



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**COMPOSICIÓN, RIQUEZA Y DIVERSIDAD DE LA
MACROFAUNA EDÁFICA EN DIFERENTES USOS
DE SUELO EN LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO**

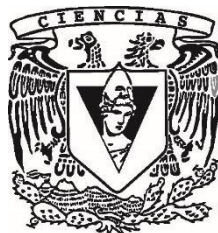
TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

IRVIN ALBERTO MENDOZA HERNÁNDEZ



**DIRECTORA DE TESIS:
DRA. MARÍA GUADALUPE BARAJAS GUZMÁN
CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., 2017**



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

1. Datos del alumno

Mendoza
Hernández
Irvin Alberto
55 7524 6973
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
308248926

2. Datos del tutor

Dra.
María Guadalupe
Barajas
Guzmán

3. Datos del sinodal 1

Dr.
José Guadalupe
Palacios
Vargas

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Alicia
Callejas
Chavero

5. Datos del sinodal 3

Dra.
Amada Laura
Reyes
Ortigoza

6. Datos del sinodal 4

M. en C.
Roberto
Márquez
Huitzil

7. Datos del trabajo escrito

Composición, riqueza y diversidad de la macrofauna edáfica en diferentes usos de suelo
en Los Tuxtlas, Veracruz, México

73 p
2017

Tandem felix

Agradecimientos

A la Dra. María Guadalupe Barajas Guzmán, por brindarme apoyo y conocimientos en todo momento durante la realización de este trabajo.

A mis sinodales: Dr. José Guadalupe Palacios Vargas, Dra. Alicia Callejas Chavero, Dra. Amada Laura Reyes Ortigoza y M. en C. Roberto Márquez Huitzil, por su tiempo para la revisión y comentarios para esta tesis.

A mis profesores del Laboratorio de Ecología del Suelo: Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez, Dra. Irene Sánchez Gallén y M. en C. Juan Carlos Peña Becerril, por los conocimientos que me compartieron estos años y por su ayuda en el trabajo de campo.

A mis compañeros del laboratorio: Alejandro, Dulce, Irma, Isaac, Laura, Lidia, Maira, Manuel, Miguel Ángel y Sally por acompañarme en todo el proceso de la tesis, brindándome su apoyo en campo y en el laboratorio.

A Karina, por su gran ayuda, sugerencias y tiempo en la revisión de este trabajo.

A toda mi familia por darme sostén en cada parte de mi vida.

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias, por engrandecer mi pasión por la biología.

Al proyecto PAPIIT-UNAM IN-116814 *Almacenes de carbono en el suelo de una selva húmeda: la contribución de los hongos micorrizógenos arbusculares.*

Dedicatorias

A Juan Mendoza Ávila, Victoria Hernández Torres, Rosa María Mendoza Hernández y Emma Mendoza Hernández, por enseñarme toda la gracia de sus valores.

RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN	3
1.1 Cambio de uso de suelo	3
1.2 La selva de Los Tuxtlas y el cambio de uso de suelo	6
1.3 Efectos generales del cambio de uso de suelo	7
1.4 Efectos en las propiedades del suelo	8
1.5 Efectos en la biota del suelo	11
1.6 Fauna del suelo como indicador biológico de perturbación y calidad del suelo	14
2. ANTECEDENTES	17
3. JUSTIFICACIÓN	20
4. OBJETIVOS	21
4.1 General	21
4.2 Particulares	21
5. HIPÓTESIS	22
6. ZONA DE ESTUDIO	23
6.1 Suelo	23
6.2 Vegetación	23
7. MATERIALES Y MÉTODOS	25
7.1 Análisis de datos	26
8. RESULTADOS	28
8.1 Descripción general de la composición de la macrofauna edáfica en diferentes usos de suelo	28
8.2 Abundancia	33
8.2.1 Relación entre la abundancia de la macrofauna con variables fisicoquímicas del suelo	34
8.3 Riqueza	36
8.3.1 Relación entre la riqueza taxonómica de la macrofauna con variables fisicoquímicas del suelo	37

8.4	Diversidad	40
8.4.1	Relación entre la diversidad de la macrofauna con variables fisicoquímicas del suelo	41
8.5	Análisis de similitud y agrupamiento	43
8.6	Familias bioindicadoras	44
9.	DISCUSIÓN	46
10.	CONCLUSIONES	54
11.	LITERATURA CITADA	55
	ANEXO I	68
	ANEXO II	69
	ANEXO III	70

RESUMEN

El cambio de uso de suelo es una actividad que modifica el manejo que se le da a algún terreno con el fin de satisfacer algunas de las necesidades humanas, especialmente la alimentación. Actualmente el 40% de la superficie terrestre se ocupa para prácticas agrícolas, actividad que va en aumento y disminuye la superficie de los bosques primarios, la cual se ha reducido 11 millones de kilómetros en los últimos 300 años. Las prácticas intensivas de agricultura y ganadería tienen un efecto negativo en el ecosistema, incluyendo el suelo y la biota que en él se encuentra. El sureste del territorio mexicano, no queda exento de este fenómeno, donde existe una gran actividad de cambio de uso de suelo.

En el presente estudio se analizó la variación en la composición, abundancia, riqueza y diversidad de la macrofauna edáfica que se encuentra en suelos con diferente uso: selva, acahual, cultivos y potreros en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Para ello, en cada uno de ellos, durante la temporada de lluvias 2014 y la temporada de secas 2015, se extrajeron muestras de suelo de 15 cm de diámetro por 20 cm de profundidad, donde se colectó la macrofauna manualmente, depositando a los artrópodos en frascos con alcohol etílico al 70% y a las lombrices en formol al 4%, para su posterior identificación a nivel taxonómico de familia.

Para el análisis de datos se realizaron las pruebas de U de Mann-Whitney, bondad de ajuste de χ^2 , regresiones lineales con sus respectivas ANOVAs, índice de diversidad de Shannon-Weaver con prueba de t, índice de similitud de Sørensen y un análisis de agrupamiento con el criterio de aglomeración de enlace completo.

No se encontraron diferencias significativas en la abundancia de la macrofauna entre las dos temporadas; sin embargo, en la temporada de secas se obtuvo mayor riqueza taxonómica de familias. En la selva y en los acahuales se encontraron los valores más altos de abundancia, riqueza y diversidad de la macrofauna. Durante la temporada de lluvias los usos de suelo con mayor similitud en cuanto a su composición de familias fueron los cultivos y los potreros, mientras

que en la temporada de secas menor abundancia, la mayor similitud se encontró entre la selva y los acahuales. Formicidae (Hymenoptera), Glossoscolecidae (Haplotaxida) y Megascolecidae (Haplotaxida) fueron las que presentaron mayor abundancia en ambas temporadas.

Por otra parte, se encontró una relación positiva entre la abundancia, riqueza y diversidad con el contenido de fósforo en el suelo y densidad aparente. Además, se lograron identificar algunas familias asociadas con sitios no perturbados, Megascolecidae (Haplotaxida) y Talitridae (Amphipoda).

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Cambio de uso de suelo

El cambio de uso de suelo está definido como la conversión de paisajes naturales para el uso humano o el cambio de prácticas de manejo de un terreno que ha sido modificado previamente por el hombre, y tiene como fin el aprovechamiento de los recursos naturales para satisfacer las necesidades humanas. Debido a esta actividad es que se puede proveer gran cantidad de alimento, espacio, refugio y otros recursos para el aprovechamiento humano. (Islam y Weil, 2000; Foley *et al.*, 2005).

La pérdida de superficie forestal varía dependiendo de los escenarios socioambientales de cada país o región en donde ocurre, muchas de las actividades que impulsan el cambio de uso de suelo coinciden. Entre éstas se encuentran: la extracción de recursos maderables, explotación minera, construcción de viviendas e infraestructura, en particular carreteras y principalmente actividades agrícolas (Foley *et al.*, 2005; Arriaga, 2009; López-Feldman, 2012). Sin embargo, todas estas actividades surgen de la necesidad humana básica, la alimentación y, principalmente, para terminar con la inseguridad alimentaria; es decir, la carencia al acceso de alimentos inocuos y nutritivos necesario para el crecimiento y desarrollo normal, afectan directamente en la calidad de vida y desarrollo humano (Fig. 1.1) (FAO, 2015). Según los registros de la FAO, en el año 2015 alrededor de 795 millones de personas se encontraban en un estado de inseguridad alimentaria, cabe señalar que, de ese total, 780 millones habitan en países en desarrollo. Si bien, son varios los motivos por los cuales diferentes poblaciones presentan una carencia de alimentos, las principales causas son la disminución del poder adquisitivo, la baja disponibilidad de tierra cultivable y de alimentos en algunas zonas y la mala distribución de los mismos (Pedraza, 2003).

Por otro lado, se conoce que el crecimiento económico mejora la seguridad alimentaria gracias a que existen salarios más elevados y mayores oportunidades de empleo y una de las principales actividades que conducen a un mayor

crecimiento económico son las prácticas agrícolas, mismas que se centran en zonas rurales promoviendo una mayor productividad de la mano de obra (FAO, 2015).

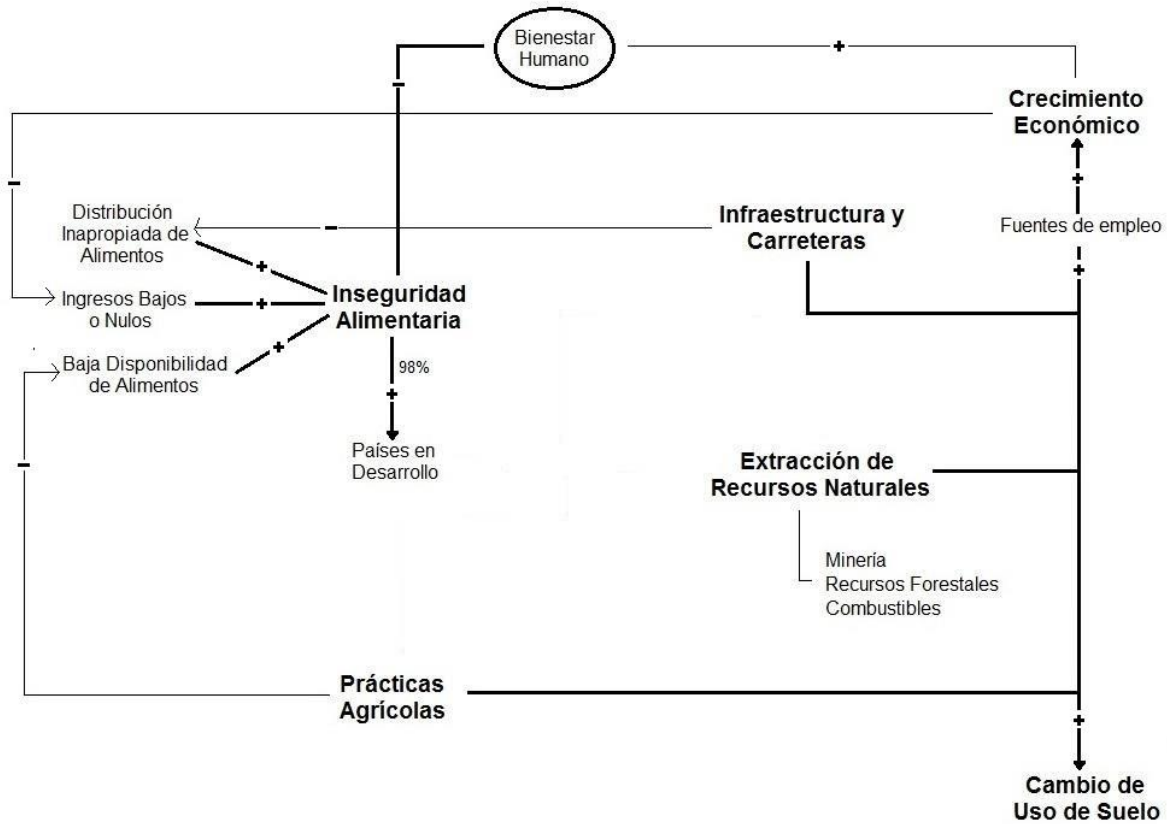


Figura 1.1. Las actividades que se realizan para mitigar (-) las causas que promueven la Inseguridad Alimentaria, que reduce el Bienestar Humano, a su vez propician (+) el Cambio de Uso de Suelo. (Modificada de FAO, 2015)

En la actualidad alrededor del 40% de la superficie de la tierra es ocupada por cultivos y pastizales, y la cantidad de bosques primarios va en descenso, disminuyendo unos 11 millones de kilómetros cuadrados en los últimos 300 años (Islam y Weil, 2000; Foley *et al.*, 2005; Zhai *et al.*, 2015).

