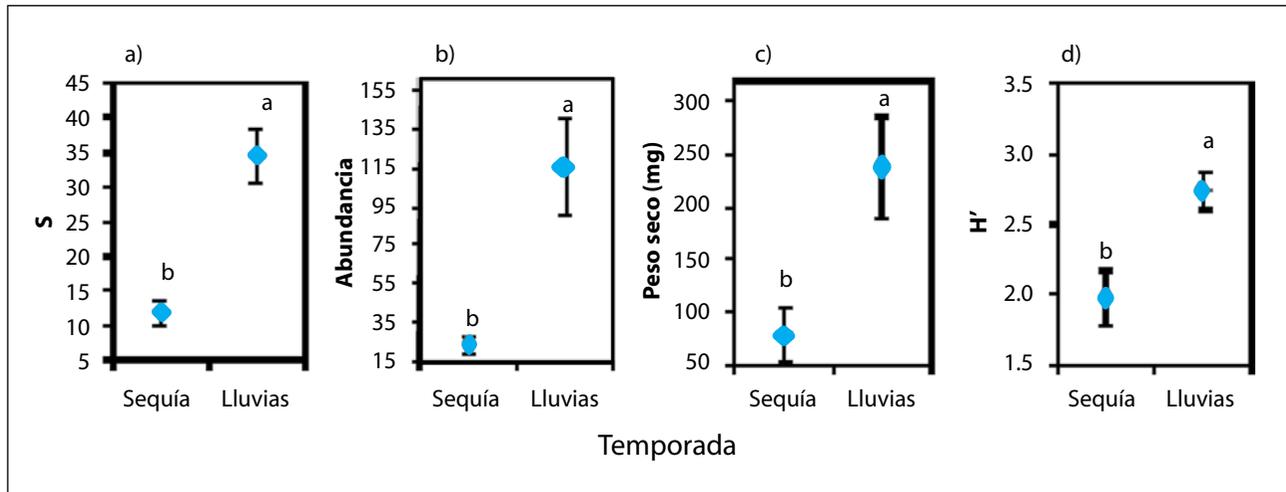


FIG. 3. Efecto de la temporada de colecta sobre los promedios (\pm e.e.) de: (a) riqueza específica (S), (b) abundancia, (c) peso seco e (d) índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') de los artrópodos asociados a *M. robusta* durante el 2007 en la Reserva del Pedregal. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.01$.

Muestreo 2007: el papel de los cambios temporales de los componentes de la planta

La estacionalidad tuvo un efecto significativo sobre todos los atributos de la comunidad de artrópodos (riqueza, abundancia, peso seco de los animales y diversidad) (MANOVA: $F_{4,25} = 7.20$, $P < 0.001$), mientras que el tipo de ambiente (soleado o sombreado) no mostró un efecto significativo (MANOVA: $F_{4,25} = 1.10$, $P = 0.38$). Se encontraron valores significativamente más altos de riqueza específica, abundancia, peso seco y diversidad de artrópodos durante la época de lluvias que en la estación seca (Fig. 3). Por otro lado, el peso seco de las diferentes fracciones vegetales fue afectado significativamente por el tipo de fracción vegetal ($F_{3,112} = 74.74$, $P < 0.001$) y por la interacción tipo de fracción \times estación de colecta ($F_{3,112} = 10.01$, $P < 0.001$), pero no por la estación de colecta, el tipo de ambiente, ni las interacciones: tipo de fracción \times tipo de ambiente, estacionalidad \times tipo de ambiente y tipo de fracción \times estación \times tipo de ambiente. La biomasa promedio del tejido joven por planta registrada en la temporada seca fue de 18.9 g. en tanto que en la temporada de lluvias se registró 289.8 g., valores que difirieron significativamente entre sí (Fig. 4). En contraste, la biomasa de las fracciones vegetales restantes (senescente, detrito y reproductivo) no difirieron significativamente entre temporadas (Fig. 4). Además, se encontró la siguiente relación de

biomasa seca entre componentes durante la temporada de sequía: tejidos senescentes > detritos > tejidos jóvenes = estructuras reproductivas, en tanto que en temporada de lluvias se registró la siguiente relación: tejidos senescentes = detritos = tejidos jóvenes > estructuras reproductivas (Fig. 4).

