



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Composición y abundancia de la meso y macrofauna
edáfica asociada a la descomposición del tejido leñoso de
dos especies arbóreas de una selva tropical húmeda

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A :

DULCE MARÍA MORENO MIRANDA



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTOR DE TESIS: DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ

2006



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCIÓN REGULAR

0352674



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Dulce María Moreno Miranda
FECHA: 1 febrero / 2006
FIRMA: [Signature]

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: "Composición y abundancia de la meso y macrofauna edáfica asociada a la descomposición del tejido leñoso de dos especies arbóreas de una selva tropical húmeda".

realizado por Moreno Miranda Dulce María

con número de cuenta 40005122-4 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

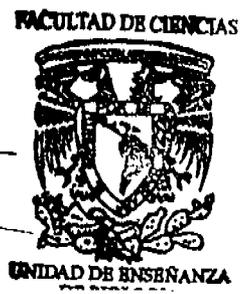
Atentamente

- Director de Tesis
Propietario Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez
- Propietario M. en C. María Guadalupe Barajas Guzmán
- Propietario M. en C. Blanca Estela Mejía Recamier
- Suplente Dr. Carlos Enrique Fragoso González
- Suplente Dra. Alicia Callejas Chavero

[Signature]
[Signature]
Blanca E. Mejía Recamier
[Signature]

Consejo Departamental de Biología

[Signature]
M. en C. ~~Juan Manuel Rodríguez Chávez~~



*A mis padres Víctor Manuel y Marilú, y a mi hermana Mariposa, por todo el
cariño, el apoyo y la alegría que me han brindado siempre.*

*Sin ustedes nada tendría tanto valor, ni habría sido tan grandioso llegar a dar
este paso tan importante en mi vida.*

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, nuestra máxima casa de estudios, por formarnos por y para México.

Al Proyecto SEMARNAT-CONACYT-2002-C01-668, por el apoyo otorgado para la realización de esta tesis.

Al Dr. Javier Álvarez, por su ayuda y apoyo durante la realización de este trabajo y sobre todo por la confianza que ha depositado en mí y por la amistad que me ha brindado.

A los profesores del Taller de Ecología de Suelo en Selvas Templadas y Tropicales de México: Arcadio Monroy, Carlos Fragoso, Javier Álvarez, Lupita Barajas, Paty Rojas y Silke Cram, por iniciarme en el apasionante mundo de la Ecología.

Al comité de sinodales que aceptaron revisar esta tesis y con sus agradables comentarios la mejoraron enormemente.

Muy especialmente a Guadalupe Barajas por la gran ayuda que me brindó durante la realización de este trabajo, su tiempo y paciencia lo hizo posible de manera más agradable.

A mi papá, por financiarme más allá de lo debido y por todas y cada una de las enseñanzas que me han permitido aprender tanto acerca de la vida y por las maravillosas *charlas* que hemos tenido. A mi mamá, por que a pesar de los *todos los asegunes* eres una persona maravillosa, la mejor mamá y una excelente amiga. *Sin ustedes dos jamás hubiera logrado salir adelante.*

A Mariposa por que a pesar de ser *tan tú* eres una hermana a la que adoro.

A todos y cada uno de mis familiares, por que han estado y estarán siempre conmigo.

A mis profesores de la carrera, en especial a: Armando Gómez, Everto Novelo, Itzia Nieto, José León, José López, Judith Márquez, Manuel Uribe, Rosa María Fonseca, Eduardo Rodríguez, Ernesto Velásquez y Tere Valverde por que sus enseñanzas fueron más allá de los salones de clase y aún hoy en los pasillos cuento con sus saludos y sonrisas.

A los profesores y técnicos del Laboratorio de Ecología: Irene, Paty Silvia (*excelentes amigas!*) Carlos, Iván, Jorge, Eduardo, Yuriana y Zenón, con los que he tenido la fortuna de convivir, aprender cosas nuevas día a día y sobre todo por contar con su amistad y, especialmente a Marco por su gran ayuda y paciencia al resolver mis dudas al enfrentarme al mundo de las computadoras.

A Blanquita por su tiempo y paciencia al iniciarme al *pequeño mundo* de los Artrópodos.

Al personal de la Facultad de Ciencias especialmente a Beatriz Zúñiga y a los laboratoristas Don Pepe y Don Enrique por todo el apoyo que recibí durante mi formación académica.

Al todo el personal de la Estación de Biología de Los Tuxtlas, así como a Braulio Gómez por su ayuda durante mi estancia y trabajo en el campo.

A mis primeros amigos en la Facultad: Anita, Ariadna, Fabiola A., Julio, Lorena Noemí, Luis, Mireille, Rafael y Tulio por que el conocerlos hizo que el inicio en esta aventura fuera increíble.

Con muy especial cariño a Alberto y José Luis (*Choko*) por ser mis amigos en, por y para todo.

A mis cuates: Arlette, Luz, Rocío, Aaxin, Cesar, Vianca y Tony, por que cada día con ustedes ha sido muy divertido.

A las Amazonas: Edén, Erika A., Erika S., Fabiola, Mónica, Rocío y Valentina, por *dejarme ser una* de ustedes, y compartir conmigo toda su confianza, cariño y amistad.

A mis compañeros y amigos de la generación por la suerte de conocerlos, en especial a: Alex Vite, Emmanuel Ramírez y Emmanuel Rivera, Imuris, Iriliana, José Ávila, Melissa, Yasmín, Yoshi y con muchísimo cariño a Andrés, por la confianza depositada en mí y por que siempre sabes como hacerme reír.

A Brenda, Carmen, Pilar y Joram ("*You'll be always in my mind*"), Lili y Adriana Viveros y muy especialmente a Edith por su amistad y todas las ocurrencias vividas con ustedes.

A Annuar y los demás *chic@s*, por enseñarme tantas cosas sobre un mundo lleno de colores.

A Omar (*por toda la inmoralidad que me has enseñado*), Arturo, Beti, Angie, Karina, José Barrera, y el resto de la generación del '98, por coincidir conmigo en tiempo, espacio y compartir conmigo su amistad.

Con muchísimo cariño a Dany, Iván y Ruth por que todo lo vivido con ustedes ha sido una experiencia totalmente *Luli!*

A mi *amigui* Karli, los Ernestos, Salvador y Pedrito por que el conocerlos le dio una giro muy divertido a mi vida.

A mis compañeros de Laboratorio: Angela y Gaby (mis compañeras de parranda) Audra, Diego (mi revisor extraoficial), Edwin, Hugo, Julio, Beto y muy especialmente a Iván Hernández (Peinadito), por que para fortuna mía se convirtieron en mis amigos.

A todos los integrantes de la familia Fonseca: abuelos, tíos, hermanos, primos y primas, por el cariño brindado y compartir tanto con ustedes.

A mi tío el P. Daniel por su apoyo brindado al inicio de mi carrera.

A Malú por ser una excelente cómplice y a Hortensia por ser la primera amiga en la gran Ciudad.

A mis compañeros de trabajo durante mi corta pero agradable estancia en CONABIO, especialmente Liliana, Martha y Raúl, por que su amistad significó mucho para mí.

Con agradecimiento muy especial a mis compañeros de todos y cada uno de los viajes a Los Tuxtlas: Ana, Ernesto, Juan Carlos, Lizbeth, José Manuel y Oswaldo, por su compañía durante los días (y las noches!) que hicieron que el trabajo de campo fuera fenomenal.

Y a mis amigos más recientes: Martha, Rodrigo, Zaharina y Edna, mis compañeros de departamento, por compartir conmigo un estilo de vida muy divertido.

INDICE

RESUMEN	3
1. INTRODUCCIÓN	
1.1 Descomposición	4
1.2 Aspectos generales del C y N asociados a la descomposición	6
1.3 Fauna desintegradora	7
2. ANTECEDENTES	
2.1 Descomposición: Estudios en México	12
2.2 Contenido de C y N	15
2.3 Fauna desintegradora	16
3. OBJETIVOS	18
4. SITIO DE ESTUDIO	
4.1 Localización	19
4.2 Fisiografía y Geología	19
4.3 Clima	21
4.4 Suelo	21
4.5 Vegetación	22
4.6 Descripción de las especies	
<i>Ficus yoponensis</i> Desvaux (Moraceae)	23
<i>Nectandra ambigens</i> Blake (C. K. Allen) (Lauraceae)	24
5. MÉTODOS	
5.1 Diseño experimental	26
5.2 Trabajo de campo	27
5.3 Trabajo de laboratorio	28
5.4 Análisis de resultados	29
6. RESULTADOS	
6.1 Descomposición	32

6.2 Tasas de descomposición	35
6.3 Concentración de carbono y nitrógeno (Cociente C/N)	36
6.3.1 Muestreo inicial	37
6.3.2 Muestreo final	37
6.4 Densidad	39
6.5 Fauna edáfica	41
6.5.1 Análisis de grupos	48
7. DISCUSIÓN	
7.1 Descomposición	50
7.2 Tasas de descomposición	51
7.3 Concentración de C y N	53
7.4 Densidad	54
7.5 Fauna desintegradora	54
8. CONCLUSIONES	59
9. LITERATURA CITADA	60
APÉNDICES	67

RESUMEN

Se analizaron los cambios en la composición y abundancia de la meso y macrofauna durante la descomposición del tejido leñoso de *Ficus yoponensis* y *Nectandra ambigens*, dos especies arbóreas de una selva tropical húmeda. El trabajo se llevó a cabo en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", en el Estado de Veracruz.

La descomposición de *F. yoponensis* produjo una pérdida de peso al final del año de 56.57 % (± 3.8) en promedio, contrastando con *N. ambigens* que sólo perdió en promedio el 37.89 % (± 2.47) de peso seco. La menor Proporción de Peso seco Remanente (PPR) se presentó en el diámetro de 8 cm en *F. yoponensis* y en el de 4 cm en *N. ambigens*. Se observaron diferencias significativas entre las especies ($F_{(1,504)} = 44.51$, $p < 0.001$) y el tiempo ($F_{(6,504)} = 106.46$, $p < 0.001$).

Se realizaron análisis químicos para conocer la concentración de Carbono (C) y Nitrógeno (N), que en ambos casos se encontraron en mayor proporción en *N. ambigens*. Con respecto al cociente C/N, los mayores valores se presentaron en los diámetros más grandes en ambas especies, tanto al inicio del experimento como después de transcurrido un año.

En relación a la fauna, al finalizar el experimento se contaron 53,852 organismos, pertenecientes a 17 grupos taxonómicos; los ácaros fueron el grupo más numeroso, con 26,516 individuos en ambas especies (49.25 %).

Se considera que la mayor abundancia de organismos y diversidad observados en el tejido leñoso de *N. ambigens*, se debe a su mayor concentración de N y a la aparente mayor disponibilidad de recursos que ofrecen las ramas de esta especie por su lenta descomposición.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Descomposición.

El estudio de los ecosistemas está relacionado con el conocimiento de los diversos procesos que se llevan a cabo en él, como son el ciclo de nutrientes y el flujo de energía. Así, el funcionamiento de los ecosistemas se mantiene por la transferencia de materia y energía dado entre sus componentes. Uno de los procesos involucrados en este funcionamiento es la descomposición, proceso por el cual existe un importante aporte de nutrientes, lo que a su vez permite la circulación de éstos dentro del ecosistema (Aber y Melillo 1991). Además, la actividad de la biota durante la descomposición es muy importante, particularmente por su intervención en el presupuesto global de carbono, ya que una cantidad significativa de este elemento es liberado por la respiración de los organismos; y también porque a través de la propia cadena de los desintegradores fluye una cantidad importante de energía.

La descomposición consiste en una serie de procesos físicos, químicos y biológicos por medio de los cuales la hojarasca, que incluye al tejido foliar y leñoso se reduce a sus constituyentes químicos elementales (Aerts 1997), y consta de cuatro etapas (Singh y Gupta, 1977): a) trituración, que es la fragmentación de los tejidos; b) lixiviación, que es la pérdida de los compuestos más solubles por medio de corrientes de agua; c) catabolismo, que se refiere a la mineralización, la cual consiste en la transformación que realiza la microbiota de los compuestos orgánicos a una forma inorgánica y, d) humificación, que es la formación *de novo* de materia orgánica por los microorganismos, a partir de la descomposición de la materia orgánica muerta en proceso de descomposición (Swift *et al.* 1979).

Entre los factores que influyen en la descomposición, uno de los más importantes es el clima, a través de los regímenes de temperatura y

precipitación, siendo éstos, los principales factores ambientales que regulan el proceso de descomposición (Golley 1983, Jordan 1984, Swift y Anderson 1989, Lavelle *et al.* 1993), ya que afectan la eficiencia y la velocidad de los procesos enzimáticos y favorecen la actividad de los desintegradores (Coûteaux *et al.* 1995). La humedad no sólo influye en el proceso directamente a través de la lixiviación de los compuestos más solubles, sino también de las condiciones que permiten el crecimiento de las poblaciones de desintegradores (Singh y Gupta 1977, Swift y Anderson 1989, Tietema y Wessel 1994).

También son factores determinantes las propiedades físicas del suelo como porosidad, aireación y contenido de materia orgánica (Coûteaux *et al.* 1995), y la regulación biológica a través de las interacciones entre macro y microorganismos del suelo (Lavelle *et al.* 1993).

Así mismo la actividad de los desintegradores sobre la materia orgánica muerta amplía la formación y la construcción de suelo (Lavelle *et al.* 1993).

Por otro lado la caída, acumulación y descomposición de la madera tienen un papel muy importante en los procesos naturales de las comunidades tropicales húmedas, en relación al flujo de nutrimentos y de energía, los cuales se integran a los procesos de regeneración y de funcionamiento de la comunidad vegetal (Muñoz 1992).

En los ecosistemas terrestres con vegetación primaria, la mayor parte de la producción primaria neta (PPN) es depositada como hojarasca (Swift *et al.* 1979). En el caso de la selva tropical húmeda, se ha encontrado que la fracción leñosa de la hojarasca va del 18 al 21.6 % (Álvarez-Sánchez y Guevara 1993). Sin embargo, brinda un aporte constante de nutrimentos al suelo, debido a su baja velocidad de descomposición.

En los ecosistemas, el detritus de la madera juega un papel importante en el ciclo del carbono global, en términos de cantidad y función (Harmon *et al.* 1995). A largo plazo, los troncos y la fracción leñosa de la hojarasca funcionan como almacén de energía, carbono, nutrimentos y agua, es un sitio de fijación

de nitrógeno y un importante hábitat para hongos, artrópodos y semillas (Álvarez-Sánchez y Harmon 2003).

1.2 Aspectos generales del C y N asociados a la descomposición.

En las selvas tropicales, la amplia diversidad de especies y la variación interespecífica en la concentración de nutrimentos, ligninas y polifenoles, determinan que en éstos ecosistemas el contenido de nutrimentos y el tipo de materia orgánica en la hojarasca esta fuertemente relacionado con la velocidad de su descomposición (Álvarez-Sánchez 2001).

Por ello, otro de los factores reguladores de las tasas de descomposición es la calidad del sustrato, que puede definirse como la susceptibilidad del recurso de ser degradado y que está determinada por las diferentes estrategias de las plantas en la asignación relativa de carbono y nitrógeno (Swift *et al.* 1979).

Un alto contenido de compuestos como azúcares, proteínas y lípidos pueden ser fáciles de descomponer, por lo que se favorece que existan altas tasas de descomposición; por otro lado, un alto contenido de lignina, complejos tanino – proteína y otros polímeros más estructurados como celulosa y hemicelulosa y productos recalcitrantes que son altamente resistentes a la degradación, pueden ocasionar bajas tasas de descomposición (Álvarez-Sánchez y Harmon 2003, Osuna y Pérez-Amador 2003).

Los metabolitos primarios de fácil descomposición, como las proteínas y los carbohidratos, son el principal aporte de carbono y nitrógeno (Osuna y Pérez-Amador 2003). De los metabolitos secundarios, los polímeros fenólicos como taninos y ligninas retardan la descomposición y la nitrificación en varios ecosistemas, lo que ha determinado que se considere al contenido fenólico de los detritos como un regulador importante en el ciclo del nitrógeno (Osuna y Pérez-Amador 2003).

En lo referente a las concentraciones de C y N y al cociente C/N, se sabe que existe una fuerte relación entre la respiración microbiana, que libera C a la atmósfera en forma de CO₂ y la mineralización de N, cuando es retenido en el tejido microbiano por los organismos, por lo que se sugiere que la disponibilidad de C es importante en el reciclaje del N. La inmovilización del N, se lleva a cabo más rápidamente cuando la degradación es más rápida, aunque en el caso de la madera la cantidad total inmovilizada puede ser mayor cuando la materia orgánica se degrada lentamente (Berg y Staaf 1982, Waring y Schlesinger 1985).

1.3 Fauna desintegradora.

La comunidad de los desintegradores, es muy diversa y comprende un amplio número de organismos: bacterias, hongos, protozoos e invertebrados del suelo, siendo la hojarasca la principal fuente de alimentación de estos organismos (Rodríguez *et al.* 1987).

Los animales del suelo intervienen en la descomposición de varias formas: a) produciendo la desintegración física de los tejidos e incrementando la superficie disponible para la acción de bacterias y hongos; b) a través de la descomposición selectiva de materiales como azúcares, celulosa y lignina y, c) a través de la microbiota simbiote, se lleva a cabo la transformación de los residuos de plantas en material húmico así como la mezcla de la materia orgánica descompuesta con la parte mineral del suelo (Couteaux *et al.* 1995).

La hojarasca, además, sirve de hábitat para numerosos invertebrados. Muchos de ellos son xilófagos, es decir, que atacan y degradan la xilosa, componente de la madera de los árboles, acelerando la incorporación al suelo de los nutrientes de este sustrato que es de difícil descomposición (Rodríguez *et al.* 1987).

La mayor parte de estos xilófagos son artrópodos, los cuales con una antigüedad mínima de 400 millones de años (Llorente *et al.* 1996), son el grupo que ha tenido el mayor éxito evolutivo sobre la Tierra, a juzgar por su gran abundancia, diversidad de especies, el amplio espectro de hábitats que ocupan y la enorme variedad de alimentos que consumen.

El *Phylum* Arthropoda es el que contiene el mayor número de especies conocidas, ya que se han descrito casi 1,025,000, de las cuales alrededor de 950,000 son insectos. Constituyen el 85% del total de la fauna mundial y representan el 65 % de toda la diversidad de especies conocida. Su importancia radica en que son prestadores de varios servicios ecológicos tales como propiciar la descomposición de la materia orgánica que realiza la microbiota, así como por su gran relevancia en el flujo de energía y nutrimentos en los ecosistemas (Llorente *et al.* 1996).

Los organismos del suelo pasan toda o una parte de su vida sobre la superficie inmediata del suelo, en los troncos podridos en la hojarasca superficial y bajo la superficie de la tierra. Para vivir en el suelo, estos organismos han tenido que adaptarse a una serie de restricciones como un ambiente compacto, baja concentración en oxígeno y luminosidad, pocos espacios abiertos, baja disponibilidad y calidad de alimentos y cambios microclimáticos que pueden llegar a ser muy fuertes (Lavelle *et al.* 1993).