La pérdida de superficie vegetal del territorio nacional, ha sido descrita anteriormente por varios autores de la academia, dependencias gubernamentales y organizaciones internacionales, quienes han obtenido sus resultados a partir de diferentes métodos, con distintos sistemas de clasificación de la vegetación y en

distintos años (Tabla 1.1) (Mas, 2009), lo que deriva en que sean pocas las cifras que coinciden entre cada uno de ellos. Por otro lado, cabe resaltar que las tasas de deforestación obtenidas por las fuentes oficiales tienden a ser menores que las de las fuentes académicas, demostrando la falta de un método estandarizado entre académicos y organismos gubernamentales donde no exista una variación tan grande en el momento de realizar las estimaciones.

Tabla 1.1. Diferencias en tasas de deforestación de México reportadas por fuentes académicas y oficiales (Modificada de Mas, 2009).

Academia		Oficiales	
Autor	Tasa de deforestación (miles de ha año ⁻¹)	Autor	Tasa de deforestación (miles de ha año ⁻¹)
Grainger, 1984	1, 600	FAO, 1988	615
Repetto, 1988	460	SARH, 1992	365
Castillo <i>et al.</i> , 1989	746	SARH, 1994	370
Myers, 1989	700	FAO, 1995	678
Toledo, 1989	1, 500	FAO, 1997	508
Masera, 1997	668	CONAFOR, 2004	260
Velázquez <i>et al.</i> , 2002	550	FAO, 2004	776
Eguiluz-Piedra, 2003	705 (1987-1993)	SEMARNAT, 2006	365
	820 (1994-2000)	CONAFOR, 2010	354 (1990-2000)
	1000 (2001-2002)		235 (2000-2005)
Sánchez <i>et al.</i> , 2008	484		155 (2005-2010)
Rosete-Vergés <i>et al.</i> , 2014	898 (1976-1993)	FAO, 2015	583 (2005)
	505 (1993-2002)		441 (2010)
	512 (2000-2005)		
Media	796	Media	439
Desviación estándar	358	Desviación estándar	184

1.2 La Selva de Los Tuxtlas y el cambio de uso de suelo.

Uno de los tipos de vegetación en donde se presenta una gran actividad de cambio de uso de suelo son las selvas del sureste del territorio mexicano, específicamente en el trópico húmedo veracruzano se ha descrito que la pérdida de superficie forestal asciende al 58.4%, de las cuales un 30.9% están ocupadas actualmente para uso de ganado, en el 26.3% de la superficie se realizan actividades agrícolas y el 1.2% son asentamientos humanos (Guevara *et al.*, 2004). Por otra parte, Dirzo y García (1992) señalan que la pérdida de superficie de la Sierra de los Tuxtlas ha sido de aproximadamente del 84%, destacando el periodo de 1967 – 1976 donde se produjo un 56% de pérdida de superficie original, con una tasa de deforestación anual aproximada del 4.3% (Fig. 1.2).

En el paisaje de Los Tuxtlas es posible observar distintos usos de suelo que actualmente se distribuyen en el terreno que formaba parte de los bosques nativos, estos usos ya han sido descritos por Guevara y colaboradores (2010): Entre ellos el que más destaca es el de los acahuals, o bosques secundarios, principalmente los de selva, que representan 17,071 ha repartidas en 400 fragmentos a lo largo de la sierra, encontrándose en cada uno de ellos una composición vegetal heterogénea, determinada por el tipo de vegetación colindante y el tiempo de abandono del sitio. Estos remanentes pueden clasificarse en dos categorías: a) Monte bajo, para aquellos que tienen un tiempo de abandono menor o igual a 5 años y; b) monte alto para aquellos con un tiempo mayor a 5 años, estos últimos cuentan con una mayor diversidad de especies.

Los potreros de la sierra también son variables entre sí, debido a que algunos aún presentan árboles nativos y exóticos, mientras que otros están totalmente privados de ellos debido a la quema anual y al uso de herbicidas, ambos ocupan la mayor extensión de la sierra con 160,507 ha. Por otra parte, se encuentran los cultivos, representando 81,571 ha, entre los que destacan los frutales, de café y cacao, de caña de azúcar, de tabaco, algunos de éstos se encuentran combinados con potreros.

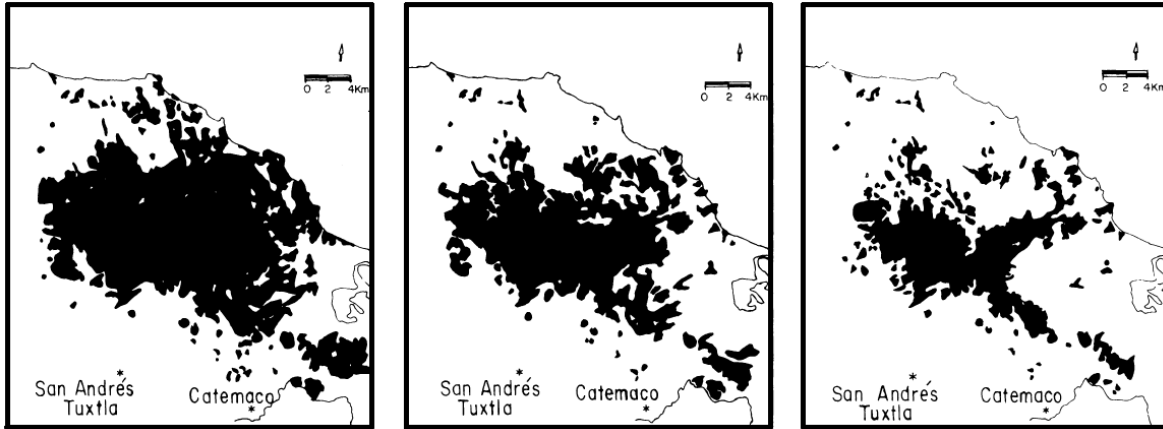


Figura 1.2. Cobertura forestal y distribución en el transcurso del tiempo en la zona norte de la Sierra de Los Tuxtlas, Veracruz. De izquierda a derecha: 1967, 1976 y 1986 (Tomada de Dirzo y García, 1992).

1.3 Efectos generales del cambio de uso de suelo

Uno de los efectos directos más importante que origina el cambio de uso de suelo es la pérdida de la biodiversidad, que está relacionada con la fragmentación del paisaje, disminuyendo el área de distribución de las especies, así como sus tamaños poblacionales, produciendo extinción local de aquellas que son vulnerables (Guevara *et al.*, 2004). Los bosques tropicales húmedos poseen más de la mitad de las especies del mundo; sin embargo, ocupan sólo el 7% de la superficie terrestre, destacando así, la importancia que tiene la conservación de este ecosistema (Dirzo *et al.*, 2009).

No obstante, los servicios ecosistémicos también se encuentran alterados, éstos se definen como aquellos componentes de la naturaleza, directamente aprovechados, consumidos o usados para producir, mejorar y mantener un bienestar humano (Boyd y Banzhaf, 2007; Kremen *et al.*, 2007), entre ellos se encuentran la polinización, la filtración de agua, el control de inundaciones y de erosión de suelo (principalmente de uso agrícola) (Kremen *et al.*, 2007).

Los efectos más sobresalientes y sobre los que se tienen varios registros, son los impactos en la regulación del clima, así como los daños atmosféricos que provocan, como el aumento de gases de efecto invernadero, especialmente el CO₂, que se libera de los almacenes de carbono que se encuentran en el suelo

después de que se perturban los flujos de carbono de los mismos, principalmente por la conversión de bosques o pastizales a cultivos (Guo y Gifford, 2002). Se ha reportado que poco menos del 35% de las emisiones se generan debido a esta actividad (Foley *et al.*, 2005), aunque la cantidad en que se liberan estos gases depende del uso de suelo original y el consecuente, el tipo de ecosistema en el que se va a originar el cambio, así como el clima y la región (Houghton, 2005).

Por otro lado, también es notable el impacto que tiene en los ciclos biogeoquímicos, principalmente en el del agua y el carbono. Dentro de la región esto provoca un descenso en la cantidad de agua disponible, así como un aumento en la escorrentía, misma que provoca cambios en el paisaje y a nivel mundial, disminuye la capacidad de captación de CO₂, aumentando el nivel de CO₂ atmosférico. Además, la adición de fertilizantes presenta efectos directos sobre el suelo, mismo que influye en la calidad del agua, afectando ecosistemas costeros y de agua dulce (Guevara *et al.*, 2004; Foley *et al.*, 2005).

1.4 Efectos en las propiedades del suelo

El suelo es un componente importante del ecosistema, cuya formación va a estar mediada por el clima, el material parental, la topografía, el tiempo y los organismos que viven en él (Jenny, 1994), dentro de éste ocurren varias interacciones, entre las fases sólidas, aéreas y acuosas, que determinan la disponibilidad de nutrientes, la retención de éstos en la fase acuosa, la penetrabilidad de raíces y la dinámica de ciclos biogeoquímicos, principalmente del carbono, nitrógeno y fósforo. Sin embargo, las prácticas de cambio de uso de suelo son uno de los principales factores que afectan la disponibilidad de nutrientes (Osman, 2013; Groppo *et al.*, 2015).

Un componente importante del suelo es la materia orgánica que posee (MOS), la cual presenta dos porciones: una conformada por materia orgánica sin descomponer y materia orgánica parcialmente descompuesta y, otra fracción estable que se constituye por materia orgánica descompuesta o sustancias húmicas, ambas fracciones intervienen en varios de los procesos físicos, químicos

y biológicos, regulando el pH y la capacidad de intercambio catiónico, dándole estabilidad a los microagregados y proveyendo recursos alimenticios a los organismos detritívoros y saprófagos, proporcionando la energía necesaria para realizar sus procesos bioquímicos (Osman, 2013; Céspedes y Millas, 2015). El cambio de uso de suelo, disminuye la estabilidad de sus agregados y, así mismo se afectan otras variables como porosidad, nitrógeno total, biomasa microbiana, capacidad de campo, capacidad de intercambio catiónico y contenido de Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+ , lo cual se va reflejando a su vez en un descenso en la fertilidad (Adejuwon y Ekanade, 1988; Islam y Weil, 2000).

Aunque el cambio de uso de suelo puede disminuir también el contenido de MOS, realmente son otros factores como el clima, las propiedades físicas y químicas y el tipo de manejo que se le da al siguiente uso de suelo los que intervienen en la variación de la materia orgánica de un sitio a otro (Fernández *et al.*, 1997), es así que existen otros usos de suelo que pueden poseer mayor contenido de MOS que el ecosistema nativo que les precedía (Geissen *et al.*, 2009a).

En el suelo también se almacena una gran cantidad de carbono, siendo mayor que la que se encuentra en la atmósfera y en la vegetación terrestre juntas; sin embargo, el cambio de uso de suelo de ecosistemas naturales a cultivos, promueve una disminución en los almacenes de carbono que va desde un 42% (Zhang *et al.*, 2015), hasta un 75% en regiones tropicales (Lal, 2004). Se ha encontrado que el contenido de carbono en el suelo es significativamente menor en los primeros diez centímetros, en los sistemas agropastoriles y en cultivos a diferencia de lo que ocurre en los bosques primarios (Powers, 2004; Groppo *et al.*, 2015). Las prácticas intensivas de agricultura y ganadería, a escala local, originan un aumento en la erosión y compactación del suelo, así como un menor número de poros y agregados en el suelo (Lambin *et al.*, 2003; Guevara *et al.*, 2004). En suelos erosionados, gran parte del carbono almacenado se pierde hacia la atmósfera en forma de CO_2 y CH_4 , ambos, gases de efecto invernadero (Lal, 2004). Además, en suelos compactados se reduce la germinación de las semillas,

así como la emergencia de plántulas, disminuyendo la capacidad de regeneración natural que poseen varios ecosistemas (Osman, 2013).