Sólo se registraron correlaciones positivas y significativas entre el peso seco del tejido joven vs. riqueza ($r = 0.469$, $P = 0.007$); el tejido joven vs. abundancia ($r = 0.436$, $P = 0.012$) y el tejido joven vs. peso seco de la artropodofauna asociada ($r = 0.374$, $P = 0.037$), así como entre el peso seco del detrito vs. H' ($r = 0.374$, $P = 0.033$). Asimismo, se registraron correlaciones negativas y significativas del peso seco del tejido senescente vs. riqueza ($r = -0.400$, $P = 0.022$) y vs. abundancia ($r = -0.374$, $P = 0.035$).

Condiciones microclimáticas

Los zacatones presentaron menores temperaturas que el exterior, principalmente entre las 12:30 y las 22:00 (Figs. 5a y b). Por otro lado, se registró que la humedad relativa es notablemente mayor dentro de los zacatones que en el exterior. Dentro de un zacatón la humedad mínima promedio fue de 26.4%, en tanto que en el exterior el valor mínimo registrado de este parámetro fue de 13.2% (Figs. 5c y d).

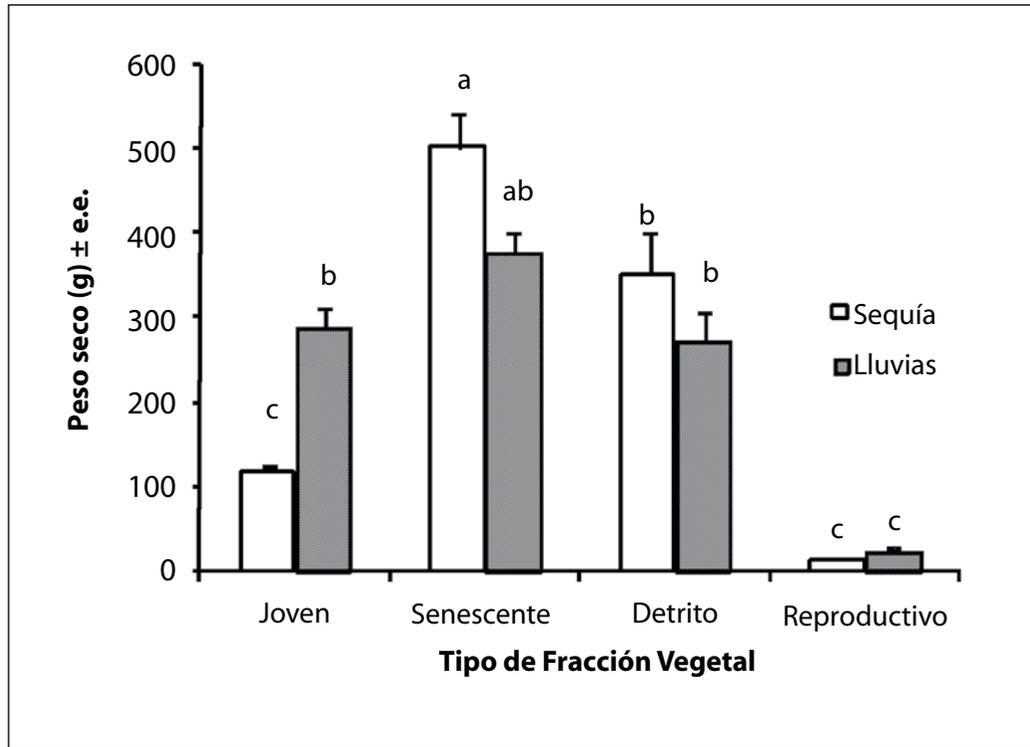


FIG. 4. Peso seco promedio (\pm e.e.) de cuatro tipos de fracciones vegetales de *M. robusta*, en dos estaciones contrastantes, sequía (febrero a marzo) y lluvias (septiembre a octubre) de 2007 en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

Discusión

Muhlenbergia robusta como refugio de animales

Esta planta ofrece alimento y albergue a 158 especies de animales. Esta planta ofrece alimento vegetal joven y detritos para organismos de cadenas biófagas y saprófagas, así como condiciones de mayor humedad que en el exterior, lo cual puede ser favorable porque reduce la posibilidad de deshidratación de los animales.