Algunos de los principales grupos de la macrofauna edáfica encontrada en ecosistemas mexicanos se muestran en el cuadro 1, incluyendo su nombre común y algunas de las familias ú órdenes representativos de cada grupo. También se proporciona la estimación de su riqueza de especies para el país y una tentativa de clasificación funcional (Brown *et al.* 2001). Un gran número de estos organismos están involucrados en el proceso de descomposición.

Cuadro 1. Clasificación de la macrofauna edáfica encontrada comúnmente en ecosistemas mexicanos (Modificado de Brown et al. 2001).

Grupo	Nombre común	No. de especies estimado para el país	Grupos funcionales*	Familias / Subfamilias representativas
Coleoptera	Escarabajos, gallinas, ciegas, gusanos, brocas	> 5000	Rizófagos, depredadores, detritívoros, fitófagos	Carabidae, Staphylinidae, Passalidae, Chrysomelidae, Melolonthidae, Curculionidae, Scarabidae, Rutelidae
Oligoqueta	Lombrices de tierra	250	Geófagos, detritívoros, omnívoros	Megascolecidae, Ocnerodrilidae, Glossoscolecidae
Hymenoptera	Hormigas	500	Fitófagos, depredadores, detritívoros, omnívoros, nectarívoros	Myrmicinae (Atini), Formicinae, Ponerinae, Dolichoderinae
Chilopoda	Ciempíes	?	Depredadores	Scolopendromorpha, Lithobiomorpha, Geophilomorpha
Diplopoda	Milpiés	600	Detritívoros	Sphaeriodesmidae, Chelodesmidae, Spirobolidae, Glomeridae, Spirostreptidae
Hemiptera	Chinches	> 300	Rizófagos, fitófagos, depredadores	Cydnidae, Lygaeidae, Gelastocaridae, Largidae, Berytidae, Saldidae, Nabidae, Reduviidae
Orthoptera	Grillos, saltamontes, chapulines	?	Rizófagos, fitófagos, detritívoros, omnívoros	Gryllidae, Acrididae
Diptera	Moscas, mosquitos, chaquistes	> 1000	Detritívoros, depredadores, parásitos	Tipilidae, Bibionidae, Mycetophylidae, Mydidae, Asilidae, Muscidae, Drosophilidae, Sarcophagidae
Aranae	Arañas	> 2500	Depredadores	Theridiidae, Araneidae, Zodariidae, Clubionidae, Atypidae
Isopoda	Cochinillas	83	Detritívoros	Armadiillidae, Philocriidae, Porcellionidae, Platyarthridae
Pseudoscorpionidae	Falso – escorpión	> 100	Detritívoros, depredadores	Chthoniidae, Bochidae, Chernetidae, Ideoroncidae
Gastropoda	Caracoles	> 500	Fitófagos, detritívoros	Spiraxidae, Subulinidae, Megalomastomidae, Pupillidae
Dermoptera	Tijerillas	?	Detritívoros	Forficulidae, Libiduridae
Diplura		48	Depredadores	Japygidae, Campodeidae

* Se refiere a la actividad que lleva a cabo el grupo en el ecosistema.

La biota del suelo contribuye significativamente en la velocidad de reincorporación de los nutrimentos, textura y consistencia del suelo, en la formación de agregados, macroporosidad, la infiltración y características de retención del agua. Sus actividades junto con los procesos físicos y químicos regulan la fertilidad de suelo y contrarrestan los procesos de degradación (Lee y Foster 1991).

Los diversos sistemas que clasifican a la biota del suelo varían considerablemente, y se basan en su taxonomía, tamaño del cuerpo (largo y ancho), preferencias de hábitat, hábitos alimenticios y distribución (Rapoport 1959).

Los organismos desintegradores se clasifican de acuerdo a su tamaño, se dividen en cuatro grandes grupos (Swift *et al.* 1979, Golley 1983, Plowman 1990): a) microbiota: hongos y bacterias, su biomasa va de 1 a 100 g m⁻², su densidad varía de 1 a 1 x 10⁶ millones por m² y el tamaño puede ir de 0.1 a 20 µm para las bacterias, hasta varios metros para el micelio de los hongos; su principal actividad es transformar químicamente la materia orgánica; b) microfauna: protozoarios, nemátodos, rotíferos, tardígrados, pequeños colémbolos y ácaros, su biomasa va de 1.5 a 6 g m⁻², su densidad es muy parecida a la de la microbiota, su longitud es menor a 2 milímetros y su diámetro es de 1 mm, estando involucrados principalmente en la trituración del mantillo; c) mesofauna: colémbolos y otros apterigotos (proturos, dipluros y thysanuros), ácaros, larvas de dípteros y algunos géneros de pequeños coleópteros, su longitud va de 2 a 10 mm, su diámetro de 1 a 2 mm, con una biomasa de 0.01 a 10 g m⁻² y una densidad que va de unos cientos a varios millones por m⁻²; su actividad regula la población microbiana y recicla desechos de otros grupos; d) macrofauna: formada por organismos grandes, como artrópodos, diplópodos, isópodos, anfípodos, insectos, moluscos y lombrices, con una biomasa que va de 0.1 a 2.5 g m⁻², una densidad de cientos a miles por m⁻² y con una longitud mayor a 10 mm, su diámetro es superior a los 2 mm (Swift *et al.* 1979).

En relación a la sucesión de organismos durante la descomposición, ésta es muy compleja y participan numerosas especies (Swift *et al.* 1979; Aber y Melillo. 1991), su actividad puede ser modificada por la temperatura, pH, textura del suelo, humedad y la composición química de la hojarasca (Couteaux *et al.* 1995). También, la actividad animal como la de las aves o la de los macroinvertebrados, altera o modifica las condiciones de la materia orgánica e influye en el potencial de inoculación y habilidad competitiva de la microbiota, ya que reduce la materia orgánica a fragmentos más pequeños. De esta manera, la estructura de la comunidad de microorganismos y el patrón sucesional de la microbiota sobre el decaimiento de la materia, pueden ser modificados por la actividad de la fauna desintegradora (Plowman 1990). Igualmente, mayores valores de algunas características del suelo como la porosidad, aireación y contenido de materia orgánica, favorecen la actividad de los desintegradores.

La destrucción de los ecosistemas naturales tiene repercusiones no sólo en el balance global de carbono y el ciclo de nutrientes, sino también en el proceso de descomposición, por lo que es necesario realizar estudios desde el punto de vista taxonómico y ecológico en un contexto de manejo de recursos naturales (Álvarez-Sánchez 2001).

2. ANTECEDENTES

2.1 Descomposición: Estudios en México.

A pesar de la importancia del proceso de descomposición en los ecosistemas, éste ha sido poco evaluado en nuestro país (Cuadro 2). Se han medido las tasas de descomposición tomando en cuenta la proporción de peso remanente (PPR), la tasa de descomposición (k), la gravedad específica (en el caso de las ramas), los escarabajos pásalidos (presentes en troncos), el cociente C/N, el contenido de humedad (ramas), la meso y macrofauna, hongos hypomycetes y la concentración de carbono, nitrógeno y fósforo; en la mayoría de estos trabajos el material vegetal utilizado es la fracción foliar de la hojarasca, ya que ésta representa el mayor aporte a la hojarasca total (Álvarez-Sánchez 2001).

Los estudios iniciaron analizando las tasas de descomposición de las hojas de especies arbóreas de una selva baja caducifolia, en el occidente del país, utilizando bolsas de malla que es una forma directa de estudiar la descomposición (Martínez-Yrizar 1980). En este trabajo, los resultados demostraron que existen diferencias en la descomposición al comparar diferentes tamaños de malla, siendo más rápida con malla grande, ya que permite el acceso a la mayoría de los grupos de la fauna desintegradora.

En el cuadro 2, se mencionan los trabajos en los que se evaluó la descomposición en diferentes condiciones, y es importante resaltar aquellos en los que se compararon las diferentes condiciones de humedad y temperatura, observándose que la descomposición es mayor en la época de lluvias que en la de secas (Martínez-Yrizar 1980, Muñoz 1992, Álvarez-Sánchez y Guevara 2003). En los estudios donde se han registrado a los organismos involucrados en la descomposición a través del tiempo, se observó una sucesión de Hyphomycetes (Heredia 1999, en: Maldonado 2004); dentro de la macrofauna, se observó que los ácaros fueron los principales componentes de la comunidad de invertebrados (Barajas-Guzmán y Álvarez-Sánchez 2003).

Cuadro 2. Estudios de descomposición realizados en México (Modificado de Álvarez-Sánchez 2001).

Tipo de vegetación	Método*	Factores analizados	Estructura utilizada	Fuente
Selva baja caducifolia	Directo	PPR	Hojas	Martínez-Yrizar 1980
Pastizales y Bosque de pino - encino	Directo	PPR, Carbono / Nitrógeno	Hojas	Montaña et al. 1988
Selva alta perennifolia	Directo	PPR, gravedad específica	Ramas	Muñoz 1992
Selva alta subperennifolia	Directo	PPR, propiedades anatómicas	Troncos	Harmon et al. 1995
Selva alta perennifolia	Directo	PPR	Hojas	Álvarez-Sánchez y Becerra 1996
Bosque mesófilo de montaña	Directo	PPR, Hyphomycetes	Hojas	Heredia 1999
Selva alta perennifolia	Indirecto	k	Hojasrasca total	Álvarez-Sánchez y Guevara 1993
Selva alta perennifolia	Directo	PPR, meso y macrofauna	Hojas	Barajas-Guzmán y Álvarez-Sánchez 2003
Bosque mesófilo de montaña	Directo	Categorías de descomposición, escarabajos pasálidos	Troncos	Castillo y Reyes-Castillo 2003

* Método directo, se refiere a la observación directa de la proporción de peso remanente (PPR); método indirecto, se refiere al establecimiento de categorías cualitativas de descomposición o a determinar la constante de descomposición (k).

Los estudios de descomposición de madera se iniciaron con trabajos que utilizaron métodos indirectos para establecer categorías de descomposición (Castillo y Reyes–Castillo 2003); los resultados registrados demostraron un mayor porcentaje de pasálidos (38.3 %) en troncos en etapas intermedias de pudrición.

En cuanto al primer análisis de la descomposición de ramas, se llevó a cabo un estudio diferencial en cuanto al diámetro, así como su caída y acumulación en una selva tropical húmeda, donde se encontró que el patrón fue altamente estacional, aunque no se encontraron diferencias entre los dos diámetros utilizados, que fueron menores a 2 centímetros y mayores a 15 centímetros (Muñoz 1992).

En uno de los estudios para evaluar la descomposición en la madera, se analizaron las tasas de descomposición y la biomasa del detritus de madera fina (< 10 cm de diámetro) y gruesa (>10 cm de diámetro), en una selva mediana subperennifolia de la Península de Yucatán, donde se utilizó un método directo y se encontró que la mayor parte de esta masa fina proviene de los disturbios provocados por huracanes, mientras que la masa gruesa se encontró en sitios perturbados por incendios catastróficos siendo esta gran acumulación de detritus una fuente importante de nutrimentos. Además, la tasa de descomposición varió en gran parte en relación al tipo de especie vegetal y al diámetro de los segmentos de las ramas (Harmon *et al.* 1995).

Debido a que la descomposición involucra varios factores y diversos procesos, es necesario realizar estudios más completos que evalúen de mejor manera éstos, y poder integrarlos para poder tener una visión más detallada del proceso.

2.2 Contenido de C y N.

Uno de los factores que afectan el proceso de descomposición, es la composición química del tejido. Por ello, se han utilizado varios parámetros químicos de la hojarasca como predictores de las tasas de descomposición; el contenido de lignina y nitrógeno, los cocientes carbono/nitrógeno y lignina/nitrógeno, son los mejores indicadores de este proceso (Aerts 1997).

El uso de cocientes que comparan el carbono orgánico y otros nutrimentos es de gran ayuda para analizar la inmovilización de los nutrimentos llevada a cabo por la microbiota. El cociente carbono/nitrógeno (C/N) es importante ya que el C es fuente de energía y el N, lo es por su papel estructural en las plantas y, por que se sabe que niveles altos de N favorecen la presencia de organismos desintegradores; además, se ha considerado al cociente C/N, como un índice de la calidad de la hojarasca que permite predecir parcialmente la velocidad de descomposición (Heal *et al.* 1997). Esto es, si el cociente C/N es alto (> 30), es decir si hay más concentración de C y muy poco N en la materia en descomposición, ésta será recalcitrante y se puede inferir en general, que se inmovilizará más N en la microbiota desintegradora, y por lo tanto habrá menos N para ser asimilado por las plantas, además de que la calidad del recurso tendrá una baja calidad. Por el contrario, un índice más pequeño con un cociente < de 20 (es decir mayor concentración de N), la materia será fácil de descomponer, siendo la calidad del recurso alta, por lo que el N inmovilizado será menor y estará más disponible para las plantas (Álvarez-Sánchez 2001, Instituto Mexicano del Transporte, SCT 1998).

En relación a los compuestos aromáticos que poseen las plantas, la lignina contiene una compleja variedad de enlaces orgánicos, considerados menos comunes que en otro tipo de sustancias bioquímicas en plantas superiores y animales. Se sabe que su degradación involucra una diversidad de enzimas y representa un elevado gasto energético para los organismos antes

de que obtengan una ganancia en su crecimiento o desarrollo. Esto sólo refleja algunas de las características que contribuyen a la larga vida media de dicho compuesto (Heal *et al.* 1997); por lo tanto, los componentes de la hojarasca, como las raíces finas, que contengan mayor contenido de lignina tendrán una descomposición más lenta que las hojas (Aber y Melillo 1991).

Así, la calidad del mantillo está determinada, además del cociente C/N, por el contenido de lignina (Lavelle *et al.* 1993).

En las últimas etapas de descomposición, el efecto del clima disminuye debido a altas concentraciones de lignina, y durante estas etapas se tienen indicadores como el que señala que altos niveles de N retardan el proceso de descomposición de lignina (Couteaux *et al.* 1995), lo que resulta en una descomposición más lenta. Por ello realizar estudios que analicen su influencia durante el proceso de descomposición, es también muy importante.

Entre los estudios que han correlacionado las tasas de descomposición y los distintos componentes químicos, se encuentra el trabajo de Montaña *et al.* (1988), (véase el cuadro 2), en el cual se analizaron los cambios a través del tiempo de las concentraciones de C y N, observándose un cociente que decreció con el avance de la descomposición.

2.3 Fauna desintegradora.

La fauna asociada con la hojarasca desempeña un papel importante en el proceso de descomposición. En un estudio realizado en la selva del Amazonas, de la biomasa animal total (0.21 t ha^{-1}), el 75 % era fauna del suelo que habitaba en la zona de descomposición (Fittkau y Klinge 1973). Los animales utilizan la materia orgánica y/o los microorganismos como comida, o como hábitat, su actividad altera la calidad de la materia orgánica e influye en la habilidad competitiva (Plowman 1990) además de formar parte en las cadenas tróficas que conforman el ecosistema.

Respecto a los estudios sobre la macrofauna edáfica en México, se han llevado a cabo durante los últimos 20 años, tomando en cuenta sus aspectos biológicos y ecológicos, incluyendo temas como la influencia de estos organismos en las propiedades físicas y la fertilidad del suelo y la descomposición de la hojarasca (Brown *et al.* 2001).

En uno de estos trabajos se estudió la composición e influencia de la meso y macrofauna del suelo sobre la descomposición, al analizar las cadenas de desintegradores asociadas a las hojas en descomposición de especies de la selva tropical húmeda. Como el de Barajas-Guzmán y Álvarez-Sánchez (2003) en el cual, se encontraron 19 grupos de meso y macrofauna, correspondiendo a la cadena trófica más compleja y diversa, la que presentó la mayor tasa de descomposición.

La cantidad de trabajos realizados en México sobre algunos grupos específicos de la fauna del suelo en diferentes ecosistemas es alta. Sin embargo, la mayoría de los estudios tienen un enfoque taxonómico, y los aspectos biológicos y ecológicos son escasamente abordados.

Sin embargo, uno de los problemas básicos en el estudio de la hojarasca es la necesidad de conocer qué grupos de desintegradores utilizan dicho recurso, cuál es su distribución espacio temporal y cuál es la participación de los mismos en la descomposición. En particular, existe muy poca información sobre los grupos de desintegradores que se asocian a la descomposición del tejido leñoso.

3. OBJETIVOS.

OBJETIVO GENERAL.

Analizar la composición, abundancia y cambios temporales de la meso y macrofauna del suelo que interviene en la descomposición de la fracción leñosa de la hojarasca y su relación con la calidad del sustrato.

OBJETIVOS PARTICULARES.

Describir la descomposición de la fracción leñosa de la hojarasca a través de los cambios en el peso seco.

Caracterizar los cambios en el cociente C/N de la madera a lo largo del tiempo.

Estimar los cambios en la riqueza, abundancia y diversidad de los organismos involucrados en la descomposición de la madera a lo largo del tiempo.

HIPÓTESIS.

Si la relación carbono nitrógeno (C/N) es baja, entonces la riqueza y abundancia de la meso y macro fauna será alta.

En relación al espacio disponible para los organismos, se encontrará una mayor abundancia de organismos edáficos a lo largo del tiempo en la madera con los diámetros más grandes.

4. SITIO DE ESTUDIO.

El área de estudio se localizó en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" de la Universidad Nacional Autónoma de México, ubicada en La Sierra de Los Tuxtlas, la cual es una serie de montañas de origen volcánico en la llanura costera del Golfo de México, en el sureste del estado de Veracruz.

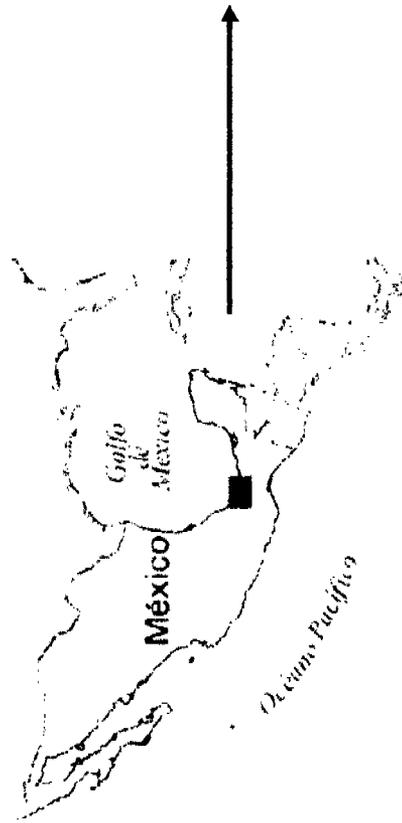
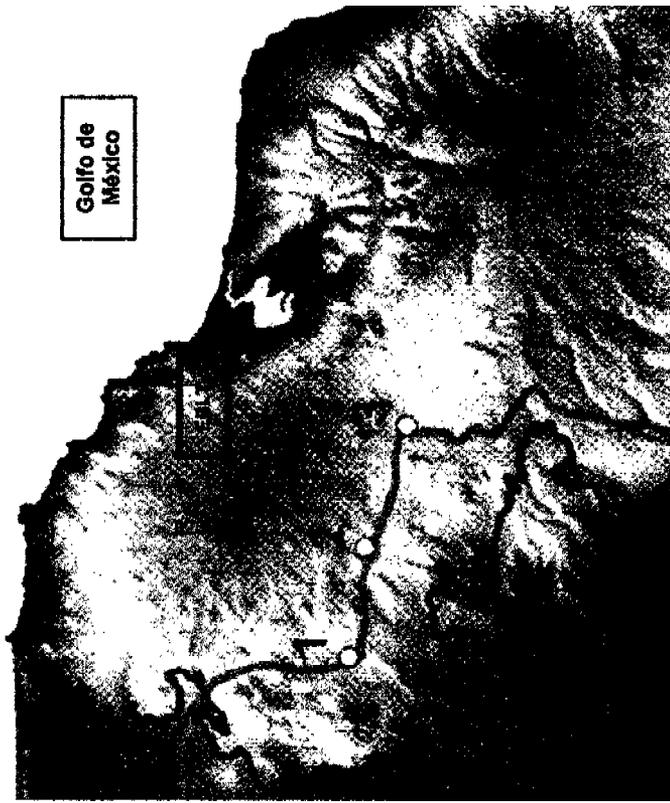
4.1 Localización.