Al igual que el carbono, los almacenes de nitrógeno del suelo también se ven afectados en diferentes usos, disminuyendo generalmente en pastizales y cultivos, respecto a los bosques nativos, debido a los cambios de temperatura que afectan directamente a la microbiota del suelo y con ello a las tasas de mineralización; a la lixiviación, el arado del suelo y la pérdida por medio de formas gaseosas (Powers, 2004; Pandey *et al.*, 2010; Groppo *et al.*, 2015). Por otra parte, en algunos cultivos de fabáceas y en otros donde se aplica nitrógeno orgánico e inorgánico por fertilizantes, la cantidad de nitrógeno total suele ser mayor que en el bosque primario (Guimarães *et al.*, 2013). Sin embargo, los cocientes C:N del suelo tienden a ser más recalcitrantes, señalando que existen más pérdidas de carbono en relación con el nitrógeno ocasionadas por el cambio de uso de suelo (Powers, 2004). Además de mostrar la proporción de la pérdida de nitrógeno con relación al carbono, el cociente C:N expresa la facilidad con la que se descompone el recurso alimenticio del suelo, siendo el cociente 24:1, la proporción ideal para la actividad de la biota desintegradora (USDA, 2011). De la misma manera, los almacenes de fósforo pueden ser mayores en los sistemas agropastoriles y pastizales que en la vegetación nativa, debido a la entrada constante de fertilizantes con base en este elemento, siendo el más común en los cultivos de arroz, soya, maíz y chile (Groppo *et al.*, 2015).

Geissen y colaboradores (2009a) discuten acerca del aumento en algunas propiedades edáficas en la conversión de bosques nativos a otros usos de suelo. Estos autores explican que este fenómeno puede ocurrir por el alto contenido de arcillas que se encuentra en todos los usos de suelo de la región, que intervienen en la absorción y retención de nutrientes y a la alta precipitación que conduce a una saturación de agua en el suelo y disminuye la mineralización de nutrientes como el nitrógeno.

1.5 Efectos en la biota del suelo

Una vez que se altera la estructura del suelo, se modifica también la biota que en él habita, dicho cambio se ve reflejado en la actividad, composición, biomasa, densidad o diversidad de la misma. Varios de estos efectos han sido reportados para diferentes grupos tales como la comunidad microbiana (Yao *et al.*, 2000; Bossio *et al.*, 2005; Lauber *et al.*, 2008; Purahong *et al.*, 2014), rizobios y otros simbioses fijadores de nitrógeno (Ormeño-Orrillo *et al.*, 2012; Mirza *et al.*, 2014), hongos micorrizógenos arbusculares (Oehl *et al.*, 2003; Oehl *et al.*, 2005; Bedini *et al.*, 2007; Bakhshipour *et al.*, 2009), nemátodos (Ou *et al.*, 2005; Fan-Xiang *et al.*, 2006; Banful y Hauser, 2011), protistas (Keeley y Faulkner, 2008), microartrópodos (Vreeken-Buijs *et al.*, 1998; Filser *et al.*, 2002; Minor y Cianciolo, 2007; Palacios-Vargas *et al.*, 2007; Socarrás y Robaina, 2011; Roy *et al.*, 2014), artrópodos de mayor tamaño y otros invertebrados (Barros *et al.*, 2002; Rossi y Blanchart, 2005; Callaham *et al.*, 2006; García *et al.*, 2009; Ruiz-Cobo *et al.*, 2010a; Cabrera *et al.*, 2011; García *et al.*, 2014) y vertebrados (Fitzgibbon, 1997; Pardini, 2004).

Dentro de la biota del suelo, uno de los grupos que posee mayor diversidad de especies y que tiene un rol determinante para el funcionamiento del ecosistema, es la fauna edáfica, la cual contiene una diversidad de especies que representa el 23% de la biodiversidad total (Fig. 1.3). Dentro de esta se pueden encontrar tres grandes grupos: la microfauna, que comprende a los organismos menores a 0.2 mm, en donde se encuentran grupos de protozoarios y nematodos; la mesofauna, que abarca a los grupos de organismos de tallas mayores de 0.2 mm y menores a 2 mm representada por microartrópodos como colémbolos, proturos, dipluros, ácaros y otros invertebrados como enquitréidos; y la macrofauna, donde se encuentran los organismos mayores a 2 mm, tales como lombrices de tierra y otros macroinvertebrados como hormigas, termitas, miriápodos, escarabajos, etc. (Wolters, 2001, Palacios-Vargas, *et al.* 2014).

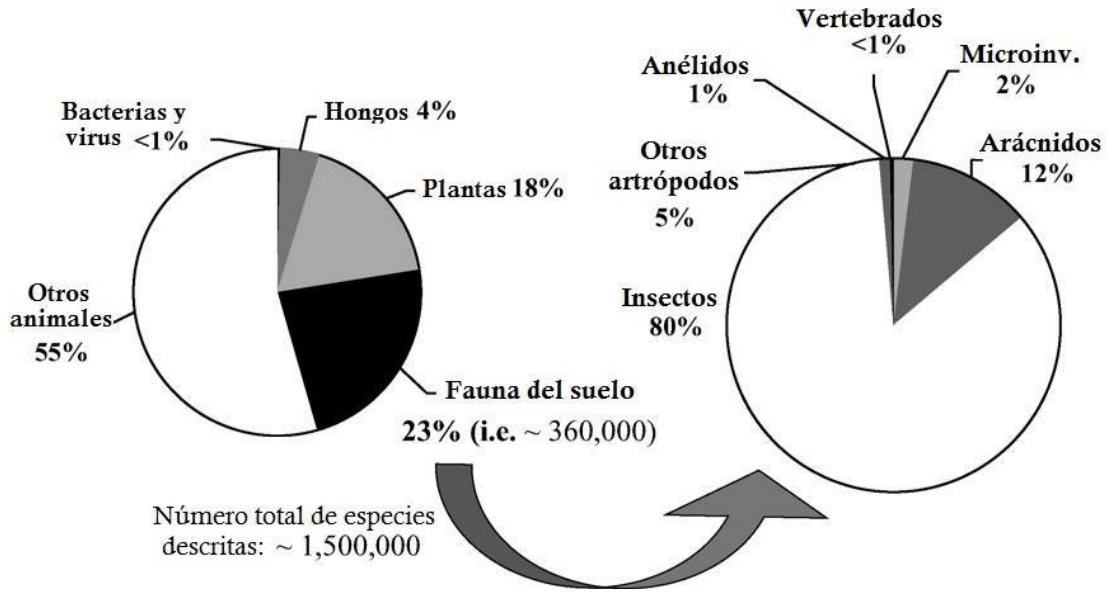


Figura 1.3. Diversidad de la fauna del suelo en relación con la biodiversidad global (Tomada de Decaëns *et al.*, 2006).

Para entender cuáles son los efectos que origina el cambio de uso de suelo sobre estos organismos, primero es importante conocer los grupos de organismos que habitan dentro del suelo y posteriormente describir las funciones que estos cumplen dentro del ecosistema. Dentro del suelo, los macroinvertebrados considerados como “ingenieros del suelo”, lombrices, termitas y hormigas, van a actuar directamente sobre el ciclo de nutrientes al fragmentar, ingerir y transportar materia orgánica y mineral, además de mantener condiciones favorables de porosidad dentro del mismo gracias a las estructuras biogénicas que construyen, las cuales van a permitir el establecimiento y la realización de otras actividades por medio de las plantas, como la penetración de raíces, la formación de agregados y la filtración de agua, importantes para el establecimiento de la comunidad vegetal (Swift y Bignell, 2001; Lavèlle *et al.*, 2006; Botinelli *et al.*, 2015).

Por otra parte, en la superficie del suelo se van a encontrar otros grupos de organismos con hábitos detritívoros, principalmente de la meso y macrofauna, como lo son diplópodos, isópodos y gasterópodos, que van a participar en la fragmentación de la hojarasca, alimentándose de ella y, acelerando los procesos

de descomposición que lleva a cabo la microbiota. Además, se presentan otros grupos de la macrofauna, como arañas, opiliones y quilópodos, que actúan como depredadores, participando en niveles superiores de la cadena trófica, incorporando una mayor variedad de nutrientes al suelo (Lavèlle, 1997; Swift y Bignell, 2001; Cabrera *et al.*, 2011 b).

En las poblaciones de la fauna del suelo también se refleja el impacto que tiene el cambio de uso de suelo. En ecosistemas tropicales se ha registrado la disminución de la abundancia y biomasa, así como diferencias en la composición de la fauna edáfica después de que se modifica el uso de suelo (De Aquino *et al.*, 2008; Geissen *et al.*, 2009b; Huerta y Van der Wal, 2012; Lavèlle *et al.*, 2014) (Fig. 1.4).

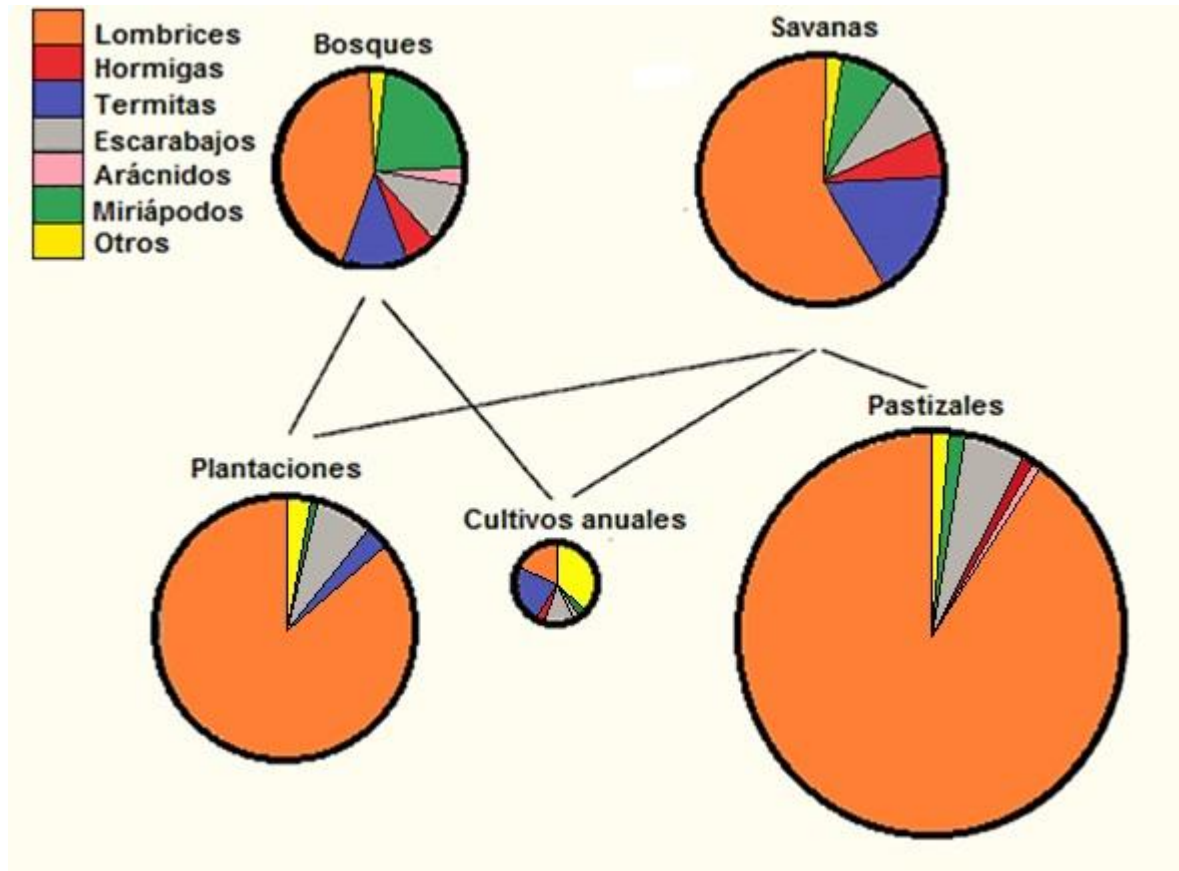


Figura 1.4. Composición de la macrofauna edáfica en distintos usos de suelo en comunidades tropicales (bosque, pastizal, sabana, plantaciones forestales y cultivos). Tomada de Lavèlle y Spain (2001).

El aumento en biomasa de pastos y plantaciones se ha relacionado a una alta riqueza de especies de lombrices, que dominan en ecosistemas perturbados. Sin embargo, la composición de la fauna en cada uso de suelo es diferente, muchas especies nativas se pierden al enfrentarse ante un cambio de uso de suelo, y con ello las funciones que llevan a cabo en él, pese a que se integren otras especies exóticas (Lavèlle *et al.*, 1994).