Factores que modifican la estructura de la comunidad de artrópodos

La estacionalidad, el tipo de ambiente, y el tamaño de la planta afectaron la estructura de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta*, mientras que la distancia con los vecinos más cercanos y la fenofase de *M. robusta* no tuvieron un efecto significativo.

Estacionalidad de la comunidad. En el muestreo de 2007 se encontró que la riqueza, abundancia, peso seco y diversidad de los artrópodos tienen mayores valores en la temporada lluviosa (agosto-octubre) que en la de secas (febrero-marzo) (Fig. 3). Sin embargo, en los resultados del muestreo 2003-2004 se encontró un efecto marginal ($P = 0.08$) en la estacionalidad de la fenofase de *M. robusta* (en términos de oferta de tejido joven). Lo cual sugiere que la estacionalidad de las condiciones climáticas es más importante para la artropodofauna asociada a *M. robusta* que la estacionalidad en cuanto a la cantidad de tejido joven del zacatón. Se sabe que el nivel de precipitación está relacionado con la estructura de la comunidad de los artrópodos, ya que modifica directamente la abundancia y las actividades de forrajeo de los fitófagos y detritívoros, y como consecuencia, se incrementa la presencia y actividad de los depredadores (Shultz *et al.*, 2006). Además, se sabe que los niveles de precipitación afectan el estrés hídrico y vigor de las plantas, lo cual se ha registrado que modifica la estructura de la comunidad de artrópodos asociados (Schowalter, 1999).