La totalidad del área con que cuenta actualmente la Estación, 640 hectáreas, se localiza entre los 95° 04' y 95° 09' de longitud oeste y los 18° 34' y 18° 36' de latitud norte. Está localizada en la vertiente este del volcán San Martín Tuxtla y ocupa un terreno inclinado cuya altitud varía entre los 150 metros sobre el nivel del mar (m s.n.m.) en su lado este, hasta aproximadamente 650 m s.n.m. en su lado oeste (González *et al.* 1997).

4.2 Fisiografía y Geología.

La Sierra de Los Tuxtlas se origina a partir de los 200 m s.n.m. y se eleva hasta poco más de 1700 m s.n.m., su relieve tiene un origen principalmente volcánico (Martín del Pozzo 1997). Según Sousa (1968) las elevaciones más importantes son: volcán San Martín Tuxtla (1700 m), volcán Santa Marta (1650 m), cerro Pelón (1200 m), cerro Campanario (1180 m), volcán San Martín Pajapan (1145 m) y cerro Cintepec (670 m) (Soto y Gama 1997).

El origen del vulcanismo de Los Tuxtlas se remonta hasta el Oligoceno (Sommer-Cervantes *et al.* 2003), y el terreno se encuentra cubierto de andesitas originadas por lavas basálticas, así como sedimentos de arcillas tobáceas y areniscas marinas (Martín Del Pozzo 1997).



1. Santiago Tuxtla 2. San Andrés Tuxtla 3. Catemaco

Figura 1. Ubicación geográfica de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" (EBLT) (Tomado de Guevara et al. 2004).

4.3 Clima.

De acuerdo con el sistema de clasificación de Köppen modificada por García (1981), en la región de Los Tuxtlas están presentes el grupo de climas cálido A, que se caracteriza por que la temperatura media anual es mayor de 22 °C y la media del mes más frío superior a 18 °C, y el subgrupo semicálido A (C) con la media anual mayor a 18 °C.

En relación a la circulación atmosférica, la región de Los Tuxtlas se encuentra dentro del sistema de vientos alisios del hemisferio norte, cuya dirección es el noreste (Soto y Gama 1997).

En la zona se observa un gradiente de humedad muy marcado, debido a su situación con respecto a los vientos húmedos provenientes del Golfo de México y al efecto de barrera que ejerce la propia sierra (Soto y Gama 1997). La precipitación promedio anual es de 4725 mm y la del mes más seco es mayor de 60 mm (Sommer–Cervantes *et al.* 2003). La mayor concentración de lluvia ocurre en el verano, aunque es importante mencionar que la región se ve afectada por la presencia de dos tipos de perturbaciones atmosféricas, los ciclones tropicales y los "nortes" que aportan aproximadamente el 15% de l total de la precipitación anual y ocasionan que la temperatura descienda hasta los 10 °C (Soto y Gama 1997).

4.4 Suelo.

Los tipos de suelo que han identificado en la región son: los Andosoles, Cambisoles, Regosoles, Lixisoles y Gleysoles (Sommer–Cervantes *et al.* 2003).

Son suelos jóvenes que poseen una estructura que va de fina a masiva compacta, con textura limosa en el horizonte superior y arcillosa a mayor profundidad, con un porcentaje de arena del 10 % y una porosidad del 40 % (Flores *et al.* 1999). Tienen buena aireación, la porosidad es media y el balance

de agua es adecuado, lo que propicia una fuerte actividad biológica que descompone en forma rápida la hojarasca, lo que a su vez aporta altos contenidos de nitrógeno. En general, no se presentan problemas de erosión y el drenaje del sitio es eficiente. El contenido de humedad varía con la profundidad y es de hasta 6% a los 40 centímetros. El pH varía entre 6.8 y 6.2 (Flores *et al.* 1999).

En cuanto al balance de nutrimentos existe una reserva adecuada de K y Ca intercambiables y de N total, sin embargo, la capacidad de intercambio catiónico va desde los 11.4 a los 34.4 miliequivalentes/100 gramos (Flores *et al.* 1999); la materia orgánica presente en el suelo varía de 9.3 a 18.4 % (Fragoso y Lavelle 1992), y la relación de C/N es en promedio adecuada para una fácil descomposición (Sommer–Cervantes *et al.* 2003).

4.5 Vegetación.

El área de la Estación está cubierta mayoritariamente por selva alta perennifolia (Miranda y Hernández 1963).

En esta región existen tres estratos poco diferenciados (Ibarra–Manríquez *et al.* 1997):

- 1) El primero o inferior de 0 a 10 metros de altura, dominado principalmente por *Astrocaryum mexicanum*, *Faramea accidentalis*, *Trophis racemosa*, *T. mexicana* y *Guarea bijuga*.
- 2) Segundo o medio de 10 a 20 metros de altura que comprende principalmente a *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Cymbopetalum bailloni*, *Dendropanax arboreus* y *Stemmadenia donnell – smithii*.
- 3) Tercero o estrato superior de 20 a 35 metros donde se encuentran principalmente *Nectandra ambigens*, *Ficus yoponensis*, *Poulsenia armata*, *Dussia mexicana* y *Brossimum alicastrum*.

La fisonomía de la región se denomina como bosque de árboles altos, troncos gruesos y lisos, copas aplanadas y hojas de pequeñas a medianas, todo ello característico de los rasgos adaptativos al hábitat de la selva alta. La flora de la región pertenece al Reino Biogeográfico Neotropical y es el punto más al norte de selva tropical lluviosa en el continente (González *et al.* 1997).

4.6 Descripción de las especies.

***Ficus yoponensis* Desvaux (Moraceae).**

Se le conoce como amate o tomatillo. Se distribuye por el Golfo de México en Veracruz y Tabasco y en el Pacífico desde Nayarit hasta Chiapas. Es un árbol que puede alcanzar los 35 metros de altura y que presenta un diámetro de 90 centímetros a la altura del pecho, el tronco es derecho y con grandes contrafuertes; la copa es densa redondeada y abierta con ramas ascendentes, es uno de los elementos más característicos del estrato superior de la selva. La corteza puede ser lisa o rugosa con rugosidades y fisuras muy finas, de color amarillo claro brillante a gris plomizo, sin olor ni sabor, con lenticelas de 2 a 3 milímetros, de color café rojizo, abundantes; corteza interna de color blanco rosáceo y 1 milímetro de grosor y la externa de 7 a 12 milímetros, cuando es cortada se produce un látex blanco pegajoso. El grosor total es de 15 milímetros. (Barajas *et al.* 1997).

La albura y el duramen de la madera son de color blanco amarillento, con figura de arcos superpuestos muy notable debido a las bandas concéntricas de parénquima que son más blanquecinas que el resto de la estructura, sin olor ni sabor, lustre medio a bajo, textura mediana, grano recto a entrecruzado, blanda y ligera, presentando 0.45 de gravedad específica. Los anillos de crecimiento no son evidentes pero se pueden ver círculos

concéntricos parecidos que son producidos por las bandas de parénquima (Barajas *et al.* 1997).

Sus hojas son simples, dispuestas en espiral, oblanceoladas, elípticas, glabras y con abundante exudado blanco, de 5 a 8 centímetros de largo y de 3 a 7 centímetros de ancho, con la base aguda y el ápice acuminado o cortamente acuminado (Ibarra-Manríquez y Sánchez 1997).

Esta especie forma parte de aquellas que conforman el dosel, sin embargo su densidad en la zona es muy escasa, de 1 a 3 individuos por hectárea, aún así es muy importante por la gran cobertura que brinda y por representar aproximadamente el 1.5 % del total de individuos de la región (Bongers *et al.* 1988).

***Nectandra ambigens* Blake (C. K. Allen) (Lauraceae).**

Su nombre común es de laurel, se distribuye en el país por los estados de Nayarit, San Luis Potosí, Puebla, Oaxaca, Chiapas, Tabasco y Veracruz. Es un árbol de hasta 40 metros de altura y 100 centímetros de diámetro a la altura del pecho, el tronco es cilíndrico y recto, con contrafuertes de 0.5 a 2 metros de altura y 3 m de extensión lateral, tabulares y planos, de 5 a 8 por tronco, copa densa redondeada, ramas ascendentes, y filotaxia en espiral. La corteza es escamosa de color pardo oscuro y a veces negruzco, con escamas irregulares y granuladas, presenta lenticelas suberificadas y protuberantes. La corteza interna es de color crema amarillenta y fibrosa; el grosor total es de 10 milímetros (Barajas *et al.* 1997).

Las características generales de la madera son albura de color amarillo verdoso claro, sin diferencia con el duramen, sin olor ni sabor, lustre muy alto con tonalidad dorada, textura mediana a áspera, grano entrecruzado, dureza y peso medianos, presentando 0.57 de gravedad específica. Los anillos de crecimiento son inconspicuos (Barajas *et al.* 1997). Tiene yemas de 7 a 10

milímetros de largo, agudas, desnudas, seríceas, verde grisáceas, pubescentes, estípulas ausentes, hojas dispuestas en espiral, simples; láminas de 11 x 3.8 a 30 x 9.5 centímetros, oblongas o elípticas a veces ligeramente asimétricas con el margen entero, ápice acuminado, base aguda, verde oscuras y brillantes en el haz, verde grisáceas en el envés, glabras en ambas superficies; láminas con glándulas transparentes; enervación prominente en el envés; pecíolos de 1 a 2,54 centímetros de largo, seríceos en hojas jóvenes, glabros en las adultas; las hojas tienen un fuerte olor a aguacate cuando se estrujan; las hojas jóvenes tienen un fuerte color rosado o rojizo (Pennington y Sarukhán 1998).

La densidad de individuos de esta especie en la zona es de 76 individuos > 5 metros de altura y de 42 individuos > 10 centímetros de diámetro a la altura del pecho (Bongers *et al.* 1988). El valor de importancia en esta especie llega a ser de hasta un 40% cuando ocupa el primer lugar de dominancia, en la Reserva es la especie arbórea que predomina en partes de menor elevación (Dirzo *et al.* 1997).

La alta calidad y durabilidad de la madera hace que sea muy utilizada para la construcción de viviendas y para la elaboración de muebles.

5. MÉTODOS

En este trabajo se evaluó el proceso de descomposición midiendo el porcentaje de peso seco remanente (PPR) del tejido leñoso a través del tiempo. Se determinaron las tasas de descomposición (k) y se analizaron los cambios en la concentración de C y N a lo largo de la descomposición. Simultáneamente, se analizaron los cambios en la densidad de la madera. Al mismo tiempo, se evaluó la abundancia y diversidad de la fauna edáfica a lo largo de todo el proceso (Figura 2).

5.1 Diseño experimental.

El experimento inicio en Junio de 2003, cuando empezó la temporada de lluvias.

Se utilizaron dos especies de árboles que son característicos de la zona de estudio, *Ficus yoponensis* y *Nectandra ambigens*, siendo ésta de amplia distribución; estas especies fueron seleccionadas ya que estudios previos de descomposición de hojarasca han demostrado que presentan tasas de descomposición foliar contrastantes, desde tres meses (*F. yoponensis*) hasta casi dos años (*N. ambigens*) (Álvarez-Sánchez y Becerra 1996).

Se seleccionaron tres árboles dentro de los límites de la Estación de Biología: dos de *F. yoponensis* y uno de *N. ambigens*, de los cuales se midieron y cortaron varias ramas de cada uno, hasta alcanzar 140 fragmentos de cada uno de los diámetros utilizados: 2, 4, 8 y 14 centímetros, de acuerdo al criterio establecido por Harmon *et al.* (1995) con respecto al almacenamiento de detrito de madera fina (< de 10 cm de diámetro) y gruesa (> de 10 cm de diámetro). Todos los fragmentos tuvieron 20 centímetros de longitud.

Para cada una de las muestras se tomó el peso húmedo y posteriormente se etiquetaron con placas de metal repujado indicando en cada una de ellas: el sitio en el que serían colocados, la inicial de la especie a la que pertenecía la

rama, (*Ficus* (F) o *Nectandra* (N)), el diámetro indicado con letras (a = 2cm, b = 4cm, c = 8cm y d = 14cm), y un número progresivo del 1 al 35, que sirvió para el control estadístico de las colectas. El experimento consistió en 10 réplicas en total para cada una de las especies y los diámetros, para un total de 560 troncos.

5.2 Trabajo de campo.

Posteriormente, las muestras fueron colocadas al azar en filas separadas sobre el suelo de la selva, en la zona de experimentación de la Estación de Biología de "Los Tuxtlas", cada fila estaba separada por 30 centímetros aproximadamente. Se tomaron previamente 80 ramas correspondientes al muestreo del tiempo 0.

Se realizaron seis muestreos que abarcaron de junio del 2003 a junio de 2004. Cada 60 días se tomaron de forma aleatoria, 5 réplicas de cada uno de los diámetros, de las dos especies en los dos sitios, para un total de 80 por muestreo.

Los sitios están localizados dentro de la misma reserva de la Estación, cubiertos por mantillo conformado por la hojarasca de especies características de la selva de "Los Tuxtlas" como: *Astrocaryum mexicanum*, *Chameadora tepejilote*, *Guarea grandifolia*, *Poulsenia armata*, *Stemmadenia donnell - smithi*, *Orthion oblanceolatum*, *Dendropanax arboreus*, *Spondias radlkolferi*, *Cymbopetalum baillonii*, *Trophis mexicanum*, *Vatairea lundellii*, *Brosopetalum sp.* y numerosas Aráceas del género *Spathiphyllum* (Ibarra-Manríquez et al. 1997); sin embargo, el dosel estaba abierto lo que permitía una buena entrada de luz.

5.3 Trabajo de laboratorio.

La descomposición de las ramas se analizó basándose en la Proporción de Peso seco Remanente (PPR). Para ello, se procedió a secar las ramas por un periodo de 45 días, en un horno a una temperatura de 80 ° C.

Además se realizó un análisis cuantitativo de cada uno de los troncos extraídos, determinándose su peso seco, concentración de carbono y nitrógeno para conocer el cociente C/N y densidad de la madera (peso por unidad de volumen).

La determinación de la concentración de Carbono se realizó por combustión seca en un analizador automático de carbono Shimadzu TOC 5000-A, para lo cual se sigue el procedimiento de operación definido por el fabricante y los procedimientos operativos de control de calidad del Laboratorio de Fertilidad de Suelos del Colegio de Postgraduados (Etchevers *et al.* 2005).

La determinación de la concentración de Nitrógeno se llevó a cabo por digestión húmeda con la mezcla ácida sulfúrico-salicílico y destilación semimicro Kjeldahl por arrastre de vapor y titulación con ácido sulfúrico 0.05N de acuerdo con las metodologías usadas por el Laboratorio de Fertilidad de Suelos del Colegio de Postgraduados (Bremmer 1965, Etchevers 1992).

Estos análisis se realizaron en el Laboratorio de Fertilidad de Suelos, en el Colegio de Posgraduados.

Para determinar la abundancia de la fauna edáfica se utilizaron los embudos de Berlese – Tullgren, mediante la técnica de calor y luz, después de la colecta las muestras se colocaron cada una en un embudo y se les aplicaba una fuente de luz; esto hace que los organismos que se encuentren en el interior de la madera, salgan y caen dentro de un frasco, con alcohol al 70% para conservar a los organismos y posteriormente, identificarlos y cuantificarlos con ayuda de un microscopio estereoscópico.

5.4 Análisis de resultados.

Se realizó un análisis de varianza (ANDeVA) de tres vías sobre los datos del peso seco remanente, los cuales se transformaron a:

$$\text{arcoseno} \sqrt{\frac{\text{peso remanente (\%)}}{100}}$$

Cuando el análisis mostró que existían diferencias significativas, se aplicó la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey.

Se consideraron tres variables: especie (*Ficus* y *Nectandra*); diámetro (2, 4, 8 y 14 centímetros) y tiempo de exposición (60, 120, 180, 240, 300 y 360 días). Las pruebas estadísticas se realizaron en el programa STATISTICA '98.

Para estimar la constante de descomposición (**k**) (Olson 1963), se utilizó el modelo exponencial negativo simple, donde el porcentaje de peso seco remanente es la variable dependiente y el tiempo de exposición la variable independiente.

$$X_t = X_o e^{-kt}$$

En donde:

t = es el tiempo (días),

X_o = es el peso seco en el tiempo cero, y

X_t = el peso seco remanente en el tiempo **t**.

Con los valores de **k** se estimó la vida media (**0.6931/k**), la cual refleja el tiempo que se requiere para que el material en descomposición pierda la mitad de su peso original, así como cuando se espera ocurrirá el 95% de pérdida del material (**3/k**) (Olson 1963).

Para determinar el cociente C/N, se evaluó el contenido de Carbono y Nitrógeno totales a las muestras de las colectas inicial y final (0 y 360 días, respectivamente) de cada especie y diámetro. Con los resultados obtenidos de los análisis, se realizó una Prueba de *t*, para encontrar las diferencias de las concentraciones con respecto al tiempo.

La densidad (peso / unidad de volumen) de cada muestra se obtuvo con el peso seco de los troncos, el cuál se dividió en el volumen geométrico de cada uno; éste se obtuvo con la fórmula del cilindro:

$$V = \pi \times r^2 \times h$$

La finalidad, es seguir los cambios a través del tiempo y conocer la relación que guarda ésta con la presencia de la fauna edáfica.

Así mismo, con los datos obtenidos del conteo de los organismos edáficos se realizaron histogramas, para indicar los cambios en la abundancia durante el experimento.

Además, se realizó un Análisis Multivariado de Grupos (*Cluster analysis*) en STATISTICA '98 para conocer la similitud que existe entre la abundancia y composición de los organismos en las diversas categorías diamétricas.