1.6 Fauna del suelo como indicador biológico de perturbación y calidad del suelo

Un indicador biológico se define como una especie o taxa, cuya presencia o ausencia en un área, bajo ciertas condiciones ambientales, indica el estado de otros componentes biológicos, físicos y químicos del ecosistema. Éstos pueden utilizarse para evaluar diferentes estrategias de manejo de una manera más rápida (Cordeiro *et al.*, 2004; Rosseau *et al.*, 2013).

El estudio de la macrofauna como indicador biológico de la salud o de la recuperación de los suelos posee ciertas ventajas respecto a otros grupos que pueden desempeñarse como bioindicadores, debido a ciertos rasgos que presenta. Según Cabrera (2012) entre los rasgos más importantes destacan: que conservan una riqueza taxonómica muy grande; los organismos son sencillos de manipular y coleccionar, con lo cual su identificación no se complica como en otros grupos; están presentes en cualquier temporada del año; al tener valores de densidad altos y una gran capacidad reproductora, es posible realizar una colecta intensa sin que esto afecte el funcionamiento de la comunidad y; presentan una rápida respuesta a las condiciones ambientales debido a que sus ciclos de vida cortos.

Se ha descrito que las interacciones entre los distintos grupos de la fauna del suelo, van a estar mediadas por los recursos que se encuentran disponibles en el sitio donde habitan (Zerbino *et al.*, 2008), además, los invertebrados son el mayor grupo determinante en los procesos del suelo para los ecosistemas tropicales (Lavèlle *et al.*, 1994), por lo que, cualquier cambio en las condiciones

del ecosistema puede verse reflejado en alguna de las propiedades de la fauna del suelo, ya sea en su nivel de organización o en sus procesos biológicos (Stork y Eggleton, 1992; Linden *et al.*, 1994), dichas propiedades pueden ser combinadas con otras propiedades fisicoquímicas del suelo para generar índices de calidad de suelo (Velásquez *et al.*, 2007). Se entiende como calidad del suelo, según Linden y colaboradores (2004) “el grado en el cual un suelo promueve la actividad biológica, moderando el flujo de agua a través del ambiente, manteniendo la calidad ambiental, al asimilar los residuos orgánicos y disminuir los contaminantes”. Las propiedades que reflejan la calidad del suelo se encuentran en la Tabla 1.2.

Tabla 1.2. Propiedades de la fauna edáfica que se usan como indicadores de la calidad del suelo. Tomado de Linden *et al.*, 1994.

NIVEL DE ORGANIZACIÓN	PROPIEDADES
Individuos	Comportamiento, morfología, fisiología
Poblaciones	Abundancia, biomasa
	Tasas de crecimiento, mortalidad y reproducción
	Distribución de edades
Comunidades	Grupos funcionales
	Cadenas tróficas
	Biodiversidad (Riqueza, dominancia)
	Especies clave
PROCESOS BIOLÓGICOS	
Bioacumulación	Metales pesados, contaminantes orgánicos
Descomposición	Fragmentación de la materia orgánica
	Mineralización de nutrientes
Estructura del suelo	Formación de galerías y poros
	Deposición fecal y agregados del suelo
	Mezcla y redistribución de la materia orgánica

Uno de los grupos de organismos edáficos que ha sido analizado y propuesto como indicador biológico del estado de perturbación del suelo han sido las lombrices, quienes son afectadas por los cambios de humedad, compactación y contenido de materia orgánica (Cabrera, 2012). De la misma manera, los grupos de detritívoros epigeos, como gastrópodos, diplópodos y crustáceos terrestres como isópodos y anfípodos, responden rápidamente a los cambios en las variables de cobertura vegetal, temperatura y humedad, así como algunos grupos de depredadores como arañas y opiliones (Cordeiro *et al.*, 2004; Cabrera, 2012; Vasconcellos *et al.*, 2013).

Por otra parte, cabe señalar que los invertebrados también pueden ser utilizados para evaluar el éxito de la restauración ecológica. Uno de los métodos de evaluación más comunes es la medida de la diversidad de organismos en diferentes niveles de la cadena trófica. En este caso, los invertebrados tienen un papel importante, ya que incorporan a varios grupos funcionales como polinizadores, detritívoros, rizófagos y otros que tienen relevancia en el reciclaje de nutrientes (Ruiz-Jaen y Aide, 2005).

2. ANTECEDENTES

En una revisión de 54 publicaciones en diferentes revistas internacionales sobre la macrofauna edáfica en distintos tipos de vegetación tropical, se encontraron las variables más comunes que fueron tomadas en cuenta para su estudio, éstas se encuentran en la Tabla 2.1. Además, se presentan los valores máximos y mínimos reportados de las variables cuantitativas de abundancias, biomasa, riqueza y diversidad de Shannon.

Tabla 2.1. Variables de la macrofauna tomadas en cuenta en diferentes estudios.

Variable	Número de estudios	Tipo de vegetación	Resultados
Abundancia	47	SAP, SBC, BMM	Mayor: 1857 ind m ⁻² Menor: 513 ind m ⁻²
Biomasa	23	SAP, SBC	Mayor: 67.45g m ⁻² Menor: 9.62g m ⁻²
Riqueza	23	SAP, SBC, BMM	Mayor: 22 Órdenes Menor: 13 Órdenes
Diversidad	19	SAP, SBC, BMM	Mayor: 2.9 Menor: 1.6
Actividad y cambios en diferentes usos de suelo	12	Climas Aw y Am	
Indicadores de calidad	7	SAP, SBC	
Descomposición	4	SAP	
Cambios en etapas sucesionales	3	SAP, SBC, BMM	
<i>SAP: Selva Alta Perennifolia</i> <i>SBC: Selva Baja Caducifolia</i> <i>BMM: Bosque Mesófilo de Montaña</i>			

Específicamente en la región de los Tuxtlas, Veracruz, se encontraron tres estudios correspondientes con la macrofauna edáfica (Tabla 2.2).

Barajas-Guzmán (1996), describió el cambio en riqueza y abundancia tanto de la mesofauna como la macrofauna aunadas a la descomposición de la fracción

foliar de las especies de *Ficus yoponensis* y *Nectandra ambigens*, así como la descripción de las redes tróficas encontradas en las mismas.

Tabla 2.2. Grupos de macrofauna encontrados en los estudios de la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

	Moreno Miranda, 2006	Barajas-Guzmán, 1996		García <i>et al.</i> , 2009			
	Selva	Selva	Veg. Sec.	Selva	Agrf.	Potrero	Cultivo
Coleoptera (Staphylinidae)	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Diplopoda	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Chilopoda	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Annelida	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Formicidae	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Blattodea	✓	X	✓	✓	✓	✓	✓
Isoptera	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Hymenoptera (no Formicidae)	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Orthoptera	✓	X	✓	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
Araneae	✓	✓	✓	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
Diptera	✓	✓	✓	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
Dermaptera	✓	✓	X	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
Diplura	✓	✓	✓	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
Gastropoda	✓	✓	✓	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
Hemiptera	✓	✓	✓	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
Coleoptera (no Staphylinidae)	X	✓	✓	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
Opiliones	X	X	X	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
Lepidoptera	X	✓	✓	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
Thysanoptera	X	X	X	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
Isopoda	X	✓	✓	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
Mantoidea	X	X	X	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.

✓= Presencia, X= Ausencia, n.e.= Se reporta la presencia del orden en el estudio, pero los autores no especifican el uso donde se encuentra. Veg. Sec.= Vegetación Secundaria. Agrf.= Agroforestería.

Por otra parte, Moreno Miranda (2006) analizó los cambios temporales en la riqueza, abundancia y diversidad de macro y mesofauna tomando en cuenta la

fracción leñosa de la hojarasca de *Ficus yoponensis* y *Nectandra ambigens*, los cuales son árboles comunes encontrados en la selva alta perennifolia. Mientras que García y colaboradores (2009), se centraron en la elaboración de un acervo taxonómico de la macrofauna de tres comunidades de la reserva, tomando en cuenta los usos de suelos de selva alta perennifolia, sistemas de agroforestería, pastizales y cultivos de maíz, mencionando que hay grupos de la macrofauna que son exclusivos de cada uso de suelo; sin embargo, sólo se describieron los órdenes que se encontraban en todos los usos sin tomar en cuenta a los taxones que solamente se encontraban en alguno de los usos de suelo.

3. JUSTIFICACIÓN

Los bosques tropicales húmedos poseen más de la mitad de las especies del mundo; sin embargo, sólo ocupan el 7% de la superficie terrestre (Dirzo *et al.*, 2009), de ahí su relevancia al albergar gran parte de la diversidad biológica. A pesar de ello, es el ecosistema que presenta una de las tasas más altas de pérdida de superficie forestal, la cual va de 2.1 a 4.3% al año (Dirzo y García 1992; Mendoza y Dirzo, 1999; FAO, 2012). En nuestro país se ha perdido el 68% de la superficie vegetal original de estos bosques, la cual se ha convertido principalmente en espacio para uso agrícola y ganadero (Guevara *et al.*, 2004). Ahora bien, la mayor parte de estudios que reflejan la pérdida de biodiversidad o que analizan los factores que intervienen en ésta abarcan principalmente a la comunidad vegetal, siendo que ésta representa sólo el 18% de la biodiversidad total, por otro lado, existen otros tipos de organismos de los que el número de investigaciones es considerablemente menor, aunque poseen una mayor diversidad, como es el caso de la fauna edáfica (Wolters, 2001; Decaëns *et al.*, 2006; Lavèlle *et al.*, 2006).

Por otra parte, en México se encuentran varios trabajos relacionados al estudio de la fauna del suelo que se distribuyen en los bosques tropicales; sin embargo, son pocos los que la analizan desde una perspectiva ecológica, encontrándose, generalmente, estudios taxonómicos de la misma. No obstante, son aún menores el número de investigaciones que han considerado al cambio de uso de suelo como una variable importante para explicar los cambios en riqueza y diversidad o las variaciones en su composición. Además, solamente en algunos se ha tomado en cuenta la dinámica temporal, considerando que se han encontrado diferencias significativas en distintas temporadas en otros ecosistemas tropicales del mundo (Dangerfield, 1997; Rossi y Blanchart, 2005; Pereira *et al.*, 2012). Además, generar información sobre la relación entre las variables fisicoquímicas del suelo, ayudará a generar y mejorar los índices del estado de salud y perturbación del suelo y, por ende, del sitio donde se encuentre.

4. OBJETIVOS

4.1 General

- Analizar la composición, riqueza y diversidad la macrofauna edáfica en suelos con diferente uso, en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México

4.2 Particulares

- Determinar la composición, riqueza y diversidad de la macrofauna edáfica en la selva madura, acahuales, potreros y cultivos en las temporadas de lluvias y secas.
- Analizar la relación entre el contenido de carbono total, nitrógeno total, materia orgánica, la relación C:N, fósforo lábil, humedad del suelo y la densidad aparente con la abundancia, riqueza y diversidad de la macrofauna edáfica.
- Identificar los grupos de organismos de la macrofauna edáfica que puedan presentar una función como indicadores del estado de perturbación del suelo.

5. HIPÓTESIS

Las hipótesis planteadas durante esta investigación son las siguientes:

- Debido a la amplia cantidad de recursos disponibles durante la temporada de lluvias en todos los usos de suelo, se encontrará una diferencia significativa de la abundancia y riqueza entre las temporadas de lluvias y secas, encontrándose los valores más altos en la temporada de lluvias.
- La abundancia y riqueza de familias en cada uso de suelo será mayor en la selva e irá disminuyendo en los acahuales, potreros y cultivos, respectivamente.
- Al disminuir el contenido de materia orgánica del suelo, carbono y nitrógeno total y fósforo lábil, disminuye el recurso disponible y por lo tanto disminuirá la abundancia, riqueza y diversidad de la fauna edáfica.
- En los sitios con los valores más altos de la relación C:N, se encontrará una alta abundancia, riqueza y diversidad de la fauna edáfica, debido a que al tener tasas más lentas de descomposición, la materia orgánica estará disponible durante más tiempo para su aprovechamiento por la fauna del suelo.
- Al encontrarse mayor densidad aparente del suelo (DA), disminuirá la abundancia, riqueza y diversidad de la macrofauna edáfica, ya que los valores altos de DA indican menor porosidad y agregados en el suelo.