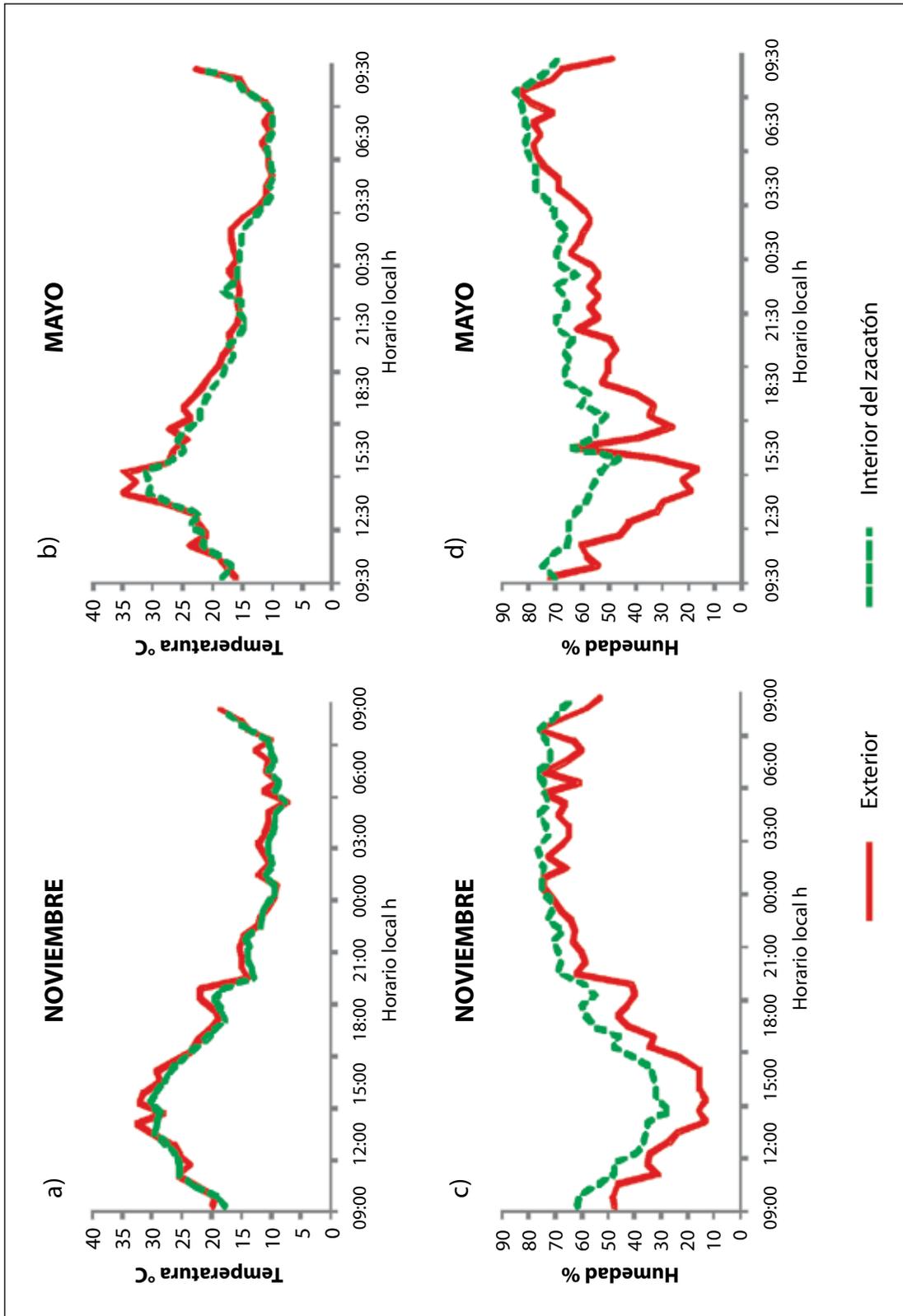


FIG. 5. Valores promedio de la temperatura y la humedad relativa del interior de cuatro zacatonces de *M. robusta* (línea verde), así como el registro de las condiciones externas en un sitio abierto (línea roja), el 15 de noviembre de 2003 (a, c) y el 8 de mayo de 2004 (b, d).

Aunque no se observó un efecto significativo de la fenofase del zacatón (*i.e.* la disponibilidad de tejido joven), el tejido fresco del zacatón constituye un recurso alimenticio relevante que influye en la estructura de la comunidad de artrópodos, ya que lo encontramos relacionado positivamente con los cuatro atributos de la comunidad (riqueza, abundancia, peso seco y diversidad). Los tejidos vegetales jóvenes son además una fuente importante de aprovisionamiento de agua y nitrógeno que satisfacen los requerimientos alimentarios de los artrópodos fitófagos (Bernal-Flores *et al.*, 2002).

Tipo de ambiente. El tipo de ambiente (soleado vs. sombreado) afectó la estructura de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta* en la colecta de 2003-2004, pero no en la de 2007. Los altos valores de abundancia, biomasa, riqueza y diversidad de la artropodofauna registrada en los ambientes sombreados en 2003-2004 respecto a los valores registrados en los sitios soleados, posiblemente se deban a que (1) la presencia de un estrato arbóreo (característico de este ambiente) ofrece una mayor complejidad estructural que favorece el asentamiento de una artropodofauna más rica y diversa (Lawton y Schröder, 1977), y (2) el ambiente sombreado fomenta condiciones más húmedas que permiten un mejor desarrollo de los artrópodos epífitos y epiedáficos que viven dentro de los zacatones, ya que se reducen las posibilidades de deshidratación. Sin embargo, las discrepancias entre muestreos pueden deberse a que el tamaño de muestra en 2007 fue más pequeño (2003-2004: $N = 120$; 2007: $N = 32$), lo cual incrementó el error de muestreo en 2007.