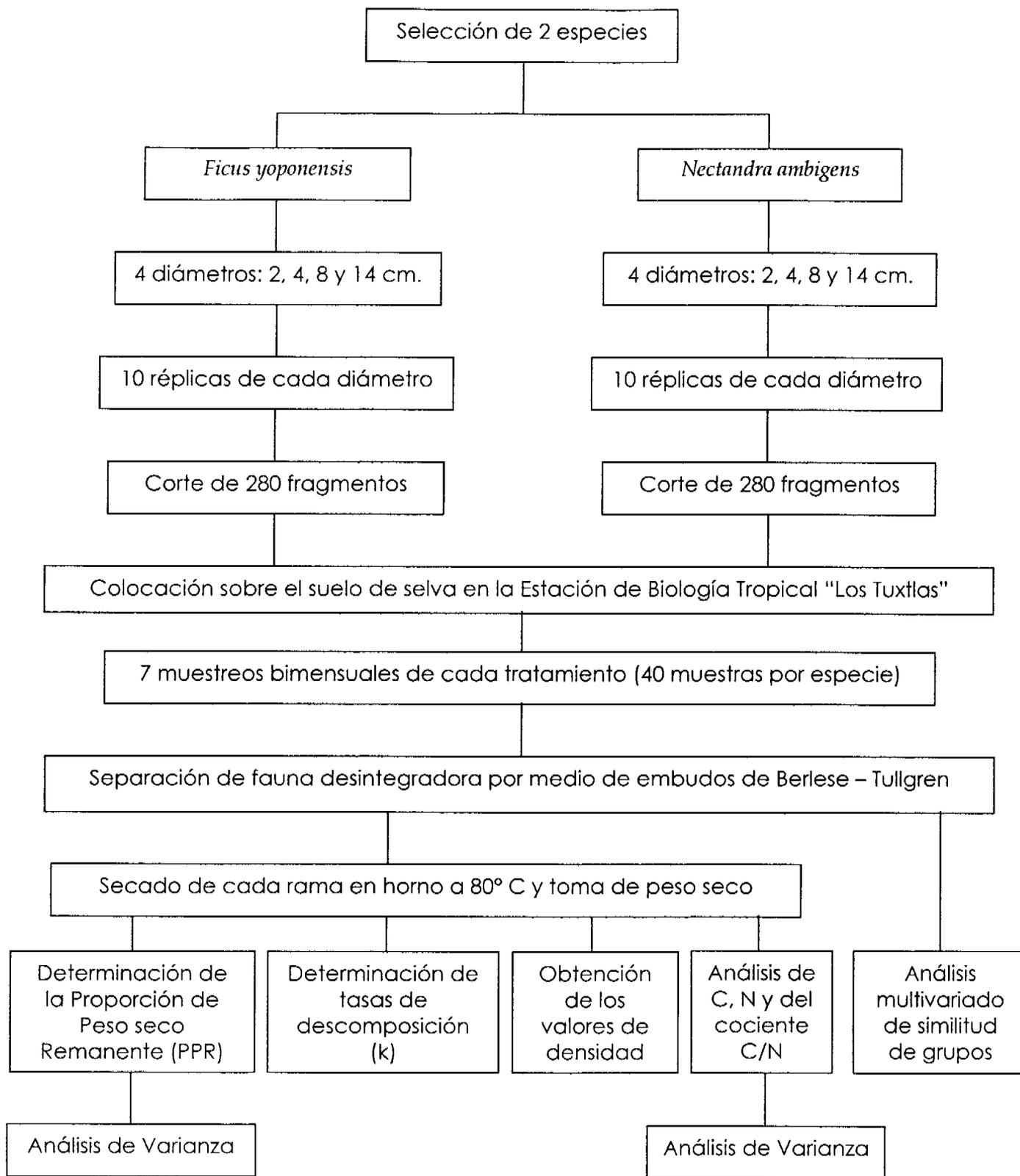


Figura 2. Diagrama de flujo donde se muestra los métodos seguidos en este trabajo.

6. RESULTADOS

6.1 Descomposición.

Se encontraron diferencias significativas entre las especies ($F_{(1,504)} = 44.51$, $p < 0.001$) (Apéndice 1), siendo *Ficus yoponensis* quien tuvo la pérdida de peso más alta, con un promedio de 56.57 %. La mayor pérdida se encontró en el diámetro de 8 cm con un peso remanente de sólo 35.63 % al finalizar el experimento; el diámetro que menos peso perdió fue el de 4 cm con 43.50 % de peso remanente (Figura 3a)

Nectandra ambigens tuvo la mayor pérdida (43.34 %) en el diámetro de 4 cm, y la menor pérdida se presentó en el diámetro más pequeño y en el más grande con sólo un 37 % en ambos casos, a los 180 y 360 días de transcurrido el experimento (Figura 3b).

Con respecto al tiempo también se encontraron diferencias significativas ($F_{(6,504)} = 106.46$, $p < 0.001$) (Apéndice 1); siendo a los 300 días los registros de pérdida más importantes (Figura 3b).

Al aplicar la Prueba de Tukey, se encontraron cinco grupos, donde se separaron claramente el tiempo cero (inicio del experimento) y el tiempo seis (360 días).

En la figura 4, se observan los cambios que sufrieron cada uno de los diámetros con respecto al tiempo. En todos ellos, las mayores pérdidas de peso se registraron en *F. yoponensis*, siendo en el diámetro de 8 cm el registro de pérdida de peso más grande, 64.37 % al final del experimento. Para *N. ambigens*, al término del experimento el diámetro de 4 cm, fue en el que se encontró el mayor peso remanente con 56.65 % (Figura 4). No se encontraron diferencias significativas entre los diámetros en ninguna de las dos especies.

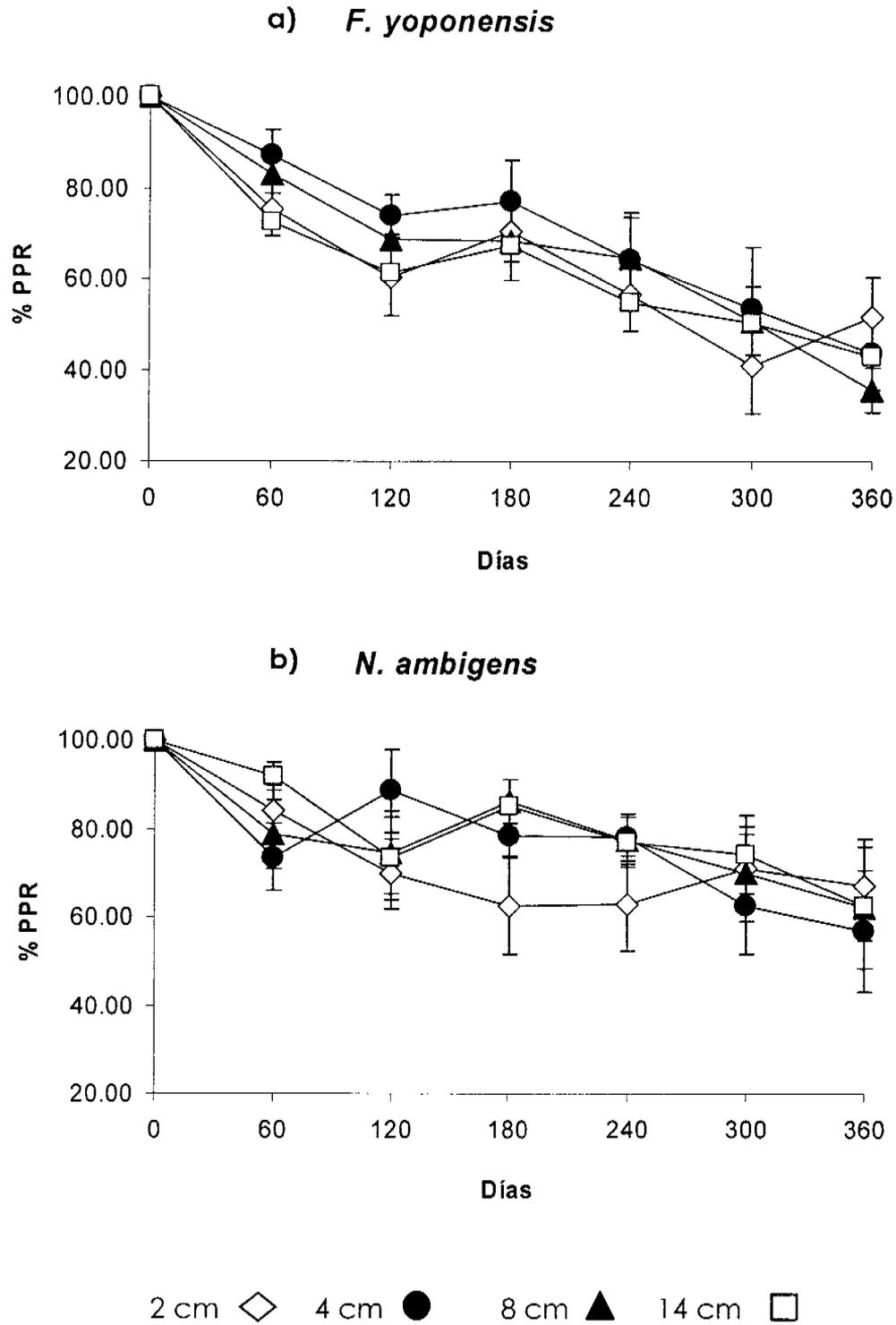


Figura 3. Valores promedio del Porcentaje de Peso seco Remanente (\pm EE).

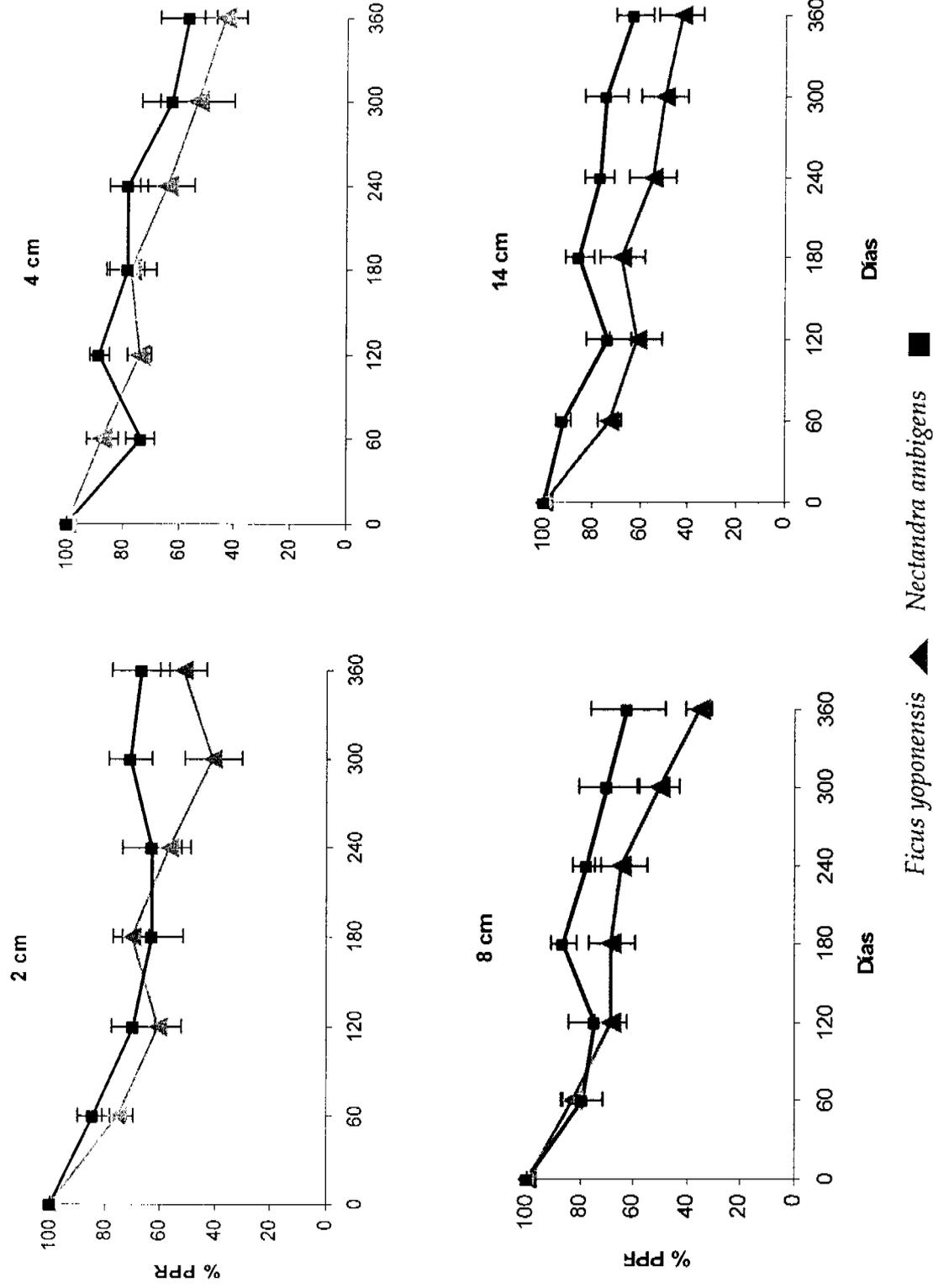


Figura 4. Valores de Porcentaje de Peso Remanente en los diferentes diámetros (\pm EE) con respecto al tiempo.

6.2 Tasas de descomposición.

En el cuadro 3, se muestran los datos referentes a las tasas de descomposición (k).

La tasa más alta, es decir la especie que tuvo la descomposición más rápida fue *F. yoponensis*; el valor promedio fue de 0.0185. La descomposición más rápida ocurrió en el diámetro de 8 cm. Para todos los diámetros en esta especie, se necesitan de 36 a 38 días para que se descomponga la mitad del peso total y para perder el 95 % del peso se necesitarían de 156 a 166 días, en promedio.

N. ambigens (0.0173 en promedio), presentó la descomposición más rápida en el diámetro de 8 cm y la más lenta en el diámetro de 4 cm. En lo referente a la vida media se puede observar que los fragmentos de esta especie, necesitan de 38 a 42 días para perder el 50 % de su peso y se requerirían, de acuerdo al modelo, más de 170 días en promedio para perder el 95 % de peso.

Cuadro 3. Tasas de descomposición k (día⁻¹), tiempo en días para que desaparezca el 50 % (vida media) y el 95 % del peso seco.

Especie	Diámetro (cm)	k (día ⁻¹)	Vida media	95 %
<i>F. yoponensis</i>	2	0.0179	38.546	166.843
	4	0.0186	37.141	160.763
	8	0.0191	36.265	156.971
	14	0.0186	37.127	160.702
<i>N. ambigens</i>	2	0.0178	38.970	168.678
	4	0.0179	38.760	167.768
	8	0.0165	41.955	181.598
	14	0.0175	39.528	171.092

6.3 Concentración de carbono y nitrógeno (Cociente C/N).

Para conocer las concentraciones de Carbono y Nitrógeno, se analizaron cuatro réplicas de cada especie por diámetro, tomando sólo los muestreos correspondientes a los 0 y 360 días (primero y último, respectivamente); los resultados se muestran en la cuadro 4.

Al analizar las concentraciones iniciales de los nutrimentos entre las especies para cada diámetro, en todos los casos hubo diferencias significativas: C ($F_{(7,56)} = 10.17$, $p < 0.001$); N ($F_{(7,56)} = 25.96$, $p < 0.001$) y cociente C/N ($F_{(7,56)} = 19.54$, $p < 0.001$) (Apéndice 2).

6.3.1 Muestreo inicial.

F. yoponensis, en las ramas sin descomposición presentó concentraciones de C, con muy poca variación entre diámetros, de 46.21 % en el más pequeño (2 cm) hasta 47.22 % en el de 14 cm. El caso del N fue inverso, ya que la mayor concentración se encontró en el diámetro de 2 cm con 0.53 % y en el diámetro de 14 cm disminuyó hasta 0.27 %. El rango del cociente C/N, varió de 92.42 en el diámetro de 2 cm, a 179.52 en el diámetro más grande (14 cm) (Cuadro 4).

En *N. ambigens*, la menor concentración de C fue en el diámetro de 4 cm, con 47.36 %, sin embargo, varió muy poco entre cada uno de los diámetros, la mayor concentración fue de 48.75 % en el diámetro de 8 cm; para el N, la menor concentración se encontró en el diámetro de 14 cm (0.38 %); por lo tanto fue en este diámetro donde se encontró el cociente más alto de C/N, 129.8 (Cuadro 4).

6.3.2 Muestreo final.

Los fragmentos de *F. yoponensis* al final del experimento, presentaron valores de C que cambiaron de 45.75 a 48.94 %; la menor concentración correspondió al

diámetro de 8 cm y la mayor al de 2 cm. La menor concentración de N fue de 0.39 % en el diámetro más grande y de 0.63 % en el de 2 cm; respecto al cociente C/N, fue menor en el diámetro más pequeño (81.84) y mayor en el más grande (126.06) (Cuadro 4).

N. ambigens tuvo la mayor concentración de C en el diámetro de 14 cm (51.25 %). La concentración de N más pequeña también se presentó en este diámetro (0.38 %), por lo que consecuentemente el cociente C/N fue el más grande en este tamaño de muestra (157.34) (Cuadro 4).

Al realizar la Prueba de *t*, se encontraron los siguientes resultados: para *F. yoponensis*, en las concentraciones de C, las diferencias fueron en el primer diámetro ($t = -4.51$, $p < 0.001$) con respecto a los valores después de transcurrido un año; en el caso del N, sólo hubo diferencias en el diámetro de 14 cm ($t = -3.63$, $p < 0.05$) igual que para el cociente C/N, ($t = 3.63$, $p < 0.05$). En *N. ambigens* hubo diferencias en el diámetro de 2 cm ($t = -2.82$, $p < 0.05$), en el de 4 cm ($t = -12.33$, $p < 0.001$) y en el mas grande (14 cm) ($t = -5.11$, $p < 0.001$). En el caso del N, no hubo diferencias en ninguno de los diámetros (Apéndice 3).

La concentración de C, tanto en la colecta inicial como en la final, fue menor en *F. yoponensis* (46.79 y 47.47 %, respectivamente), en comparación con la de *N. ambigens* (48.19 y 49.59 % inicial y final, respectivamente). En el caso del N, *N. ambigens* presentó los promedios mayores en ambas colectas (0.468 %y 0.493 %), en comparación con *F. yoponensis* (0.385 % y 0.477 %). Respecto al cociente C/N, en la colecta inicial fue en promedio de 133.004 en *F. yoponensis*, siendo menor en *N. ambigens* (108.203). En la colecta final fue más grande en *N. ambigens* (119.254) que en *F. yoponensis* (109.173) (Apéndice 4, en el cual se muestran los valores del error estándar (EE) para cada caso).

En relación al cociente C/N, en *N. ambigens* se presentó el valor más grande (157.34). En ambas especies, los mayores cocientes fueron en los diámetros más grandes (14 cm) (Cuadro 4).

Cuadro 4. Concentraciones totales promedio de C, N y valores del cociente C/N (n=8) ($\bar{X} \pm EE$).