6. ZONA DE ESTUDIO

La Sierra de Los Tuxtlas se extiende paralelamente a la costa del Golfo de México, la altitud de la zona abarca desde el nivel del mar, hasta los 1680 msnm en las cimas de las formaciones montañosas, lo que origina una diversidad de climas y relieves. La estación comprende de los 150 a 700 msnm, donde el clima predominante es de tipo Am(f), según el Sistema de Clasificación Climática modificada por García (1964), con una temperatura media anual de 22°C y una precipitación mínima de 60 mm, con un porcentaje de precipitación invernal mayor al 10.2% del total anual (Soto, 2004).

6.1 Suelo

Según Sommer-Cervantes y colaboradores (2003), en la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” existen diferentes suelos que siguen un gradiente altitudinal, donde en los sitios más elevados se encuentran los andosoles, que son el material parental de donde se derivan los lixisoles, cambisoles, regosoles y gleysoles respectivamente, dentro de éstos, los regosoles son los suelos más comunes porque son jóvenes.

6.2 Vegetación

La vegetación es de una selva alta perennifolia, aunque también se encuentran manglares, sabanas, selva baja perennifolia y selva mediana subcaducifolia. Se tienen reportadas 943 especies de plantas vasculares comprendidas en 137 familias siendo las más comunes: Fabaceae, Lauraceae, Moraceae, Euphorbiaceae, Arecaceae, Rubiaceae, así como varias especies de epífitas, lianas y bejucos. En los acahuales, la composición florística es variable dependiendo de su edad, es decir, del tiempo que haya transcurrido desde su abandono, entre las especies que destacan se encuentran *Myriocarpa longipes*, *Urera caracasana*, *Cecropia obtusifolia*, *Trema micrantha*, *Rheedia edulis*, *Ficus yoponensis*, así como varias especies de *Solanum* y *Piper* y especies herbáceas como *Olyra latifolia*, *Costus dirzoi*, *Siparuna andina*, y otras especies de poáceas y ciperáceas. En potreros se han encontrado especies anuales y perennes tanto

introducidas como nativas, entre las más comunes se encuentran: *N. ambigens*, *F. yoponensis*, *Brosimum alicastrum*, *Ampelocera hottlei*, *Bursera simaruba*, *Spondias radlkoferi* y *Zanthoxylum kellermanii*, en cuanto a las familias, Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Euphorbiaceae, Rubiaceae, Cyperaceae, Solanaceae y Thelypteridaceae, son las más representativas; sin embargo, son las poáceas las que cubren alrededor del 63% de superficie, siendo las especies más comunes *Cynodon plectostachyus*, *Axonopus compressus*, *A. affinis*, *Paspalum notatum* y *P. conjugatum*. Por otra parte, en los cultivos de alto valor comercial, como la caña de azúcar, el tabaco y los frutales, no se encuentran especies de árboles nativos, sin embargo, el cultivo que ocupa la mayor superficie es el del maíz, que se siembra generalmente con las prácticas de agricultura tradicional, donde es común encontrar especies de árboles nativos. (Guevara *et al.*, 1994, Castillo-Campos y Laborde, 2004; Soto, 2004; Lira-Noriega *et al.*, 2007; Guevara, 2010).

7. MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó en suelos con cuatro diferentes usos, dentro de la Reserva de la Biósfera de los Tuxtlas, en sitios cercanos a la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”: Selva alta perennifolia, la cual corresponde al parche con mayor extensión dentro de la reserva y se encuentra próxima a la Estación; acahuales de selva, con tiempos de abandono de 5, 18, 24, 27 y 50 años, potreros con algunos árboles nativos y exóticos, con una edad de 29 años y, cultivos anuales mayores a 10 años de uso. Para la temporada de lluvias se utilizaron cultivos de maíz y en la temporada de secas se utilizaron cultivos de chile y sandía (Fig. 7.1).

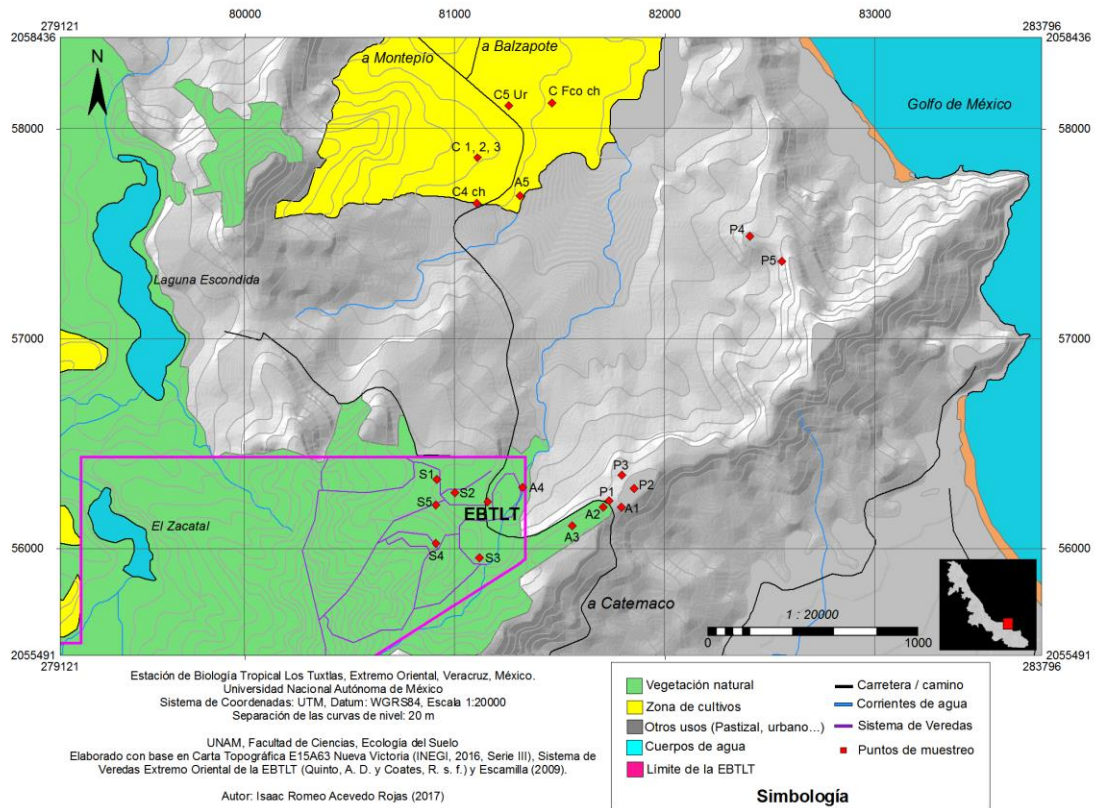


Figura 7.1. Puntos de muestreo dentro de la Sierra de los Tuxtlas (Elaborado por Acevedo-Rojas, 2017).

Se realizaron dos muestreos, cada uno correspondiente a una temporada, lluvias y secas, el primero se llevó a cabo del 8 al 14 de agosto de 2014 y el segundo del 6 al 12 de abril de 2015. En cada uso de suelo se muestrearon 5 sitios, con una

extensión de 0.1 ha cada uno, en donde se colectaron muestras de suelo en 3 puntos al azar, en cada punto se extrajeron núcleos de suelo de 15 cm de diámetro por 20 de profundidad, utilizando un nucleador.

Una vez en la estación, se separaron de manera manual los organismos y se depositaron en frascos de plástico de 100 ml con una solución preservadora para su posterior identificación; alcohol al 70% para artrópodos y formol al 4% para lombrices, los gasterópodos fueron colectados en bolsas de papel encerado sin usar ninguna solución. Posteriormente se registró el número de individuos encontrados en cada uso de suelo y se llevó a cabo su identificación taxonómica hasta el nivel de familia.

Para los análisis de regresión, se utilizaron los datos del proyecto *Almacenes de carbono en el suelo de una selva húmeda: la contribución de los hongos micorrizógenos arbusculares* en las variables de carbono total, materia orgánica del suelo, nitrógeno total, fósforo lábil, relación C:N, densidad aparente y humedad, determinados en el Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas y en el Taller de Ecología y Recursos Naturales de la Facultad de Ciencias, cabe señalar que los sitios de donde se obtuvieron las muestras para los análisis de las variables fisicoquímicas del suelo corresponden con los sitios de muestreo de la macrofauna edáfica (Anexo 1).

7.1 Análisis de datos

Para evaluar si existían diferencias significativas entre las temporadas de lluvias y secas en las variables de abundancia y riqueza taxonómica de la macrofauna, se utilizó una prueba de U de Mann-Whitney mediante el software STATISTICA 8.0 (StatSoft inc. 2007). Por otra parte, se realizó una prueba de bondad de ajuste de χ^2 , para analizar si existían diferencias significativas entre los cuatro usos de suelo, tanto para la abundancia como para la riqueza taxonómica de la macrofauna edáfica, seguida de un análisis de residuos estandarizados para determinar la identidad de los grupos que presentaban diferencias.

Para observar si existía una relación significativa entre las variables fisicoquímicas del suelo (carbono total, materia orgánica del suelo, nitrógeno total, fósforo lábil, relación C:N, humedad y densidad aparente) con las propiedades de la comunidad de macrofauna edáfica (abundancia, riqueza y diversidad), se realizaron varias regresiones lineales, con el software TableCurve 2D 3.00 (Jandel Scientific Software 1994).

Además, para estimar la diversidad se calculó el índice de diversidad de Shannon-Weaver (H') $H' = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$, donde S es el número de especies o categorías taxonómicas, y p_i la proporción de individuos de la muestra total de categorías i y; para determinar si existían diferencias significativas de la diversidad de la macrofauna edáfica entre cada uso de suelo se utilizó una prueba de t, descrita por Poole (1974), esta prueba se aplicó de manera independiente para cada temporada.

Con el fin de evaluar la similitud entre cada uso de suelo con base en la macrofauna edáfica, se calculó el índice de similitud de Sørensen en cada temporada $S = \frac{2C}{A+B}$ donde A y B son el número de especies en los grupos A y B y C es el número de especies compartidas entre ambos grupos.

Así mismo, para identificar los usos de suelo con una composición más parecida, se hizo un análisis de agrupamiento, utilizando el criterio de aglomeración de enlace completo y representándolo como la distancia de enlace de un caso en particular (D_{link}) sobre la distancia máxima de enlace (D_{max}), multiplicado por 100. Este análisis lo realicé con el software STATISTICA 8.0 (StatSoft inc. 2007).

Finalmente, se realizó una prueba de bondad de ajuste de χ^2 para determinar si existían diferencias significativas entre cada uso de suelo con base en el número de individuos de las familias indicadoras de disturbio, realizando nuevamente un análisis de residuos estandarizados para conocer la identidad de los usos de suelo que eran diferentes.

8. RESULTADOS

8.1 Descripción general de la composición de la macrofauna edáfica en diferentes usos de suelo

En total se contabilizaron un total de 570 individuos pertenecientes a 54 familias, distribuidas en 26 órdenes en los cuatro usos de suelo del presente estudio (Tabla 8.1), 23 familias fueron exclusivas de la temporada de secas, mientras que 18 sólo se encontraron en la temporada de lluvias, siendo Coleoptera (Hexapoda) el orden con mayor número de familias (11), seguido de Polydesmida (Diplopoda) (6) y Geophilomorpha (Chylopoda) (4). Las larvas y pupas de Coleoptera, Diptera y Lepidoptera sólo se identificaron hasta el nivel taxonómico de orden, con excepción de las larvas de la familia Staphylinidae. De la misma manera, tres morfotipos de Coleoptera y uno de Opiliones únicamente se identificaron a nivel de orden.

En el uso de suelo de selva se encontraron 36 familias, de las cuales 14 son exclusivas; en los acahuales se registraron 37 familias; sin embargo, 13 de éstas únicamente se localizaron en este uso; en potreros se obtuvieron un total de 19 familias, donde 5 de éstas se registraron únicamente para este uso y; por último, en los cultivos se encontraron 7 familias, donde sólo las larvas del orden Lepidoptera fueron exclusivas para este uso.

Tabla 8.1. Familias encontradas en selva, acahuales, cultivos y potreros, de Los Tuxtlas, Veracruz.

Orden	Familia	Selva	Acahual	Potrero	Cultivo
Coleoptera	Carabidae	X	✓	✓	✓
	Coccinellidae	X	X	✓	X
	Histeridae	✓	X	X	X
	Latridiidae	X	✓	X	X
	Scarabaeidae	✓	✓	✓	X
	Staphylinidae	✓	✓	✓	X
	Tenebrionidae	✓	✓	X	X
	Trogidae	X	✓	✓	X

Tabla 8.1. Familias encontradas en selva, acahuales, cultivos y potreros, de Los Tuxtlas, Veracruz. (cont.)