Tamaño de la planta. Las relaciones directas entre el tamaño del zacatón con la riqueza y la diversidad de la comunidad de artrópodos, indican que las plantas más grandes tienen una mayor variedad y cantidad de hábitats disponibles para la fauna, lo cual permite la coexistencia de un gran número de especies con requerimientos contrastantes (Soulé y Simberloff, 1986). En este estudio se corroboró la relación directa especies-área (SAR) en la relación planta-artrópodo, la cual ha sido reportada en otras plantas hospederas como las bromeliáceas (Richardson, 1999) y algunos arbustos (Sanchez y Parmenter, 2002).

El incremento de la abundancia y el peso seco de los artrópodos en las plantas más grandes sugiere que estos sistemas presentan una mayor disponibilidad de alimento y espacio que permiten una mayor capacidad de carga para las poblaciones de artrópodos (Ohgushi, 1992).

Red trófica

Las principales fuentes energéticas que tiene *M. robusta* fueron las hojas jóvenes y el detrito, así como los cadáveres de algunos organismos, lo cual muestra que intervienen cadenas biófagas y saprófagas en la red trófica de este sistema.

Se registró canibalismo y omnivoría en la red trófica. La omnivoría es muy común en las redes alimentarias de artrópodos terrestres, dados los hábitos alimentarios de los depredadores (Denno y Fagan, 2003); sin embargo, en este estudio sólo se hallaron tres especies omnívoras. La presencia de depredadores tope en los zacatones sugiere que las interacciones competitivas en los niveles inferiores son de menos intensidad, tal como se ha encontrado en otros ecosistemas (Örjan *et al.*, 2007). Se requiere hacer más ensayos de interacciones tróficas y con un mayor número de especies para completar la red trófica, ya que en este estudio sólo se pudieron documentar los hábitos de 19 de las 158 especies que se han registrado en esta planta.

Lejanía con los vecinos más cercanos

La lejanía que se registró entre los pastos no afectó los atributos de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta*, probablemente porque las distancias que se registraron fueron muy cortas ($1.95 \pm e.e. 0.12$ m; intervalo: 0.5-12.0 m) para restringir la capacidad de dispersión de los artrópodos encontrados, en comparación con la distancia que mantienen las plantas entre sí ($103 \pm d.e. 65$ m) en aquellos estudios donde se registró un claro efecto del aislamiento del hábitat sobre la riqueza de especies (Sanchez y Parmenter, 2002).

Agradecimientos

Agradecemos a Santiago Zaragoza Caballero, Harry Brailovsky, Iván Castellanos Vargas, Patricia Hernández, Jesús Romero Nápoles, Enrique Montes de Oca, Rafael Gaviño Rojas, Ignacio M. Vázquez Rojas y Cristina Mayorga Martínez por su ayuda en la identificación de los organismos. Además agradecemos a Susana Alejandre Grimaldo, Erick Daniel Villamil, Isael Victoria, Violeta González Robles, Yajaira García Feria, Ernesto Navarrete Arauza, Juan López Patiño, Marcia Carmona Maldonado, Marcos Flores, David Bacilio, Carmen Alejandra y a Kenneth Alberto Valencia Landa por su ayuda en el trabajo de campo. Finalmente, agradecemos a Marco Romero-Romero por su ayuda en la administración de nuestro equipo de cómputo.