		<i>Ficus yoponensis</i>				<i>Nectandra ambigens</i>			
		2 cm	4 cm	8 cm	14 cm	2 cm	4 cm	8 cm	14 cm
INICIAL	% C	46.21 *	46.96	46.8	47.22	48.13 **	47.36 *	48.75	48.52 *
		(0.3)	(0.16)	(0.31)	(0.29)	(0.31)	(0.11)	(0.07)	(0.54)
	% N	0.53	0.39	0.35	0.27 **	0.63	0.46	0.41	0.38
	(0.04)	(0.016)	(0.019)	(0.018)	(0.01)	(0.014)	(0.023)	(0.013)	
	C/N	92.42	122.81	137.27	179.52 **	76.5	104.23	122.29	129.8
		(10.139)	(5.12)	(8.68)	(13.08)	(1.5)	(3.43)	(7.63)	(3.07)
FINAL	% C	48.94	47.57	45.75	47.66	49.48	49.25	48.42	51.25
		(0.56)	(1.21)	(1.42)	(1.48)	(0.4)	(0.12)	(1.16)	(0.17)
	% N	0.63	0.46	0.42	0.39	0.70	0.46	0.44	0.38
	(0.05)	(0.06)	(0.04)	(0.02)	(0.108)	(0.05)	(0.054)	(0.071)	
	C/N	81.84	111.84	116.95	126.06	82.96	118.31	118.41	157.34
		(8.83)	(11.98)	(13.75)	(8.73)	(13.45)	(15.42)	(12.12)	(20.55)

Resultados de la Prueba de t. Diferencias significativas de la colecta inicial con respecto a la colecta final. (* p < 0.001, ** p < 0.05)

6.4 Densidad.

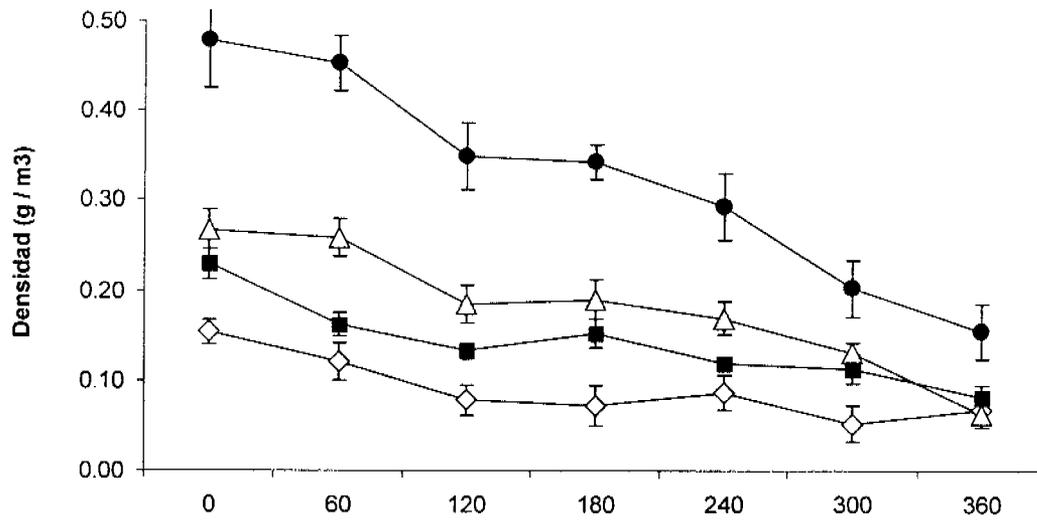
Se encontraron diferencias significativas entre todos los factores analizados: especie ($F_{(1,504)} = 50.09$, $p < 0.001$); diámetros ($F_{(3,504)} = 95.27$, $p < 0.001$), y tiempo ($F_{(6,504)} = 31.79$, $p < 0.001$) (Apéndice 5).

La prueba de Tukey, aplicada para el tiempo 0 y 6 (0 y 360 días, respectivamente), mostró en *F. yoponensis* que el diámetro más pequeño (2 cm) junto con los dos diámetros más grandes (8 y 14 cm) muestran similitudes en relación a su densidad, lo que los diferencia del diámetro de 4 cm. Esta tendencia cambió con respecto al año del experimento, ya que sólo se formó un solo grupo (Apéndice 5). En el caso de *N. ambigens*, tanto en el tiempo cero como en el tiempo 6, los resultados de la prueba sólo describieron un solo grupo para todos los diámetros (Apéndice 5).

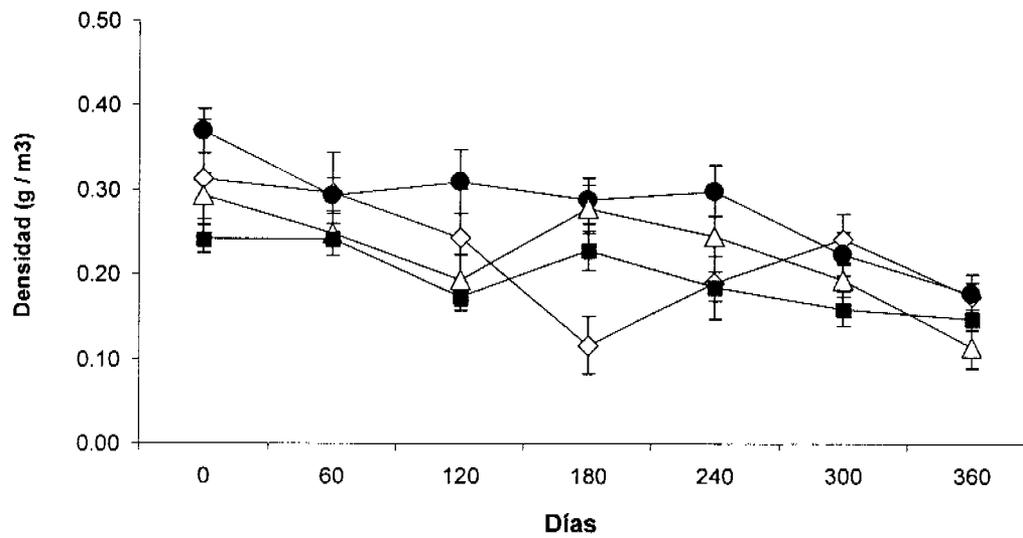
F. yoponensis en el diámetro más pequeño (2 cm) presentó la menor densidad a los 300 días de iniciado el experimento, con sólo 0.05 g/m³; los demás diámetros presentaron su menor densidad a los 360 días (0.15, 0.06 y 0.08 g/m³; respectivamente) (Figura 5).

Para el caso de *N. ambigens*, la menor densidad se presentó a los 360 días en el diámetro de 8 cm, con 0.11 g/m³; los demás diámetros también presentaron sus densidades más pequeñas al año del experimento, 0.17 g/m³ para el de 2 cm, 0.18 g/m³ para el de 4 cm y 0.15 g/m³ para el diámetro más grande (14 cm) (Figura 5).

F. yoponensis



N. ambigens



2 cm ◇ 4 cm ● 8 cm △ 14 cm ■

Figura 5. Densidades para cada uno de los diámetros (\pm EE).

6.5 Fauna edáfica.

Al finalizar el experimento se contabilizaron 53,852 organismos, pertenecientes a 17 grupos taxonómicos, clasificados de la siguiente manera: 9 Órdenes: Coleóptera, con una Familia: Staphylinidae; Collembola, Dermaptera, Diplura, Díptera, Hemiptera, Hymenoptera, Isoptera, Orthoptera, pertenecientes a la Clase Insecta; 3 Ordenes de la Clase Arachnida: Acarida, Araneae y Pseudoscorpionida; el Orden Oligochaeta de la Clase Annelida y las Clases Diplopoda, Chilopoda y Gastrópoda. El mayor número de individuos en un muestreo, fue de 12,326 y se encontraron a los 180 días de iniciado el experimento, el menor número fue a los 60 días (4,938) (Figura 6).

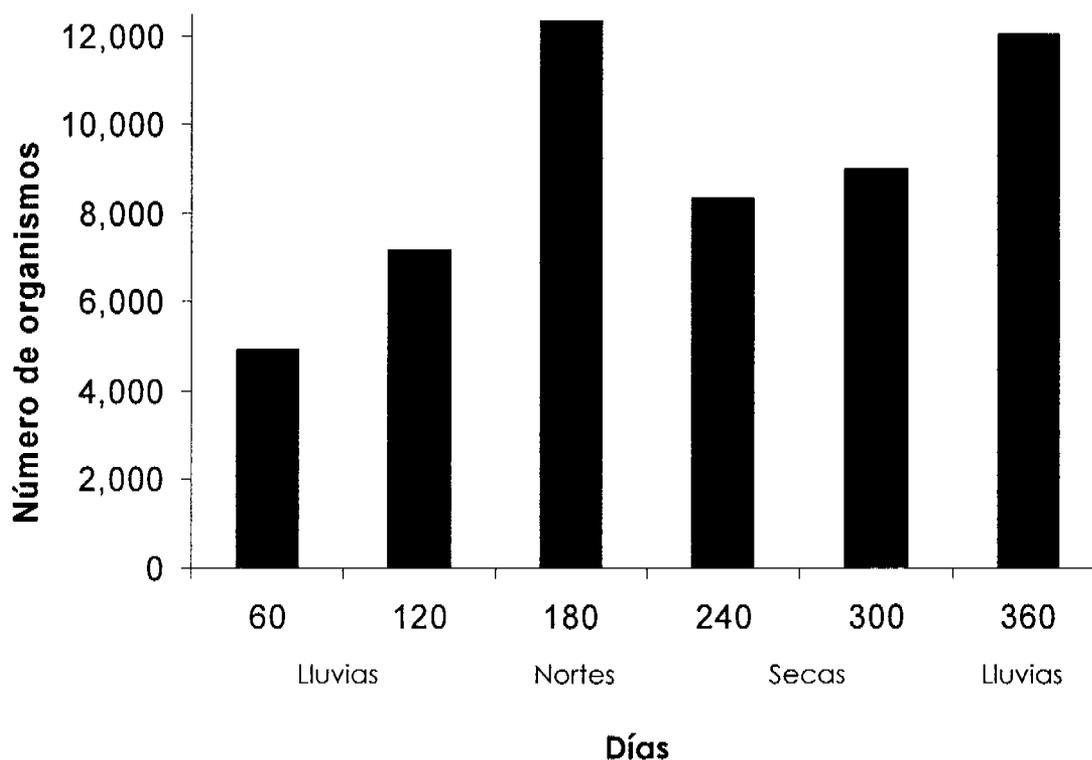


Figura 6. Número total de organismos a lo largo del experimento.

En la Figura 7, se puede observar la marcada preferencia de los organismos por *N. ambigens*, ya que el porcentaje correspondió a 68.52 % (36,904 organismos), en comparación con el de *F. yoponensis* que sólo fue de 31.47 % (16,948 organismos).

Los cambios con respecto al tiempo en *F. yoponensis* fueron como sigue: el menor número de organismos se presentó a los 120 días (612), seguido de 1,939 organismos en el muestreo número uno (60 días); y los tres siguientes muestreos fueron aumentando progresivamente en el número de organismos: 2,905, 3,417, 3,857, y 4,218 organismos, a los 180, 240, 300 y 360 días, respectivamente (Figura 7).

En *N. ambigens*, el número de organismos más grande fue de 9,421 a los 180 días; y el menor fue a los 60 días con 2,999 (primer muestreo).

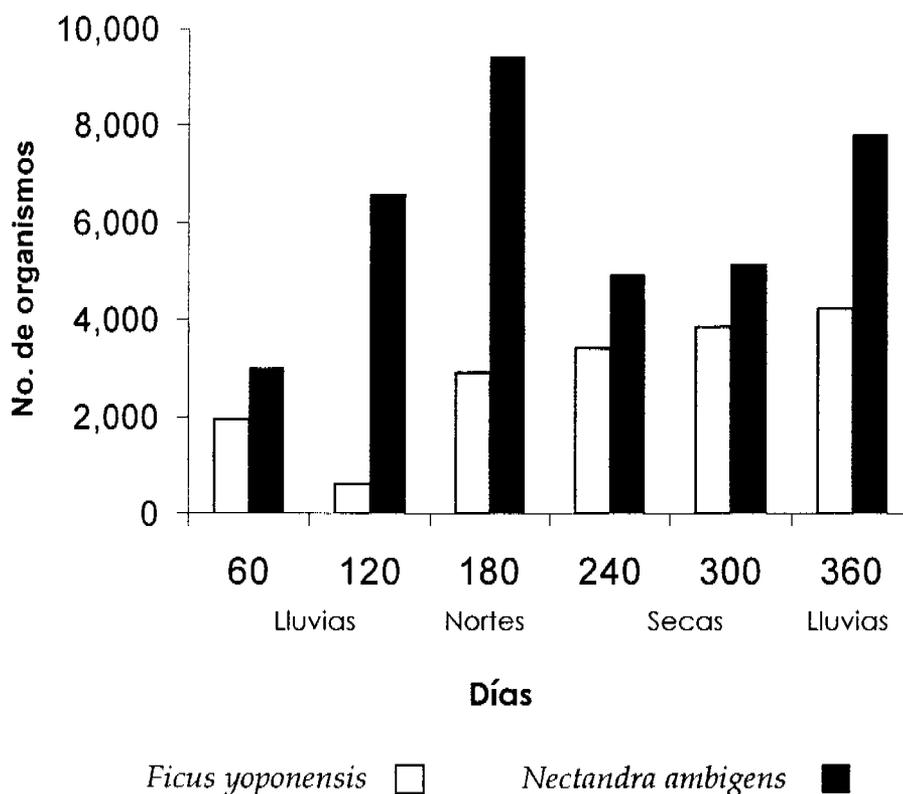


Figura 7. Cambios en el número de organismos a lo largo del tiempo, en cada una de las especies.

La distribución de los organismos por diámetros muestra la preferencia de la fauna por los más grandes, en ambas especies (Figura 8). En *F. yoponensis*, en el diámetro más pequeño (2 cm) sólo se encontraron 1,247 individuos lo que representó el 7.35 % del total y el mayor número de individuos fue en el diámetro de 8 cm, con 5,516 individuos (32.54 %) (Figura 8).

N. ambigens, al igual que *F. yoponensis*, presentó el menor número de individuos (5,184) en el diámetro más pequeño representando el 14.04 % del total, mientras que el porcentaje de abundancia más grande fue para el diámetro más grande con 12,764 individuos (34.58 %) (Figura 8).

En relación con la preferencia de los diferentes grupos funcionales, en la figura 9 se muestra que los ácaros fueron los más abundantes y se distribuyeron sin cambio en ambas especies, a lo largo del tiempo y en todos los diámetros. Sin embargo, la abundancia fue de más del doble en *N. ambigens* con 18,806 individuos, en comparación con *F. yoponensis* que tuvo sólo 7,720 organismos. En ambas especies estuvieron presentes todos los grupos taxonómicos.

Los grupos que siguieron en abundancia fueron: Collembola, Hymenoptera y Coleoptera, Staphylinidae, con más de 1,000 individuos por grupo. Los grupos que presentaron menos individuos fueron: Araneae, Hemiptera, Chilopoda, Gastrópoda, Diplura, Dermaptera, Orthoptera y Pseudoescorpionida para ambas especies, mismos que se agruparon en el rubro de otros (Figura 9).

La forma en como se distribuyeron los diversos grupos a través del tiempo se muestra en la figura 10. Se observa, que para ambas especies la abundancia de los grupos no cambió conforme avanzaba el tiempo, ya que los grupos más abundantes permanecieron sin cambios durante todo el año.

En relación a la distribución de los organismos por diámetro, se observó que tanto en *F. yoponensis* como en *N. ambigens*, la preferencia de los organismos fue por los diámetros de 4 y 14 cm, ya que en estos dos se contaron 34,599 organismos en ambas especies (64.24 %), seguidos por el de 8 cm y por último en el de 2 cm, siendo el diámetro con menor número de organismos: 6,431 (11.94%) (Figura 11).

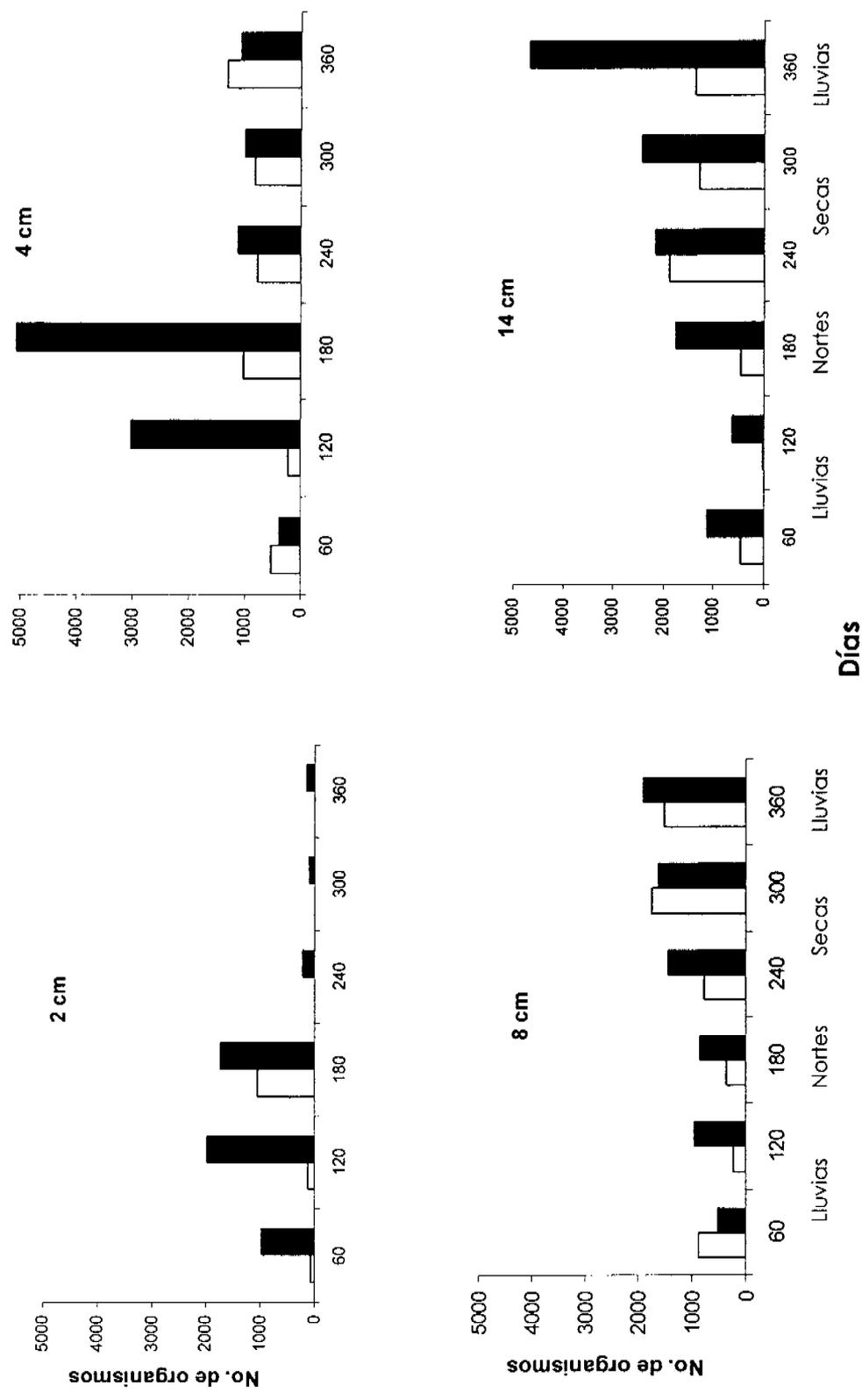


Figura 8. Distribución del número de organismos en cada uno de los diámetros.
Ficus yoponensis □ *Nectandra ambigens* ■