	Familia	Selva	Acahual	Potrero	Cultivo
	Coleoptera 1	✓	X	X	X
	Coleoptera 2	X	✓	X	X
	Coleoptera 3	X	X	✓	X
	Coleoptera Larva	✓	✓	✓	✓
	Coleoptera Pupa	✓	X	✓	X
	Staphylinidae Larva	✓	✓	X	X
Hymenoptera	Formicidae	✓	✓	✓	✓
	Vespidae	✓	X	X	X
Lepidoptera	Lepidoptera Larva	X	X	X	✓
Diptera	Culicidae	X	X	✓	X
	Diptera Larva	✓	X	X	X
Hemiptera	Lygaeidae	X	✓	X	X
Orthoptera	Tettigoniidae	✓	X	X	X
Blattodea	Blattellidae	X	✓	X	X
	Polyphagidae	X	✓	✓	X
Dermaptera	Carcinophoridae	✓	X	X	X
	Labiidae	X	✓	X	X
Isoptera	Hodotermitidae	X	✓	X	X
	Termitidae	X	X	✓	X
Diplura	Japygidae	✓	✓	X	X
Isopoda	Armadillidae	✓	X	X	X
	Detonidae	X	✓	X	X
	Oniscidae	✓	X	X	X
Amphipoda	Talitridae	✓	✓	X	X
Symphyla	Scutigereidae	X	✓	X	X
Lithobiomorpha	Henicopidae	✓	✓	✓	X
Geophilomorpha	Himantariidae	✓	✓	X	X
	Oryidae	✓	✓	X	X
	Schendylidae	✓	✓	X	X
	Geophilidae	✓	✓	X	X

Tabla 8.1. Familias encontradas en selva, acahuales, cultivos y potreros, de Los Tuxtlas, Veracruz. (cont.)

	Familia	Selva	Acahual	Potrero	Cultivo
Scolopendromorpha	Scolopendridae	✓	✓	X	X
	Scolopocryptopidae	✓	✓	✓	X
Polydesmida	Chelodesmidae	X	X	✓	X
	Fuhrmannodesmidae	✓	✓	✓	X
	Oniscodesmidae	✓	X	X	X
	Pyrgodesmidae	X	✓	X	✓
	Sphaeriodesmidae	X	✓	X	X
	Xystodesmidae	X	✓	X	X
Stemmiulida	Stemmiulidae	✓	X	✓	X
Polixenida	Lophoproctidae	✓	✓	X	X
Spirostreptida	Spirostreptidae	X	✓	X	X
Glomerida	Glomeridae	X	✓	X	X
Glomeridesmida	Glomeridesmidae	✓	X	X	X
Spirobolida	Rhinocricidae	✓	X	X	X
Opiliones	Gonyleptidae	✓	X	X	X
	Stygnopsidae	✓	X	X	X
	Opiliones 1	✓	X	X	X
Haplotaxida	Enchytraeidae	X	✓	X	X
	Glossoscolecidae	✓	✓	✓	✓
	Megascolecidae	✓	✓	✓	✓
Pulmonata	Subulinidae	✓	✓	X	X

**En verde, las familias que se encontraron únicamente en la temporada de lluvias.
En rojo, las familias exclusivas de la temporada de secas.
En negro, las familias que se hallaron en ambas temporadas.**

**X: Ausencia
✓: Presencia**

En la temporada de lluvias se encontró una mayor abundancia, con 324 individuos, mientras que en la de secas solamente se encontraron 246 individuos. En contraste, la riqueza de familias fue mayor en la temporada de secas, con 36 familias, que en la de lluvias, donde sólo se encontraron 31 familias (Fig. 8.1).

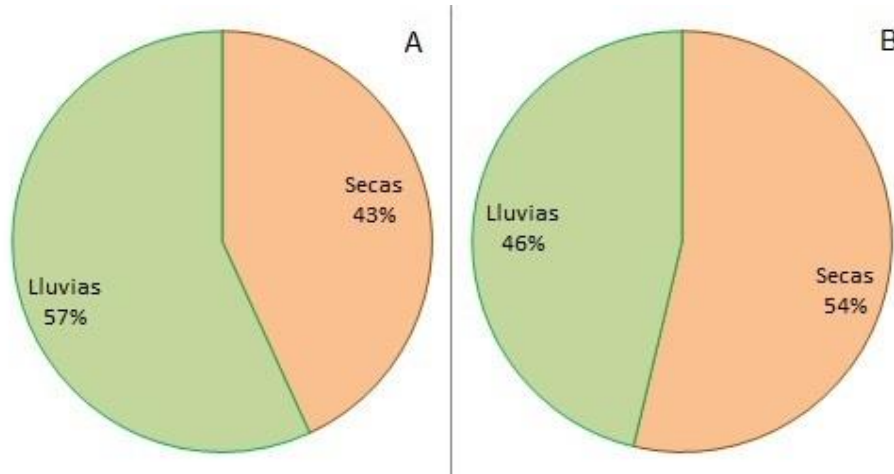


Figura 8.1. Proporción de las variables biológicas de la macrofauna en temporadas de lluvias y secas. A. Abundancia. B. Riqueza.

La familia que presentó mayor cantidad de individuos fue Formicidae, representando el 30% de la macrofauna edáfica encontrada en los cuatro usos de suelo y en ambas temporadas del presente estudio (Fig. 8.2), seguida de las familias Glossoscolecidae (21%) y Megascolecidae (subfamilias Acanthodrilinae y Megascolecinae) (13%), ambas pertenecientes al orden Haplotaxida, larvas del orden Coleoptera (5%) y de la familia Staphylinidae (2%), y anfípodos de la familia Talitridae (2%), las demás familias presentaron un valor menor al 2%.

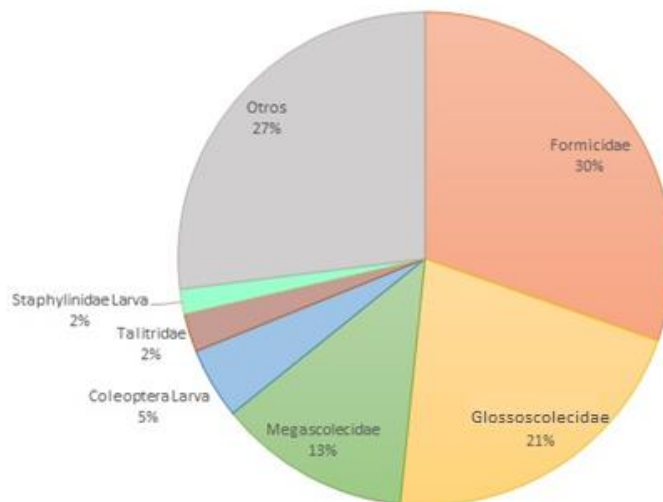


Figura 8.2. Familias con mayor abundancia en los usos de suelo de selva alta perennifolia, acahuales, potreros y cultivos de los Tuxtlas, Veracruz.

En las temporadas de lluvias y secas, las familias que presentaron mayor número de individuos fueron Formicidae, Glossoscolecidae, Megascolecidae y larvas del Orden Coleoptera respectivamente, las cuales representan alrededor del 69% de la abundancia total, variando ligeramente la proporción de cada una de éstas en cada temporada (Fig. 8.3).

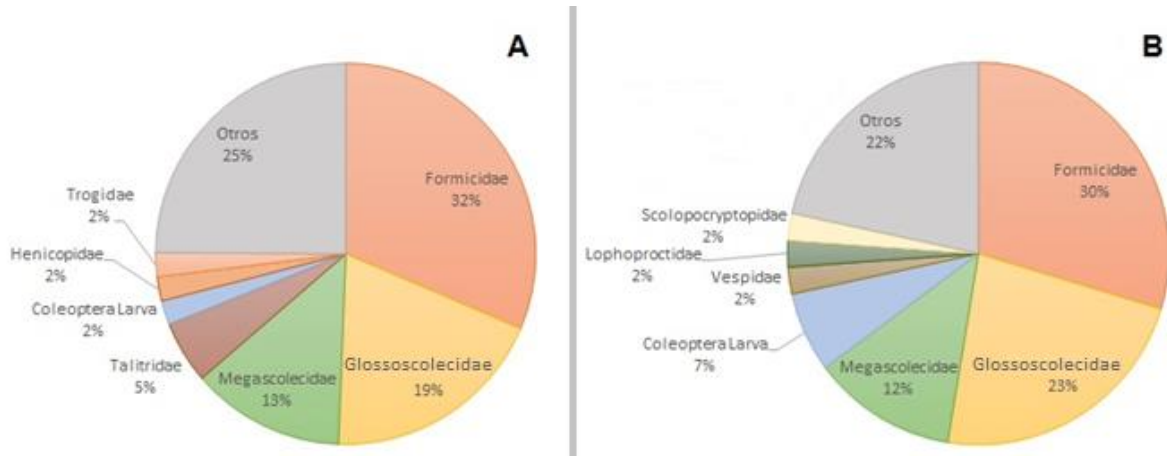


Figura 8.3. Proporción de familias encontradas en los usos de suelo: selva alta perennifolia, acahuales, potreros y cultivos de los Tuxtlas, Veracruz. A. Temporada de secas. B. Temporada de lluvias.

En la temporada de lluvias, también se encontraron otras familias con una proporción mayor al 2% de abundancia como lo son Talitridae (5%), Henicopidae (2%) y Trogidae (2%). Mientras que en la temporada de secas se encontraron familias como Vespidae (2%), Lophoproctidae (2%) y Scolopocryptopidae (2%).

Por otro lado, en los cuatro usos de suelo de este estudio, se observa también que las familias con una mayor proporción de individuos son Formicidae, Glossoscolecidae, Megascolecidae y las larvas del Orden Coleoptera; sin embargo, los porcentajes en los que se presentan varían en gran manera según el uso de suelo en que se encuentren (Fig. 8.4).

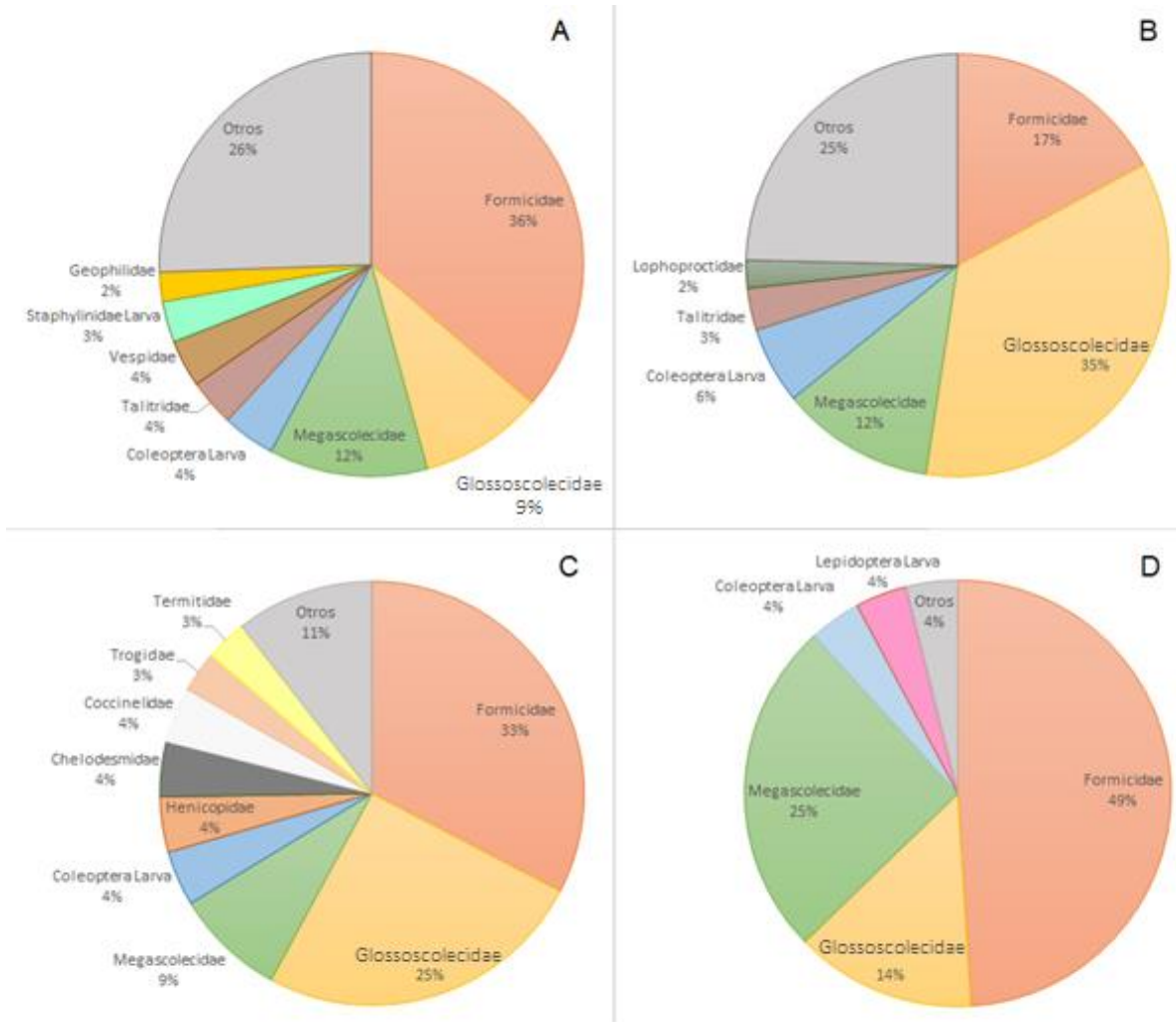


Figura 8.4. Familias con mayor número de individuos en cuatro usos de suelo de la región de los Tuxtlas. A. Selva Alta Perennifolia. B. Acahual. C. Potreros. D. Cultivos.