Literatura citada

- BEGON, M., C.R. TOWNSEND Y J. L. HARPER. 2006. Ecology: From individuals to ecosystems. Blackwell Publishing, Oxford.
- BERNAL-FLORES, A., A. HERNÁNDEZ-GARAY, J. PÉREZ-PÉREZ, J. G. HERRERA-HARO, M. MARTÍNEZ-MENESSES Y J. L. DÁVALOS-FLORES. 2002. Patrón de crecimiento estacional de pastos nativos, en un bosque de encino, en el Estado de México, México. *Agronomías*, **40**: 39-47.
- CANO-SANTANA, Z. 1994a. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpuracens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófila. Tesis de doctorado. UACPyCCH/Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- CANO-SANTANA, Z. 1994b. La Reserva del Pedregal como ecosistema: estructura trófica. Pp. 149-158, en: Rojo, A. (ed.) Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Ángel: ecología, historia natural y manejo. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- CÉSAR-GARCÍA, S. 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.
- CHEN, B. Y H. B. WISE. 1999. Bottom-up limitation of predaceous arthropods in a detritus-based terrestrial food web. *Ecology*, **80**: 761-772.
- DENNO, R. F. Y W. F. FAGAN. 2003. Might nitrogen limitation promote omnivory among carnivorous arthropods? *Ecology*, **84**: 2522-2531.
- LAWTON, J. H. Y D. SCHRÖDER. 1977. Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants. *Nature*, **265**: 137-140.
- LOMOLINO, M. V. 2000. Ecology's most general, yet protean pattern: the species-area relationship. *Journal of Biogeography*, **27**: 17-26.
- MAGURRAN, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Londres.
- MENDOZA C. P. Y E. TOVAR-SÁNCHEZ. 1996. Ecología de forrajeo de *Sphenarium purpuracens* (Orthoptera: Acrididae) en la Reserva del Pedregal de San Ángel, D.F. México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- OHGUSHI, T. 1992. Resource limitation on insect herbivore populations. Pp. 199-241, en: Hunter, M.D., T. Ohgushi y P. Price (eds.). Effects of resource distribution on animal-plant interactions. Academic Press, San Diego.
- ÖRJAN, Ö., N. W. GRIFFIN, J. L. STRASBURG, J. A. BRISSON, A. R. TEMPLETON, T. M. KNIGHT Y J. M. CHASE. 2007. Habitat area affects arthropod communities directly and indirectly through top predators. *Ecography*, **30**: 359-366.
- RICHARDSON, B. A. 1999. The bromeliad microcosm and the assessment of faunal diversity in a neotropical forest. *Biotropica*, **31**: 321-336.
- RIOS-CASANOVA, L. 1993. Análisis espacial y temporal de la comunidad de artrópodos epífita del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis profesional. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- RIOS-CASANOVA, L. Y Z. CANO-SANTANA. 1994. Análisis cuantitativos de los artrópodos epífitos del pedregal de San Ángel. Pp. 275-282, en: Rojo, A. (ed.) Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Ángel:

- ecología, historia natural y manejo. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- RZEDOWSKI, G. C. Y J. RZEDOWSKI. 2001 Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, Pátzcuaro.
- SABELIS, M. W. 1992. Predatory arthropods. Pp. 225-264, en: Crawley, M.J. (ed.) Natural enemies, the population biology of predators, parasites and diseases. Blackwell Scientific, Oxford.
- SANCHEZ, C. B. Y R. R. PARMENTER. 2002. Patterns of shrub-dwelling arthropod diversity across a desert shrubland-grassland ecotone: a test of island biogeographic theory. *Journal of Arid Environments*, **50**: 247-265.
- SCHOENLY, K. Y J. E. COHEN. 1991. Temporal variation in food web structure: 16 empirical cases. *Ecological Monographs*, **61**: 267-298.
- SCHOONHOVEN, L. M., J. J. A. VAN LOON Y M. DICKE. 2005. Insect-plant biology. Oxford University Press, Oxford.
- SCHOWALTER, T. D. 2006. Insect ecology: an ecosystem approach. Academic Press, Boston.
- SHULTZ, B. J., J. R. LENSING Y D. H. WISE. 2006. Effects of altered precipitation and wolf spiders on the density and activity of forest-floor Collembola. *Pedobiologia*, **50**: 43-50.
- SOULÉ, M. E. Y D. SIMBERLOFF. 1986. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? *Biological Conservation*, **35**: 19-40.
- STATSOFT, INC. 2004. STATISTICA (data analysis software system), versión 7.0. www.statsoft.com.
- STRONG, D. R., J. H. LAWTON Y S. R. SOUTHWOOD. 1984. Insects on plants: community patterns and mechanisms. Harvard University Press, Cambridge.
- WARREN, P. H. 1994. Making connections in food webs. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**: 136-141.