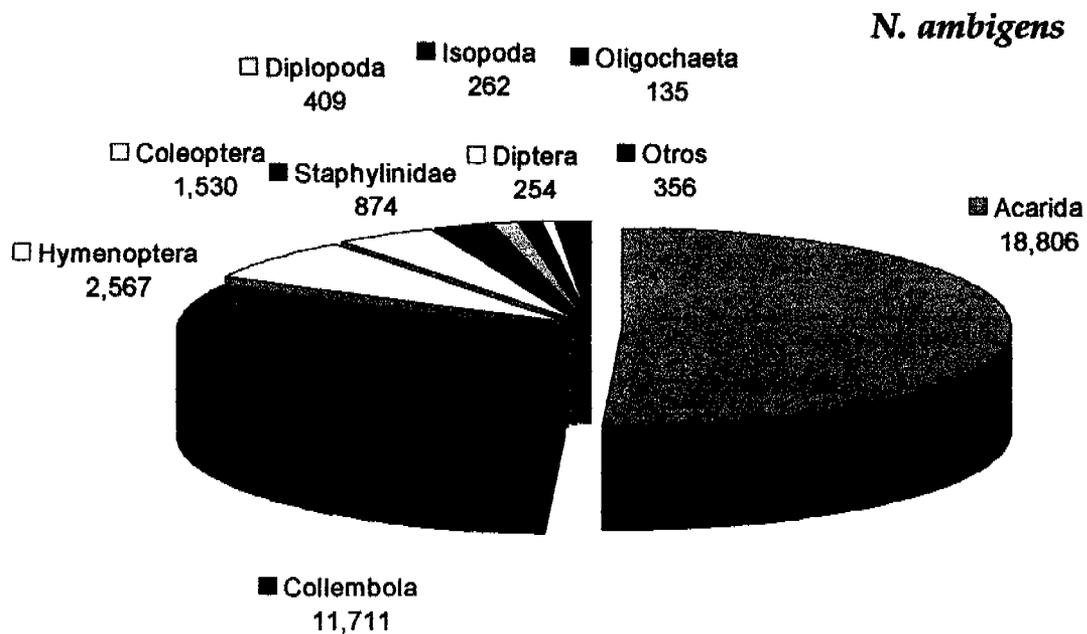
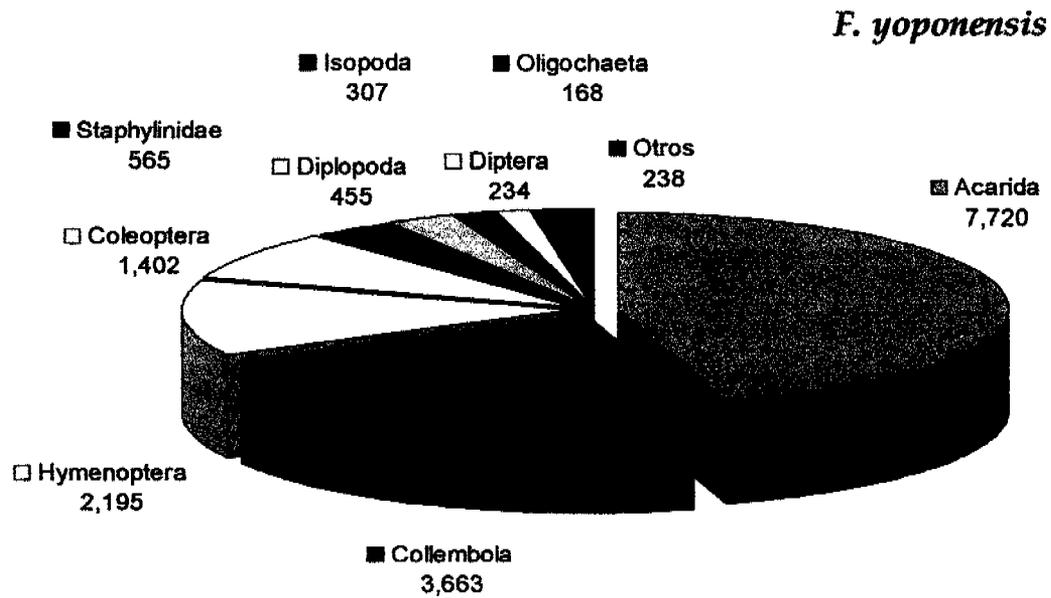
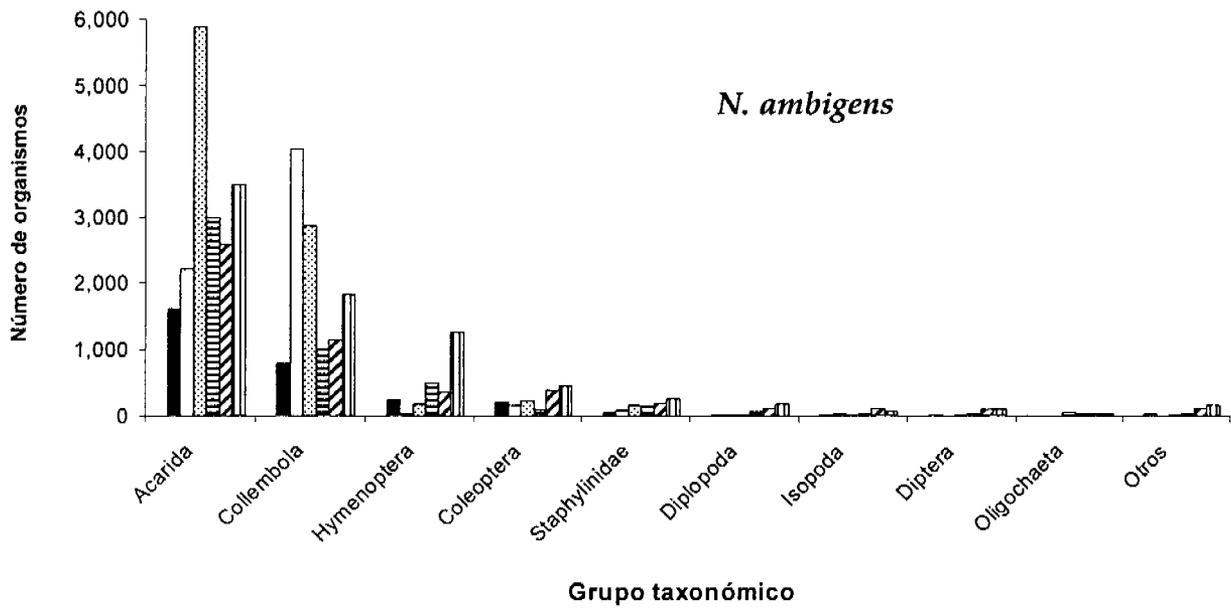
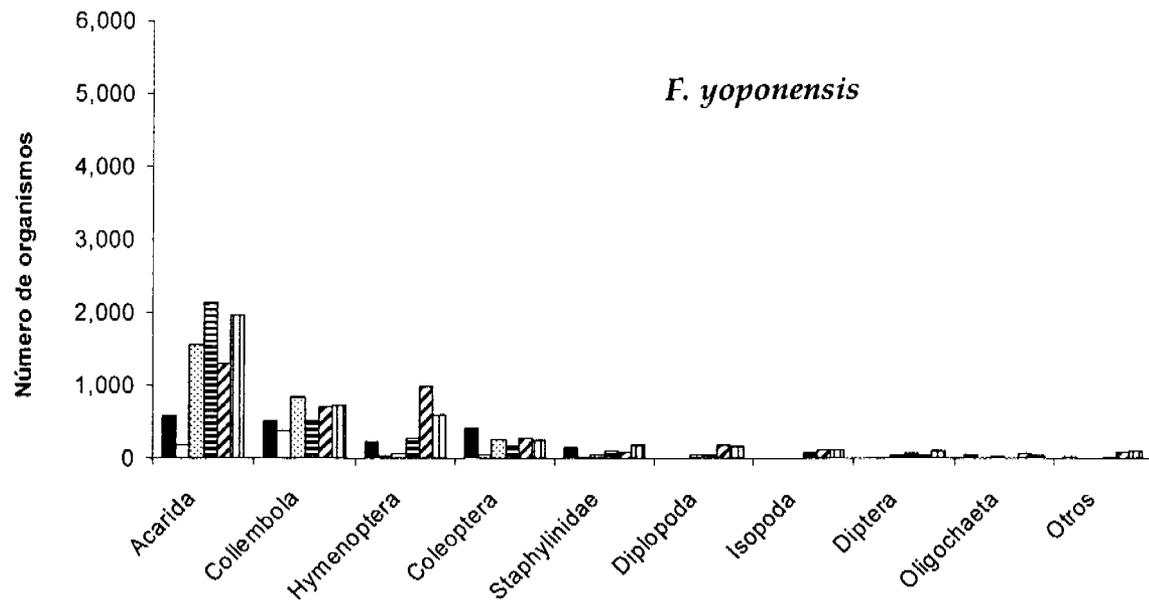


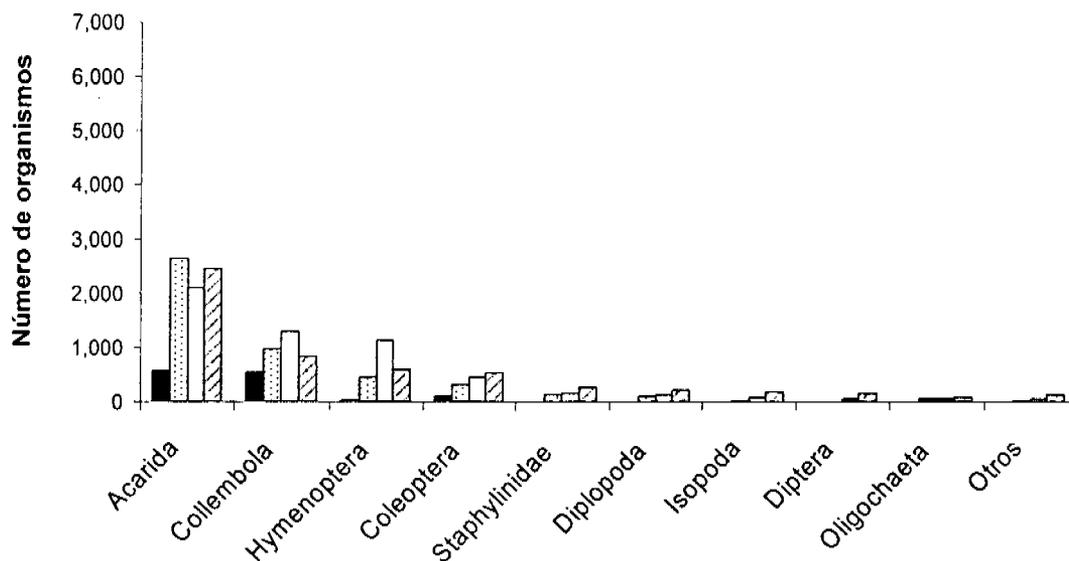
Figura 9. Número de organismos por grupo taxonómico presentes en cada una de las especies (se consideraron todos los diámetros).



60 días ■ 120 días □ 180 días ▨ 240 días ▩ 300 días ▪ 360 días ▫

Figura 10. Cambios en la abundancia por grupo taxonómico a través del tiempo en ambas especies.

F. yoponensis



N. ambigens

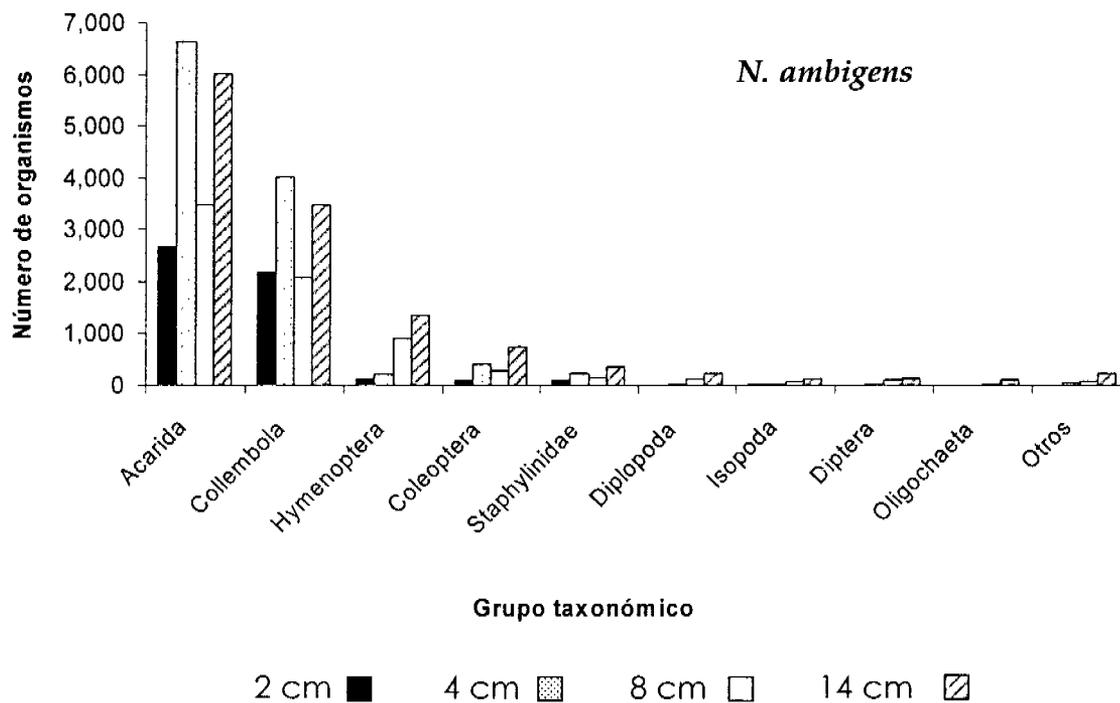


Figura 11. Distribución de los grupos taxonómicos en cada uno de los diámetros.

6.5.1 Análisis de grupos.

Al realizar el análisis de agrupamiento con base en la abundancia de los organismos, los resultados arrojaron tres grupos conformados por *N. ambigens* en su diámetro de 4 y 14 cm, el siguiente por esta misma especie en los diámetros de 2 y 8 cm y finalmente el conformado por *F. yoponensis* en sus diámetros de 4, 8 y 14 cm; y se formó un cuarto grupo con el diámetro más pequeño de *F. yoponensis*, que se separa en su totalidad del resto de los demás grupos formados (Figura 12).

Al realizar el análisis en base a los grupos taxonómicos, se conformaron dos grandes grupos, el primero incluye a los Ácaros y los Colémbolos, separándolos del resto de los grupos taxonómicos que se agruparon en un conglomerado aparte (Figura 13).

Análisis por categoría diamétrica

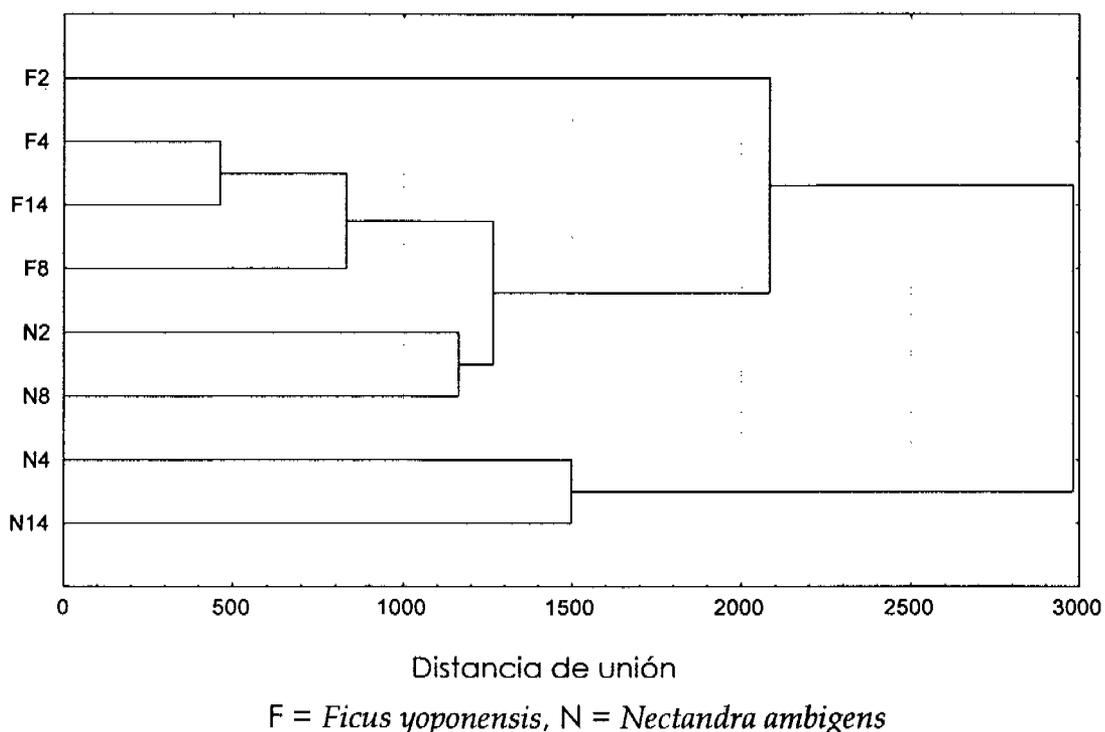


Figura 12. Matriz del análisis de grupos por categoría diamétrica en ambas especies.

Análisis por grupo taxonómico

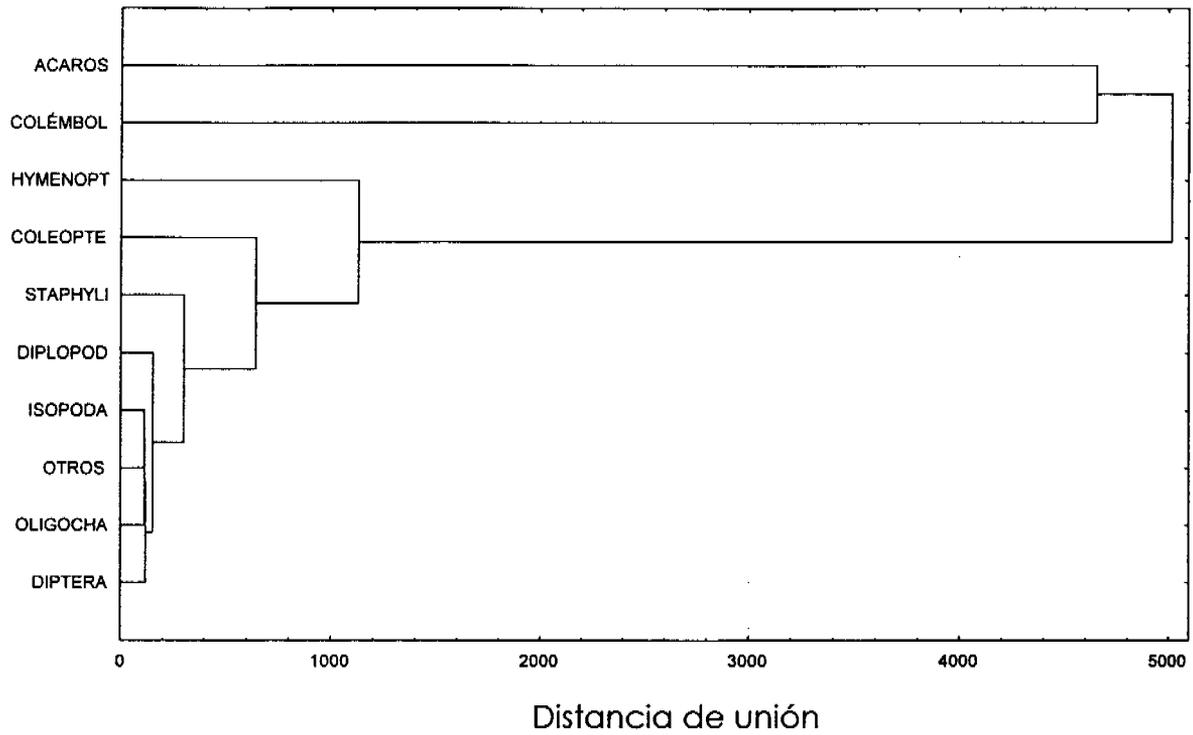


Figura 13. Matriz del análisis de grupos por grupo taxonómico en todos los diámetros en ambas especies.