8.2 Abundancia

En la abundancia total de la macrofauna edáfica, no se encontraron diferencias significativas entre las dos temporadas ($H = 1.83$ $p > 0.05$); sin embargo, se observa un mayor número de individuos de la macrofauna durante la temporada de lluvias. Por otra parte, se encontraron diferencias significativas en el total de individuos de la macrofauna edáfica entre los usos de suelo ($\chi^2_{(0.05,3)} = 141.40$; $p < 0.05$), encontrándose la mayor abundancia en el uso de suelo de selva, la cual no era significativamente diferente de la encontrada en el acahual, mientras que el uso de suelo de cultivo presentó la menor abundancia, seguida del potrero (Fig. 8.5).

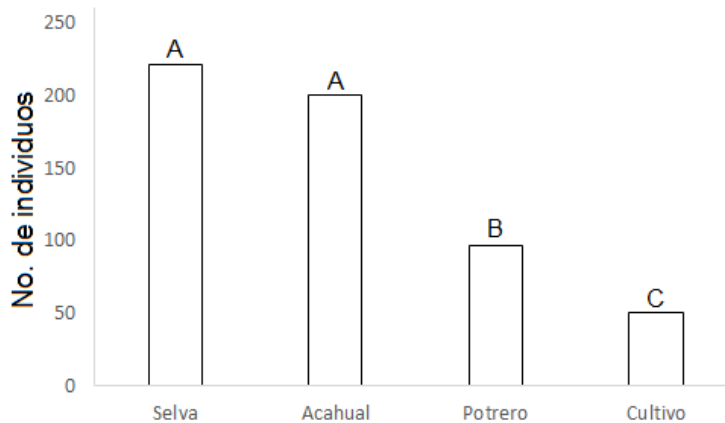


Figura 8.5.- Número de individuos de la macrofauna edáfica registrados en selva, acahual, potrero y cultivo en Los Tuxtlas, Veracruz.

8.2.1 Relación entre la abundancia de la macrofauna con variables fisicoquímicas del suelo

Se encontró una relación lineal significativa con pendiente positiva en la abundancia de la macrofauna edáfica de los cuatro usos de suelo con el porcentaje de Carbono total ($r^2= 0.14$; $F_{(1,38)}= 5.86$; $p= 0.02$) (Fig. 8.6), Nitrógeno total, ($r^2= 0.20$; $F_{(1,38)}= 9.33$; $p= 0.004$) (Fig. 8.7), Fósforo ($r^2=; 0.11$; $F_{(1,38)}= 4.75$; $p= 0.03$) (Fig. 8.8) y Humedad ($r^2= 0.15$; $F_{(1,38)}= 6.71$; $p= 0.01$) (Fig. 8.9), lo cual señala que conforme aumenta la cantidad de estos elementos en el suelo, aumenta también la abundancia de la macrofauna edáfica, cabe resaltar que, en general, los valores obtenidos en cultivos fueron bajos tanto en la abundancia de macrofauna como en las variables fisicoquímicas del suelo, por lo que sus puntos tienden a agruparse.

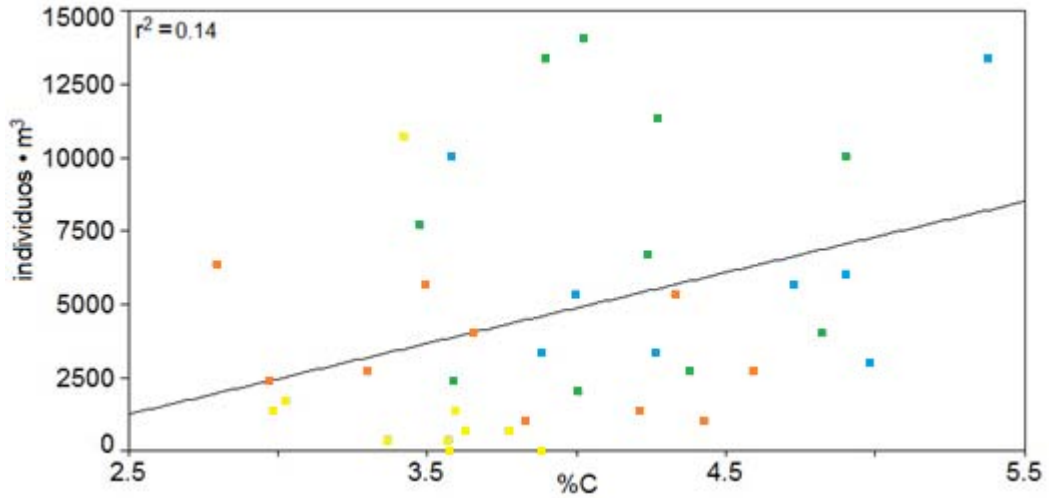


Figura 8.6. Relación de la abundancia de la macrofauna edáfica y el porcentaje de carbono total de diferentes usos de suelo en dos temporadas en los Tuxtlas, Veracruz. Puntos verdes = selva; puntos azules = acahuales; puntos naranjas = potreros; puntos amarillos = cultivos.

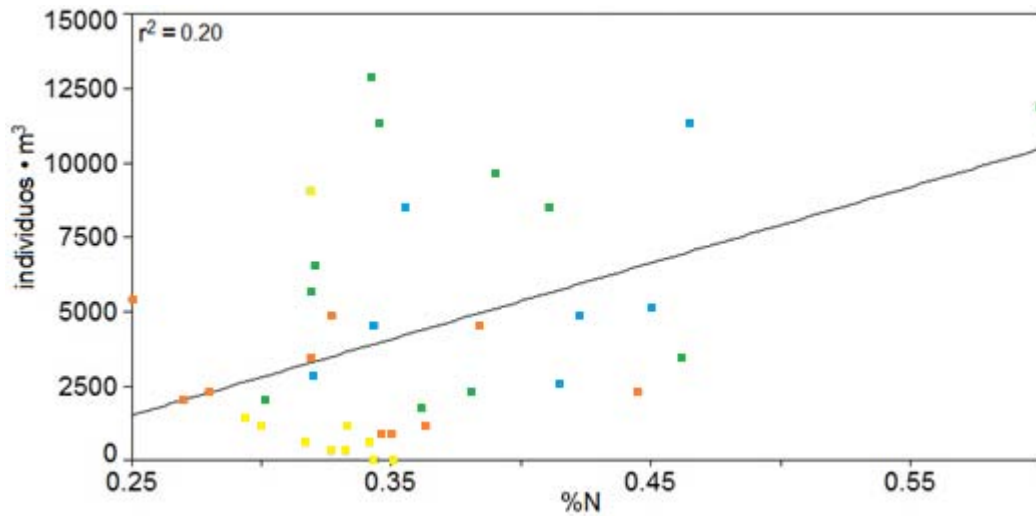


Figura 8.7. Relación de la abundancia de la macrofauna edáfica y el porcentaje de nitrógeno total de diferentes usos de suelo en dos temporadas en los Tuxtlas, Veracruz. Puntos verdes = selva; puntos azules = acahuales; puntos naranjas = potreros; puntos amarillos = cultivos.

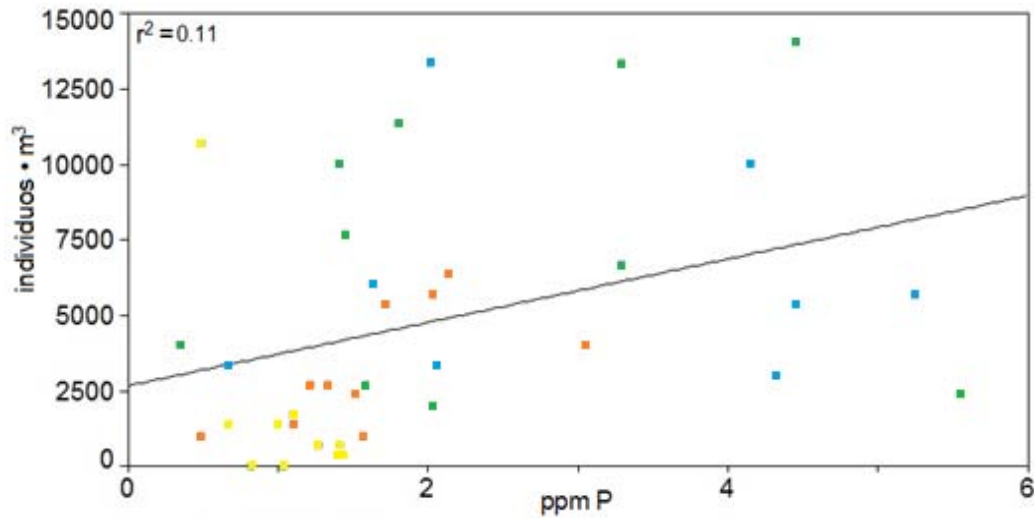


Figura 8.8. Relación de la abundancia de la macrofauna edáfica y el contenido de fósforo lábil de diferentes usos de suelo en dos temporadas en los Tuxtlas, Veracruz. Puntos verdes = selva; puntos azules = acahuales; puntos naranjas = potreros; puntos amarillos =cultivos.

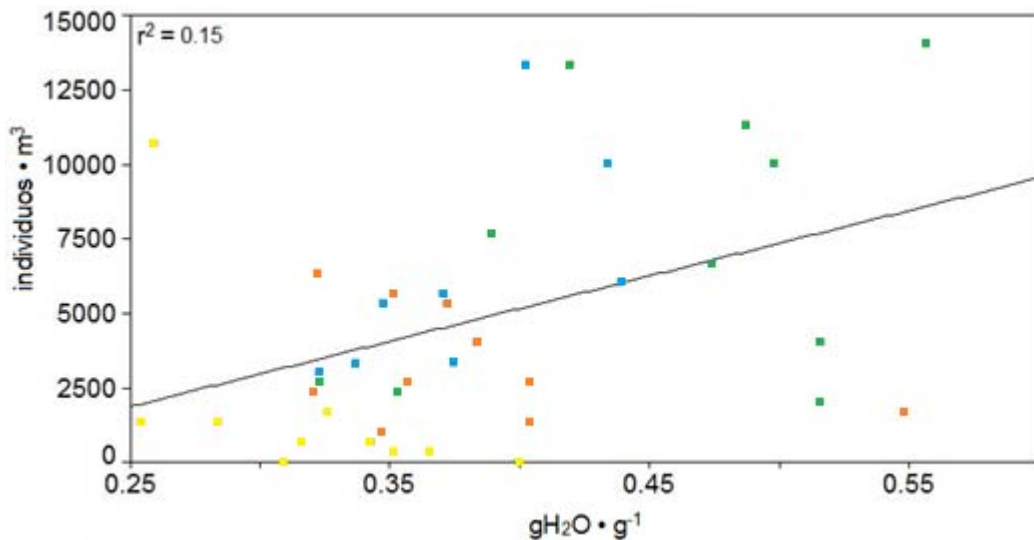


Figura 8.9. Relación de la abundancia de la macrofauna edáfica y la humedad del suelo de diferentes usos de suelo en dos temporadas en los Tuxtlas, Veracruz. Puntos verdes = selva; puntos azules = acahuales; puntos naranjas = potreros; puntos amarillos =cultivos.