7. DISCUSIÓN

7.1 Descomposición.

En la descomposición se encontraron diferencias significativas entre las dos especies. *Ficus yoponensis* fue la especie que mayor peso perdido registró, por lo que presentó la descomposición más alta y rápida, ya que en tan sólo 120 días se perdió más del 40 %, considerando todos los diámetros; en contraste, *Nectandra ambigens* en el mismo tiempo, sólo perdió 23.46 %, menos de la cuarta parte del peso total. Esto se debe principalmente a las características físico-químicas propias del tejido de cada una de las especies, ya que son diferentes en propiedades de dureza, contenido de carbohidratos y compuestos secundarios (Barajas-Guzmán y Álvarez-Sánchez 2003). En el caso del tejido foliar en descomposición, se ha reportado que *N. ambigens* posee una mayor concentración de metabolitos secundarios, mientras que hay más carbohidratos en *F. yoponensis* (Osuna y Pérez-Amador 2003).

En relación a los diámetros, no se encontraron diferencias significativas, lo que coincide con el estudio de Muñoz (1992), quien determinó las tasas de descomposición mensual en ramas de *F. yoponensis* y *N. ambigens*, las cuales mostraron una importante influencia de la calidad del recurso; en dicho estudio no se encontraron diferencias entre diámetros. Sin embargo, el mayor porcentaje de pérdida de peso se registró en el diámetro de 8 cm en *F. yoponensis* y en el de 4 cm en *N. ambigens*, lo que puede relacionarse con las características físico - químicas de las especies y con la cantidad de tejido leñoso que se encuentra en descomposición. Esto se debe al duramen de la madera, que a pesar de ser degradado generalmente por hongos e insectos, puede permanecer hasta por varios años ya que conforme se incrementa el diámetro en ramas o troncos, la tasa de descomposición tiende a disminuir marcadamente. Lo anterior coincide con un estudio realizado en una selva

tropical caducifolia de la Península de Yucatán, donde se compararon dos tamaños de diámetros, siendo la fracción fina (<10 cm) la que se descompuso en un tiempo aproximado de ocho meses y la fracción gruesa (>10 cm) desapareció después de tres años (Harmon *et al.* 1995). Sin embargo hay que considerar que en el trabajo de Muñoz (1992) los fragmentos de troncos fueron extraídos de los que ya estaban depositados sobre el suelo de la selva y no de árboles vivos como es el caso de este trabajo; las características fisicoquímicas o anatómicas que tienen las ramas o troncos que ya han sufrido el proceso de abscisión, a diferencia de aquellos que son extraídos de árboles vivos, cambian su constitución fisicoquímica o de dureza al pasar algún tiempo ya en proceso de descomposición.

Este fenómeno no sucede en las especies que no presentan resistencia a la descomposición del duramen (*F. yoponensis*), ya que no hay cambios en la tasa de descomposición con respecto al diámetro (Álvarez-Sánchez y Harmon 2003).

7.2 Tasas de descomposición.

En general, los valores de las tasas de descomposición para los diámetros de ambas especies no mostraron grandes diferencias y estuvieron relacionadas con los valores de PPR. Los valores promedio más altos de *k*, es decir la especie que presentó una descomposición más alta fue *F. yoponensis* (0.0185), ligeramente más alto en comparación con *N. ambigens* (0.0173).

Aunque se piensa que las tasas de descomposición de madera en las selvas tropicales de México son altas debido a las condiciones de temperatura y régimen de humedad, también se tienen datos sobre madera que presenta resistencia a la descomposición. Las ramas de las especies con menor gravedad específica como *F. yoponensis*, se descomponen más rápidamente liberando aparentemente grandes concentraciones de nutrimentos, que por su

rápida mineralización, el tejido leñoso proporciona recursos a corto y mediano plazo, en comparación con las especies que tienen una gravedad específica mayor como *N. ambigens* (Muñoz 1992); sin embargo, la liberación de nutrientes concentrados en esta última especie, genera un acervo utilizable a largo plazo por su lenta descomposición, como lo demuestra este trabajo, ya que permanece en promedio 172 días antes de descomponerse totalmente.

Las diferencias en las tasas de descomposición, probablemente pueden deberse a la liberación diferencial de nutrientes y otros componentes que se encuentran en las ramas de estas dos especies, ya que *F. yoponensis* tiene una mayor concentración de metabolitos primarios como azúcares, lípidos y proteínas que son lixiviables y de fácil degradación; por otro lado, *N. ambigens* presenta mayor concentración de terpenos y fenoles (metabolitos secundarios), que son más resistentes a la degradación ya que le proporcionan a la estructura foliar y leñosa una mayor resistencia (Osuna y Pérez-Amador 2003).

La fracción leñosa estudiada aquí, aporta sólo una pequeña parte de la productividad primaria neta (Álvarez-Sánchez y Guevara 1993). Sin embargo, su importancia radica en la permanencia que tiene el recurso en el ecosistema, el cual es mucho mayor al compararlo con el del tejido foliar. Las tasas de descomposición de tejido foliar para *F. yoponensis* son mayores a 0.0106, mientras que *N. ambigens* registra tasas mucho más bajas (< 0.0027) (Gómez 2002). Los valores de las tasas de descomposición del tejido leñoso estudiado aquí, también muestran un mayor grado de descomposición para *F. yoponensis* ($k = 0.0185$), comparándolo con *N. ambigens*, que tuvo en promedio una k de 0.0695.

Al comparar las tasas de descomposición del tejido foliar y leñoso, se encontró que la descomposición de *F. yoponensis* es 1.74 veces más rápida en el tejido foliar que en el tejido leñoso y en el caso de *N. ambigens*, la

descomposición del tejido foliar es 25.74 veces más rápida que la descomposición del tejido leñoso.

7.3 Concentración de C y N.

La concentración de C en *F. yoponensis*, tuvo un pequeño aumento al paso del tiempo, sin embargo la mayor concentración de este elemento se encontró en *N. ambigens*; en esta especie, también fue donde se encontró la mayor concentración de N, y se relaciona con un mayor número de complejos celulares presentes en sus tejidos (Osuna y Pérez-Amador 2003) por lo que el tejido leñoso es más resistente a la descomposición, siendo ésta más lenta. Cuando el N se encuentra en menor concentración con respecto al C, puede inferirse a que está siendo utilizado por la microbiota edáfica; también es posible que el N no mineralizado, pueda estar formando moléculas más complejas del tipo de los metabolitos secundarios, cuya constitución química tiene una parte importante de compuestos nitrogenados (Heal *et al.* 1997).

El cociente C/N, que se utiliza como indicador de la calidad del recurso, fue mayor en la colecta inicial en *F. yoponensis* que en *N. ambigens*, invirtiéndose al año del experimento, es decir *N. ambigens* fue la especie que tuvo mayor cociente. La hipótesis de este trabajo se confirma en el caso de *F. yoponensis*, ya que valores más bajos del cociente C/N coincidieron con tasas de descomposición mayores y con la mayor riqueza y abundancia de la fauna. Sin embargo, ello no se percibe en *N. ambigens*, por lo que es necesario más estudios en este caso sobre la dinámica química del tejido en descomposición.

En términos de la relación que tiene la estacionalidad sobre los componentes químicos, la reserva de N es alta en temporada seca, lo que refleja la mayor movilización de nutrimentos por la biota edáfica en los periodos más secos o de menor lluvia (Couteaux *et al.* 1995).

La mayor parte del flujo anual de C y nutrientes se lleva a cabo en los 10 cm de profundidad inmediatos a la superficie del suelo, y la magnitud y la naturaleza química de estos flujos son controladas por los organismos del suelo (Jones y Bradford 2001). Las selvas tropicales húmedas representan el 11 % del área de la Tierra, y la reserva de C que aportan es de aproximadamente 60 %, lo que representa el 37 % de la productividad primaria neta (PPN) total (Hughes *et al.* 2000). Sin duda alguna, es necesario que se realicen más estudios sobre la participación de la fauna edáfica en el flujo de C en el ecosistema.

7.4 Densidad.

Los valores obtenidos de las densidades para los diferentes diámetros permitió conocer la cantidad de masa con que contaba cada muestra y como consecuencia el espacio disponible que puede ser utilizado como refugio, hábitat o como alimento por la fauna, además de ser la reserva de nutrientes que con el paso del tiempo serán liberados al sistema.

Los resultados de los valores de densidad concuerdan con los diámetros estudiados; es decir, la menor densidad fue para el diámetro de 2 cm, lo que podemos relacionar con la mayor pérdida de peso que sufrió este diámetro y, los valores más altos, se presentaron en el diámetro más grande (14 cm) donde a su vez, se registró la menor descomposición, además de encontrar la mayor abundancia de fauna.

7.5 Fauna desintegradora.

La fauna perteneció a 17 grupos taxonómicos, todos ellos distribuidos ampliamente en el sitio de estudio y presentes durante todo el tiempo del experimento. El número de grupos encontrados contrasta con un estudio en el que la fauna encontrada en estas mismas especies (*F. yoponensis* y *N. ambiguus*)

pero en tejido foliar, estuvo compuesta de 19 grupos taxonómicos (Barajas-Guzmán y Álvarez-Sánchez 2003).

Los grupos más abundantes fueron siempre ácaros, colémbolos y hormigas, lo cual puede explicarse probablemente por las condiciones microclimáticas, principalmente la humedad (Heneghan *et al.* 1999); cambios en ésta, pudieron haberse generado por la gran cantidad de hojarasca que se observó se acumuló en varias ocasiones sobre las muestras durante todo el experimento.

Todos los grupos de la meso y macrofauna se observaron a lo largo del experimento en ambas especies, aunque no en todos los tiempos de muestreo, lo que puede explicarse por sus ciclos reproductivos, sobre todo para el caso de *N. ambigens*. La comunidad de microartrópodos tiende a cambiar en cuanto a su estructura y composición, en relación al tiempo, con respecto a como van ocurriendo los cambios de temperatura y humedad (Heneghan *et al.* 1999). Para Jones y Bradford (2001) la composición de especies es más importante que el número de especies.

El cambio en el número de integrantes de la comunidad a través del tiempo en ambas especies de árboles, puede estar subestimado en relación a su función frente al recurso, ya que probablemente los estadios que son los más numerosos son los que tienen la menor intervención en los procesos de fragmentación, trituración y humificación del recurso. Una gran variedad de grupos estaban conformados por todos los estadios del ciclo reproductivo (larva, pupa, ninfa, estadio primario, secundario y adulto), sin embargo no todos estos estadios realizan o intervienen directamente en la descomposición. Lavelle y Spain (2001) señalan que las larvas de dípteros son típicamente desintegradores de la hojarasca, y es importante señalar que en este trabajo todos los dípteros se encontraron en el estadio de larvas. En *F. yoponensis* se encontraron 1,443 larvas (1,209 de coleópteros y 234 de dípteros) correspondiéndole el 8.51 % del total de organismos, y en *N. ambigens* se

encontraron 1,252 larvas de coleópteros y 135 de dípteros, para un total de 1,387 larvas lo que corresponde al 3.75 % del total de organismos.

La riqueza taxonómica de la fauna no varió entre los diámetros, sin embargo, la abundancia entre las especies presentó valores más altos en *N. ambigens* ya que en ésta se encontraron más del 50 % del total de individuos (36,904). Esto coincide con el estudio de Barajas-Guzmán y Álvarez-Sánchez (2003), donde se observó mayor abundancia de organismos en las hojas de *N. ambigens* que en las de *F. yoponensis*.

La mayor abundancia de individuos en los diámetros mayores demuestra que están utilizando al recurso en términos del espacio, y no necesariamente fragmentando la materia orgánica. Es muy probable que la lixiviación, ocasionada por el flujo de agua, tenga sobre todo un efecto en el diámetro más pequeño (2 cm), en el cual se observaron una menor densidad y abundancia de organismos, así como la mayor pérdida de peso lo que su vez conlleva a un menor espacio disponible como hábitat para los individuos.

Los mecanismos en los cuales la fauna afecta a la descomposición de la hojarasca pueden ser directos o indirectos. Los mecanismos directos, implican degradación por medio de microorganismos degradadores de lignina y celulosa, entre los que destacan los hongos y bacterias que se encuentran en el interior del tracto digestivo de varios grupos de la fauna edáfica (Lavelle y Spain 2001); esta microbiota supera por mucho en número a los organismos más grandes (Rapoport 1959, Swift *et al.* 1979); en este estudio no se realizaron pruebas para conocer su abundancia, sin embargo, durante todo el experimento, en todos y cada uno de los muestreos se observó materia fúngica, hongos tanto micro como macroscópicos sobre el tejido en descomposición, lo que definitivamente remarca que estaban interviniendo en la descomposición del tejido. La influencia indirecta, se efectúa mediante la depredación de los desintegradores directos, modificación del hábitat,

producción de heces y la propagación de algunos componentes del suelo y microbianos (Lavelle y Spain 2001).

Los organismos que se encontraron en las muestras pudieron haber estado presentes por diversas razones además de la búsqueda de alimento, como: hábitat, protección contra depredadores, etc. (Brown *et al.* 2001). De acuerdo a sus hábitos alimenticios, pueden ser geófagos, omnívoros, rizófagos y consumidores de otros organismos (depredadores) (Brown *et al.* 2001), como es el caso de las arañas, pseudoescorpiones, etc., e incluso algunas especies de ácaros que se alimentan de la microbiota (Heneghan *et al.* 1999), o como la Clase Quilopoda, que es predador especialista de colémbolos (Lavelle y Spain 2001), y que no descomponen el tejido pero forman parte de la comunidad biótica e indirectamente intervienen en la descomposición.

Otro grupo de organismos que probablemente no utilizaron el recurso como alimento, pero estuvieron presentes durante todo el experimento, fueron las lombrices (Annelida, Oligochaeta), ya que éstas se clasifican en epigeas (habitantes de la hojarasca), endógeas (habitan en el suelo y consumidoras de tierra) y anécicas (que habitan en el suelo y consumen hojas) (Fragoso 2001), por lo que probablemente utilizaban el recurso como hábitat, refugio o se trasladaban de su hábitat original para buscar alimento.

Algo importante fue que no se encontraron termitas (Hexapoda, Isoptera) que se sabe son muy abundantes en este tipo de sustrato en el trópico, además de que se alimentan de madera y otros materiales celulósicos (Méndez y Equihua 2001). Probablemente por la escasez de espacio suficiente para vivir, ya que habitan dentro de la madera del mantillo o dentro del suelo, no colonizaron las muestras de este experimento, porque el espacio disponible era muy pequeño. En el sitio de estudio se han encontrado termitas en troncos de más de 60 cm de diámetro (Guzmán *datos no publicados*). Sin embargo, también podría atribuirse la ausencia de este grupo taxonómico al método de extracción, en el cual las termitas no llegan a salir de la muestra por muy

pequeña que esta sea, ya que al sentir el calor generado por la luz en el embudo de Berlese, estos organismos mueren en el interior del tronco sin llegar a salir al exterior y depositarse en los frascos con el resto de la fauna (Fragoso, *comunicación personal*). Por lo tanto, para estudiar a las termitas, ya sea para asociarlas o no a la descomposición, es necesario considerar otra forma de muestreo.

Con respecto al análisis de grupos realizado en relación a la similitud existente entre la abundancia y los diferentes diámetros de ambas especies, se encontró un grupo (*F. yaponensis*, 2 cm) conformado por el diámetro mas pequeño, que se diferencia totalmente de todos los demás porque tuvo un menor número de organismos en este diámetro; esto se relaciona también con el hecho de que es el diámetro con menor espacio además de ser el que más tuvo las tasas de descomposición más altas.

8. CONCLUSIONES

La descomposición de *Ficus yoponensis* fue mayor y más rápida que la de *Nectandra ambigens*. La concentración de nutrimentos fue limitante en este proceso, al igual que las condiciones de humedad.

Las concentraciones de C y N fueron más altas en *N. ambigens*. El menor valor del cociente C/N en el caso de *F. yoponensis*, coincidió al final del experimento con una mayor diversidad y abundancia de la fauna; solamente para esta especie se confirmó la hipótesis inicial.

La mayor densidad de la madera se encontró en los diámetros más grandes, lo que demuestra que el espacio disponible era mayor; por ello probablemente fue mayor el número de organismos en estos diámetros.

Se encontraron 17 grupos taxonómicos siendo los ácaros el grupo más abundante. En general, esto coincide con estudios previos reportados para el componente foliar del mantillo, realizados en la zona.

La riqueza de morfoespecies se modifica a través del tiempo, conjuntamente con cambios en la PPR y las tasas de descomposición.

La mayor abundancia de organismos de la meso y macrofauna se encontró en *N. ambigens*, lo que se relaciona con su lenta descomposición y mayor concentración de C y N con respecto a *F. yoponensis*.

APÉNDICE 1

Resultados del análisis de varianza (ANdeVAs) realizado al Porcentaje de Peso Remanente (PPR) (* $p < 0.001$, ** $p < 0.05$).

	<i>gl</i>	<i>SC</i>	<i>gl error</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Especie	1	2.006250	504	44.514282	6.6644E-11 *
Diámetro	3	0.080697	504	1.7904973	0.1479949
Tiempo	6	4.798573	504	106.46981	0.000001 *
E x D	3	0.108890	504	2.4160373	0.06568345
E x T	6	0.143837	504	3.1914439	0.004392 **
D x T	18	0.050689	504	1.1246912	0.32380539
E x D x T	18	0.052433	504	1.1633863	0.28750494

E = Especie, D = Diámetro, T = Tiempo

APÉNDICE 2

Resultados de los ANdeVAs realizados a las concentraciones iniciales de los diámetros de C, N y al cociente C/N en ambas especies (* $p < 0.001$, ** $p < 0.05$).

A) Carbono

	<i>gl</i>	<i>SC</i>	<i>gl error</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Diámetro	7	6.3354430	56	10.177359	3.81383E-08 *

B) Nitrógeno

	<i>gl</i>	<i>SC</i>	<i>gl error</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Diámetro	7	0.1011326	56	25.96639	1.99054E-15 **

C) Cociente C/N

	<i>gl</i>	<i>SC</i>	<i>gl error</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Diámetro	7	7827.0443	56	19.54625	5.88177E-13 *

APÉNDICE 3

Resultados de la Prueba de *t* realizadas a las concentraciones de C, N y al cociente C/N (* $p < 0.001$, ** $p < 0.05$), para analizar la variación temporal.

A) Carbono

<i>Especie</i>	<i>Diámetro</i>	<i>Media grupo 1</i>	<i>Media grupo 2</i>	<i>Valor de t</i>	<i>gl</i>	<i>P</i>
<i>F.yoponensis</i>	1	46.20875	48.94	-4.518047	14	0.0004822 *
	2	46.96	47.565	-0.5268051	14	0.6065758
	3	46.8012	45.7462	0.7755920	14	0.4508933
	4	47.2187	47.66	-0.3111446	14	0.7602753
<i>N. ambigens</i>	1	48.1275	49.4825	-2.8227307	14	0.0135595 **
	2	47.3625	49.2475	-12.335345	14	6.5610E-09 *
	3	48.7487	48.4175	0.3043655	14	0.76532663
	4	48.5225	51.2487	-5.1124331	14	0.0001580 *

B) Nitrógeno

<i>Especie</i>	<i>Diámetro</i>	<i>Media grupo 1</i>	<i>Media grupo 2</i>	<i>Valor de t</i>	<i>gl</i>	<i>P</i>
<i>F. yoponensis</i>	1	0.532417	0.630842	-1.464386	14	0.165180673
	2	0.386494	0.464227	-1.299103	14	0.214896692
	3	0.348276	0.422865	-1.597768	14	0.132412831
	4	0.271177	0.389740	-3.636750	14	0.00269471 **
<i>N. ambigens</i>	1	0.630330	0.697214	-0.656871	14	0.521915626
	2	0.457279	0.45915	-0.03501	14	0.97256231

	3	0.407548	0.43931	-0.57172	14	0.57657123
	4	0.375748	0.37721	-0.02155	14	0.98310909

C) Cociente C/N

<i>Especie</i>	<i>Diámetro</i>	<i>Media grupo 1</i>	<i>Media grupo 2</i>	<i>Valor de t</i>	<i>gl</i>	<i>P</i>
<i>F. yoponensis</i>	1	92.4212	81.83899	0.841250	14	0.414346012
	2	122.807	111.8436	0.899036	14	0.383835646
	3	137.267	116.9495	1.335412	14	0.203048633
	4	179.519	126.0607	3.632805	14	0.00271588 *
<i>N. ambigens</i>	1	76.4988	82.96010	-0.5103	14	0.61778167
	2	104.225	118.3094	-0.95279	14	0.356854595
	3	122.292	118.4083	0.28967	14	0.77630731
	4	129.796	157.3388	-1.41672	14	0.17842871

APÉNDICE 4

Valores promedio de las concentraciones de C, N y del cociente C/ N, considerando todos los diámetros ($n = 32, \bar{X} \pm EE$).

		<i>F. yoponensis</i>	<i>N. ambigens</i>
INICIAL	% C	46.797 (0.14)	48.19 (0.17)
	% N	0.385 (0.021)	0.468 (0.019)
	C/N	133.004 (7.2)	108.203 (4.26)
FINAL	% C	47.477 (0.59)	49.599 (0.33)
	% N	0.477 (0.027)	0.493 (0.04)
	C/N	109.173 (5.83)	119.254 (8.57)

APÉNDICE 5

Densidad (g / m³) para cada diámetro (± EE) a través del tiempo en cada una de las especies.

A) *Ficus yoponensis*.

	2 cm	4 cm	8 cm	14 cm
0	0.15 (0.01) <i>a A</i>	0.48 (0.05) <i>b A</i>	0.27 (0.02) <i>a A</i>	0.23 (0.02) <i>a A</i>
60	0.12 (0.02) <i>AB</i>	0.45 (0.03) <i>A</i>	0.26 (0.02) <i>AB</i>	0.16 (0.01) <i>B</i>
120	0.08 (0.02) <i>AB</i>	0.35 (0.04) <i>AB</i>	0.19 (0.02) <i>BC</i>	0.13 (0.01) <i>BC</i>
180	0.07 (0.02) <i>AB</i>	0.34 (0.02) <i>AB</i>	0.19 (0.02) <i>ABC</i>	0.15 (0.02) <i>B</i>
240	0.09 (0.02) <i>B</i>	0.29 (0.04) <i>BC</i>	0.17 (0.02) <i>C</i>	0.12 (0.01) <i>BC</i>
300	0.05 (0.02) <i>B</i>	0.20 (0.03) <i>BC</i>	0.13 (0.01) <i>DC</i>	0.11 (0.02) <i>BC</i>
360	0.07 (0.02) <i>a B</i>	0.15 (0.03) <i>a C</i>	0.06 (0.01) <i>a D</i>	0.08 (0.01) <i>a C</i>

B) *Nectandra ambigens*.

	2 cm	4 cm	8 cm	14 cm
0	0.31 (0.07) <i>a A</i>	0.37 (0.03) <i>a A</i>	0.29 (0.03) <i>a A</i>	0.24 (0.02) <i>a A</i>
60	0.30 (0.05) <i>A</i>	0.29 (0.02) <i>AB</i>	0.25 (0.03) <i>A</i>	0.24 (0.02) <i>A</i>
120	0.24 (0.06) <i>A</i>	0.31 (0.04) <i>A</i>	0.19 (0.03) <i>A</i>	0.17 (0.02) <i>AB</i>
180	0.12 (0.03) <i>A</i>	0.29 (0.03) <i>AB</i>	0.28 (0.03) <i>A</i>	0.23 (0.02) <i>A</i>
240	0.19 (0.04) <i>A</i>	0.3 (0.03) <i>AB</i>	0.25 (0.02) <i>A</i>	0.19 (0.02) <i>AB</i>
300	0.24 (0.03) <i>A</i>	0.22 (0.03) <i>B</i>	0.19 (0.02) <i>A</i>	0.16 (0.02) <i>AB</i>
360	0.17 (0.02) <i>a A</i>	0.18 (0.02) <i>a B</i>	0.11 (0.03) <i>a A</i>	0.15 (0.01) <i>a B</i>

Resultados de la prueba de Tukey. Las letras minúsculas señalan los diferentes grupos al comparar los diámetros a los 0 y 360 días. Las letras mayúsculas señalan los diferentes grupos formados al comparar cada uno de los diámetros a través del tiempo.

9. LITERATURA CITADA.

- ABER, J. D. y J. M. MELILLO. 1991. *Terrestrial Ecosystems*. Saunders, Orlando, Florida. 429 pp.
- AERTS, R. 1997. *Climate, leaf litter chemistry and leaf decomposition in terrestrial ecosystems a triangular relationship*. *Oikos* 79: 439 – 449.
- ÁLVAREZ-SÁNCHEZ, J. y S. GUEVARA S. 1993. *Litterfall dynamics in a Mexican downland tropical rain forest*. *Tropical Ecology* 34: 127 – 142.
- ÁLVAREZ-SÁNCHEZ, J. y E. R. BECERRA. 1996. *Leaf decomposition in a mexican tropical rain forest*. *Biotropica* 28: 657 – 667.
- ÁLVAREZ-SÁNCHEZ, J. 2001. *Descomposición y ciclo de nutrimentos en ecosistemas terrestres de México*. En: Fragoso, C. y P. Reyes – Castillo. (eds.) *Diversidad, función y manejo de la biota edáfica en México*. *Acta Zoológica Mexicana*. Número especial 1: 11 – 27.
- ÁLVAREZ-SANCHEZ, J., M. E. HARMON. 2003. *Descomposición de hojarasca: hojas y madera*. En: Álvarez-Sánchez, J. y Naranjo García E. (eds.). *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología, A. C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa, México. 108 – 122.
- BARAJAS-GUZMÁN, G. y J. ÁLVAREZ-SÁNCHEZ. 2003. *The relationships between litter fauna and rates of litter decomposition in a tropical rain forest*. *Applied Soil Ecology* (24): 91 – 100.
- BARAJAS-MORALES, J., G. ÁNGELES ÁLVAREZ y P. SOLÍS SÁNCHEZ. 1997. *Anatomía de maderas de México: especies de una selva alta perennifolia I*. Instituto de Biología, UNAM. México.
- BERG, B. Y H. STAFF. 1980. *Decomposition rate an chemical changes of Scots pine needle litter. II. Influence of chemical composition*. En: Persson, T. (ed.). *Structure and function of northern coniferous forests – An ecosystem study*. *Ecological Bulletins (Estocolmo)* 32: 373 – 390.

- BONGERS, F., J. POPMA, J. MEAVE y J. CARABIAS. 1988. *Structure and Floristic composition of the lowland rain forest of The Tuxtlas, México*. *Vegetatio* 74: 55 – 80.
- BREMMER, J. M. 1965. *Total nitrogen*. En: C. A. Black (Editores). *Methods of soil analysis Part 2 Agronomy* 9: 1149-1178. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin.
- BROWN, G., C. FRAGOSO, I. BAROIS, P. ROJAS, J. C. PATRÓN, J. BRAVO, A. G. MORENO, P. LAVELLE, V. ORDAZ y C. RODRÍGUEZ. 2001. *Diversidad y rol funcional de la macrofauna edáfica en los ecosistemas tropicales mexicanos*. En: Fragoso, C. y P. Reyes – Castillo. (eds.) *Diversidad, función y manejo de la biota edáfica en México*. *Acta Zoológica Mexicana*. Número especial 1: 79 – 110
- CASTILLO, M. L. y REYES–CASTILLO, P. 2003. *Los Passalidae: coleópteros tropicales degradadores de troncos de árboles muertos*. En: Álvarez–Sánchez, J. y Naranjo García E. (eds). *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología, A. C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa, México. 237 – 262.
- COUTEAUX, M., P. BOTTNER, B. BERG. 1995. *Litter decomposition, climate and litter quality*. *TREE* Vol. 10, No. 2: 63 – 66.
- DIRZO, R., G. IBARRA MANRÍQUEZ y C. SÁNCHEZ GARDUÑO. 1997. *Nectandra ambigens*. En: González Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (eds). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. 124 – 129.
- ETCHEVERS, B., J. D. 1992. *Manual de Métodos para análisis de suelos, plantas, aguas y fertilizantes. Análisis rutinarios en estudios y programas de fertilidad*. Laboratorio de Fertilidad de Suelos. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México.
- ETCHEVERS, B., J. D., C. Monreal, M. Acosta, C. Hidalgo, J. Padilla, R. M. López. 2005. *Manual para la determinación de Carbono en la parte aérea y subterránea de sistemas de producción en laderas*. *Proyecto Manejo*

Sustentable de Laderas. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México. Documento en prensa y de circulación interna.

- FITTKAU, E. y H. KLINGE. 1973. *On biomass and trophic structure of the Central Amazonian reinfrest ecosystems*. *Biotropica* 5. 2 – 14.
- FLORES-DELGADILLO, L., I. SOMMER-CERVANTES, J. R. ALCALÁ MARTÍNEZ, J. ÁLVAREZ-SÁNCHEZ. 1999. *Estudio morfogenético de algunos suelos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México*. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 16 (1): 81 – 88.
- FRAGOSO, C., 2001. *Las lombrices de Tierra de México (Annelida, Oligochaeta): Diversidad, Ecología y Manejo*. En: Fragoso, C. y P. Reyes – Castillo. (eds.) *Diversidad, función y manejo de la biota edáfica en México*. *Acta Zoológica Mexicana*. Número especial 1:131 – 171.
- FRAGOSO, C. y P. LAVELLE. 1992. *Earthworm communities of tropical rain forests*. *Soil Biology. Biochemistry*. Vol. 24, No. 12: 1397 – 1408.
- GARCÍA, E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- GOLLEY, F. B. 1983. *DecompositioN*. En: *Tropical Rain Forest Ecosystems. Ecosystems of the World 14a. Structure and Function*. Amsterdam. 157 – 166.
- GÓMEZ VALENCIA R. 2002. *Descomposición de la fracción foliar de la hojarasca de cuatro especies arbóreas en dos microambientes de una selva alta perennifolia*. Tesis de Licenciatura. UNAM. México.
- GONZÁLEZ SORIANO, E., R. DIRZO, R. C. VOGT, (eds). 1997. *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM. México.
- GUEVARA S., J. LABORDE y G. SÁNCHEZ-RÍOS. 2004. *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología, A. C. y Unión Europea. Xalapa, Ver., 288 pp.
- HARMON M., D. WHIGHAM, J. SEXTON, I. OLMSTED. 1995. *Decomposition and Mass of Woody Detritus in the Dry Tropical Forests of the Northeastern Yucatan Peninsula, México*. *Biotropica* 27 (3): 305 – 316.

- HEAL, O. W., J. M. ANDERSON y M. J. SWIFT. 1997. *Plant Litter quality and decomposition: An historical overview*. En: G. Cadish y K. E. Giller (eds.) *Driven by nature: Plant litter quality and decomposition*. Cab International.
- HENEGHAN, L., D. C. COLEMAN, X. ZOU, D. A. CROSSLEY, Jr. y B. L. HAINES. 1999. *Soil microarthropod contributions to decomposition dynamics: Tropical – template comparisons of a single substrate*. *Ecology*, 80 (6): 1873 – 1882.
- HUGHES, R. F., J. B. KAUFFMAN y V. J. JARAMILLO. 2000. *Ecosystem Scale Impacts of Deforestation and Land Use in a Humid Tropical region of Mexico*. *Ecological Applications* 10 (2): 515 – 527.
- IBARRA-MANRÍQUEZ, G., M. MARTÍNEZ RAMOS, R. DIRZO y J. NUÑEZ FARFÁN. 1997. *Vegetación*. En: González Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (eds.) *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. 61 – 85.
- IBARRA-MANRÍQUEZ, G. y G. SÁNCHEZ. 1997. *Ficus yoponensis*. En: González Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (eds.) *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. 116 – 119.
- INSTITUTO MEXICANO DEL TRANSPORTE. Secretaría de Comunicaciones y Transporte. 1998. *Génesis, Identificación y Uso de los Suelos de México. Distribución, Propiedades, Clasificación y Manejo de Suelos Residuales y Transportados con Aplicaciones a la Ingeniería Civil*. Documento Técnico No. 19. Sanfandila, Qro. México.
- JONES, T. H., M. A. BRADFORD. 2001. *Assessing the functional implications of soil biodiversity in ecosystems*. *Ecological Research*. 16: 845 – 858.
- JORDAN, F. 1984. *Nutrient regime in the wet tropics: physical factors*. En: E. Medina, H. Mooney y C. Vázquez-Yañez (eds.) *Physiological Ecology of Plants in the Wet Tropics*. Dr. W. Junk. Netherlands. 3 – 12.
- LAVELLE, P., E. BLANCHART, A. MARTIN, S. MARTIN, A. SPAIN, F. TOUTAIN, I. BAROIS, y R. SCHAEFER. 1993. *A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics*. *Biotropica* 25: 130 – 150.

- LAVELLE, P., A. V. SPAIN. 2001. *Soil Ecology*. Kluwer Academic Publishers. Netherlands.
- LLORENTE, B. J., A. N. GARCÍA y E. GONZÁLEZ (eds.). 1996. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. UNAM. México, D. F.
- LEE K. E., R. C. FOSTER. 1991. *Soil Fauna and Soil Structure*. Australian Journal of Soil Research. 29: 745 – 75.
- MALDONADO MONTERO, V. 2004. "Descomposición de la fracción foliar de la hojarasca en un popal de la costa del Golfo de México". Tesis de Licenciatura. UNAM. México, D. F.
- MARTÍN DEL POZZO, A. L. 1997. *Geología*. En: González Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (eds.) *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. 26 – 31.
- MARTÍNEZ-YRÍZAR, A. 1980. *Tasa de descomposición de materia orgánica foliar de especies arbóreas de selvas en clima estacional*. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- MÉNDEZ-MONTIEL, J. T. y A. EQUIHUA-MARTÍNEZ. 2001. *Diversidad y Manejo de los Termes de México (Hexapoda, Isóptera)*. En: Fragoso, C. y P. Reyes – Castillo. (eds.) *Diversidad, función y manejo de la biota edáfica en México*. Acta Zoológica Mexicana. Número especial 1: 173 – 187.
- MIRANDA F., HERNÁNDEZ E. 1963. *Los tipos de vegetación de México y su clasificación*. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 28: 29 – 72.
- MONTAÑA, C., E. EZCURRA, A. CARRILLO y J. P. DELHOUME. 1988. *The decomposition of litter in grasslands of northern Mexico: a comparison between arid and non – arid environments*. Journal of Arid Environments 14: 55 – 60.
- MUÑOZ CRUZ, M. 1992. *Análisis de la descomposición de ramas (fracción fina) en una selva húmeda tropical*. Tesis de Licenciatura. México.
- OLSON, J. 1963. *Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems*. Ecology 44 (2): 322 – 331.

- OSUNA M. y PÉREZ-AMADOR C. 2003. *Metabolitos primarios y secundarios en la descomposición*. En: Álvarez-Sánchez, J. y Naranjo García E. (eds.). *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología, A. C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa, México. Pp 123 – 139.
- PENNINGTON, T. D. y J. SARUKHAN. 1998. *Árboles tropicales de México*. Universidad Nacional Autónoma de México – Fondo de Cultura Económica. México. 521 pp.
- PLOWMAN, K. P. 1990. *Forest – floor Decomposers*. Australian tropical rainforest. 98 – 103.
- RAPOPORT, E. 1959. *Algunos aspectos de la biología del suelo*. Universidad Nacional del Sur. Bahía Blanca, Argentina.
- RODRÍGUEZ, M. E., M. A. MARTÍNEZ, M. O. OROZCO, 1987. *Descomponedores*. Capítulo 26. 559 – 570.
- SINGH, J. S. y S. R. GUPTA. 1977. *Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems*. Botanical Review 43 (4): 449 – 528.
- SOMMER-CERVANTES, I., L. FLORES-DELGADILLO y M. GUTIERREZ-RUIZ. 2003. *Caracterización de los suelos de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas*. En: Álvarez-Sánchez, J. y Naranjo García E. (eds.). *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología, A. C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa, México. 17 – 67.
- SOTO, M. y L. GAMA. 1997. *Climas*. En: González Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. 7 – 18.
- SOUSA, M. 1968. *Ecología de las leguminosas de Los Tuxtlas, Veracruz*. Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Sección Botánica. 39: 121 – 161.

- SWIFT, M. J. y J. ANDERSON. 1989. *Decomposition*. En: Leith y M. Werger. (eds.). *Tropical Rain Forest Ecosystems*. H. Ecosystems of the World, 14B. Amsterdam. 547 – 569.
- SWIFT, M. J., O. W. HEAL y J. M. ANDERSON. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 332 pp.
- TIETEMA, A., W. WESSEL. 1994. *Microbial activity and leaching during initial oak leaf litter decomposition*. *Biol. Fertility Soils*. 18, 49 – 54.
- WARING, R. H. y W. H. SCHLESINGER. 1985. *Forest Ecosystems. Concepts and Management*. Academic Press Inc.