Sin embargo, no se encontró una relación significativa entre la abundancia de la macrofauna edáfica con las variables edáficas de: materia orgánica, relación C:N y densidad aparente.

8.3 Riqueza

En cuanto a la riqueza de familias de la macrofauna edáfica, se encontraron diferencias significativas para ambas temporadas ($H=5.53$ $p<0.05$), encontrándose

una mayor riqueza en la temporada de secas. De igual manera, se encontraron diferencias significativas entre los usos de suelo ($\chi^2_{(0.05,3)} = 25.92$; $p < 0.05$), presentando la mayor riqueza en la selva y los acahuales, donde se encontró el mismo número de familias, mientras que en los cultivos se encontró la menor riqueza (Fig. 8.10).

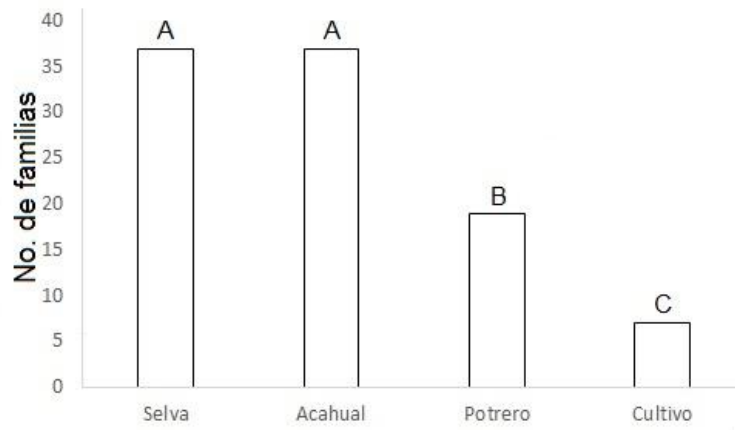


Figura 8.10.- Riqueza taxonómica de la macrofauna edáfica registrada en selva, acahual, potrero y cultivo en Los Tuxtlas, Veracruz.

8.3.1 Relación entre la riqueza taxonómica de la macrofauna con variables fisicoquímicas del suelo

Se encontró una relación lineal significativa con pendiente positiva en la riqueza de la macrofauna edáfica de los cuatro usos de suelo con el porcentaje de Nitrógeno total ($r^2 = 0.13$; $F_{(1,38)} = 5.77$; $p = 0.02$) (Fig. 8.11), Fósforo, ($r^2 = 0.19$; $F_{(1,38)} = 8.93$; $p = 0.005$) (Fig. 8.12) y humedad ($r^2 = 0.16$; $F_{(1,38)} = 7.51$; $p = 0.01$) (Fig. 8.13), lo cual señala que conforme aumenta la cantidad de estas variables del suelo, aumenta la riqueza taxonómica de familias de la macrofauna edáfica.

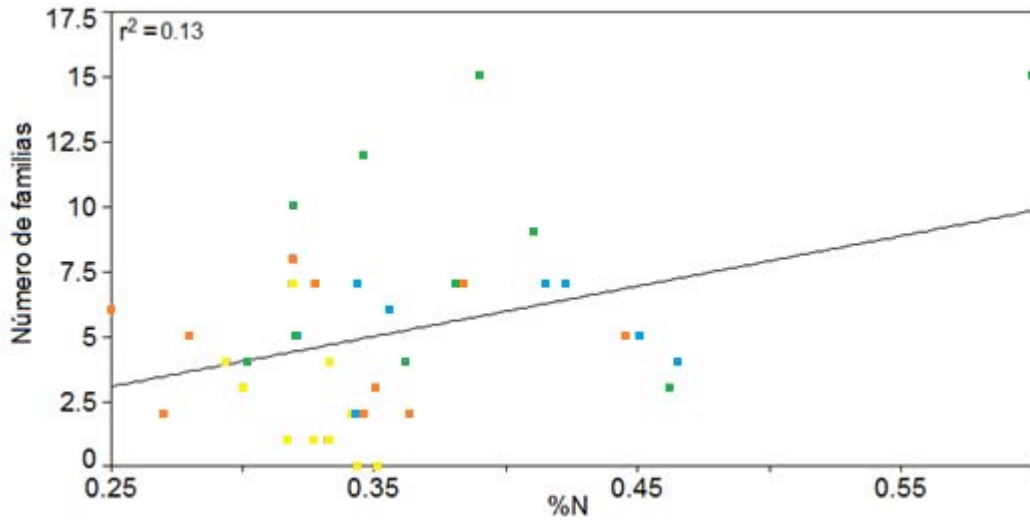


Figura 8.11. Relación de la riqueza de familias de la macrofauna edáfica y el porcentaje de nitrógeno total de diferentes usos de suelo en dos temporadas en los Tuxtlas, Veracruz. Puntos verdes = selva; puntos azules = acahuales; puntos naranjas = potreros; puntos amarillos =cultivos.

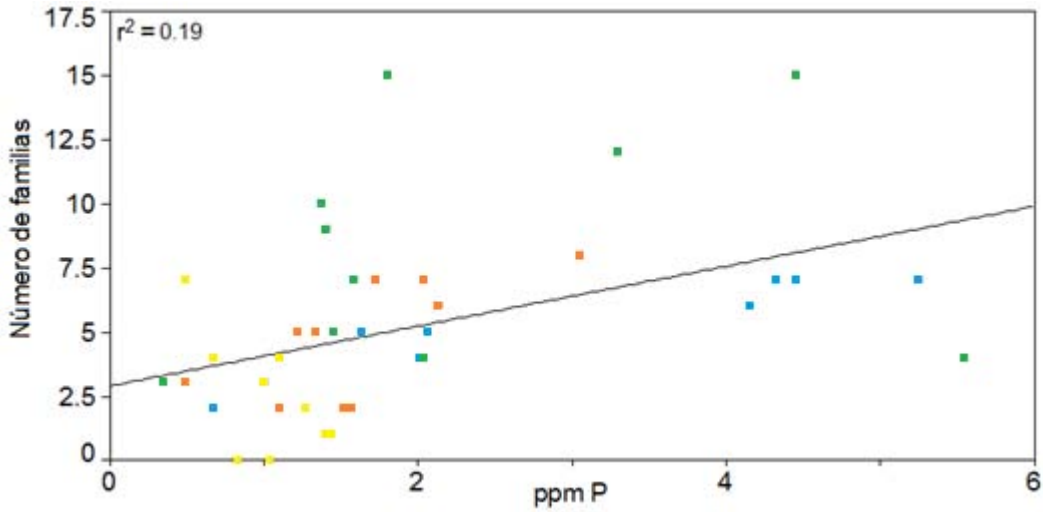


Figura 8.12. Relación de la riqueza de familias de la macrofauna edáfica y el contenido de fósforo lábil de diferentes usos de suelo en dos temporadas en los Tuxtlas, Veracruz. Puntos verdes = selva; puntos azules = acahuales; puntos naranjas = potreros; puntos amarillos =cultivos.

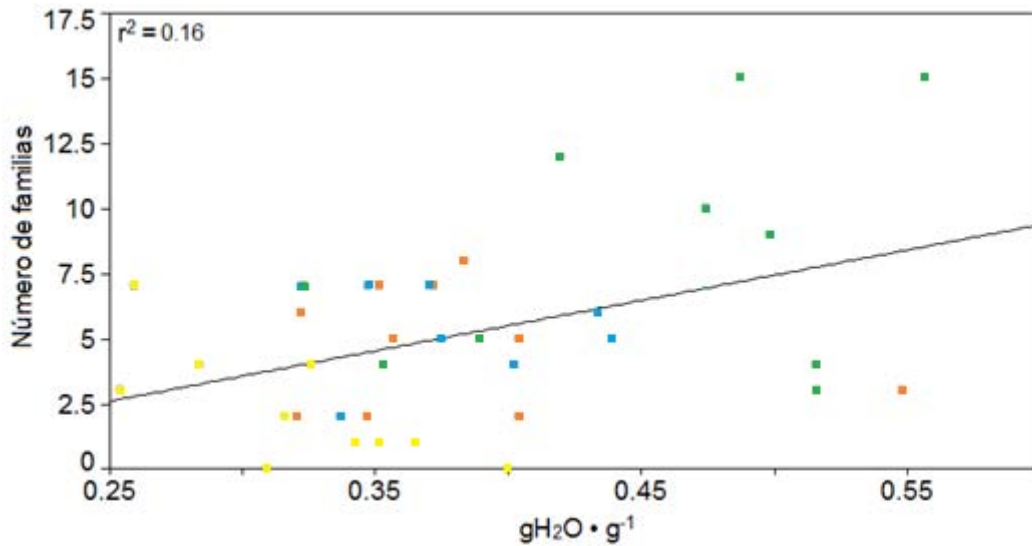


Figura 8.13. Relación de la riqueza de familias de la macrofauna edáfica y la humedad del suelo de diferentes usos de suelo en dos temporadas en los Tuxtlas, Veracruz. Puntos verdes = selva; puntos azules = acahuales; puntos naranjas = potreros; puntos amarillos = cultivos.

Por otra parte, se encontró una relación lineal significativa con pendiente negativa en la riqueza de la macrofauna edáfica de los cuatro usos de suelo con la densidad aparente del suelo ($r^2 = 0.22$; $F_{(1,38)} = 10.81$; $p = 0.002$) (Fig. 8.14), lo cual indica que conforme la densidad aparente aumenta, disminuye la riqueza de familias de la macrofauna edáfica.

No obstante, no se encontró una relación significativa entre las variables edáficas de: carbono total, materia orgánica y relación C:N con la riqueza taxonómica de familias de la macrofauna del suelo.

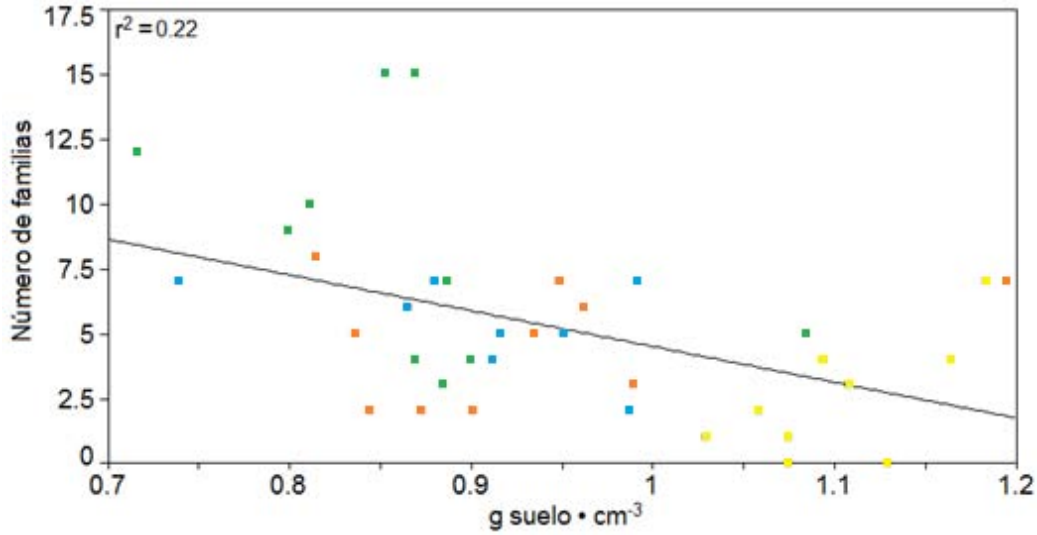


Figura 8.14. Relación de la riqueza de familias de la macrofauna edáfica y la densidad aparente del suelo de diferentes usos de suelo en dos temporadas en los Tuxtlas, Veracruz. Puntos verdes = selva; puntos azules = acahuales; puntos naranjas = potreros; puntos amarillos = cultivos.

8.4 Diversidad

En la diversidad de Shannon (H') de la macrofauna del suelo también se encontraron diferencias significativas en ambas temporadas (Tabla 8.2), tanto para la temporada de secas como para la de lluvias el valor de H' más alto se encontró en la selva, 2.339 y 2.224 respectivamente (Fig. 8.15). Sin embargo, en ninguna temporada se encontraron diferencias significativas con el valor de H' de los acahuales. Los valores de t se encuentran en el Anexo II de este escrito.

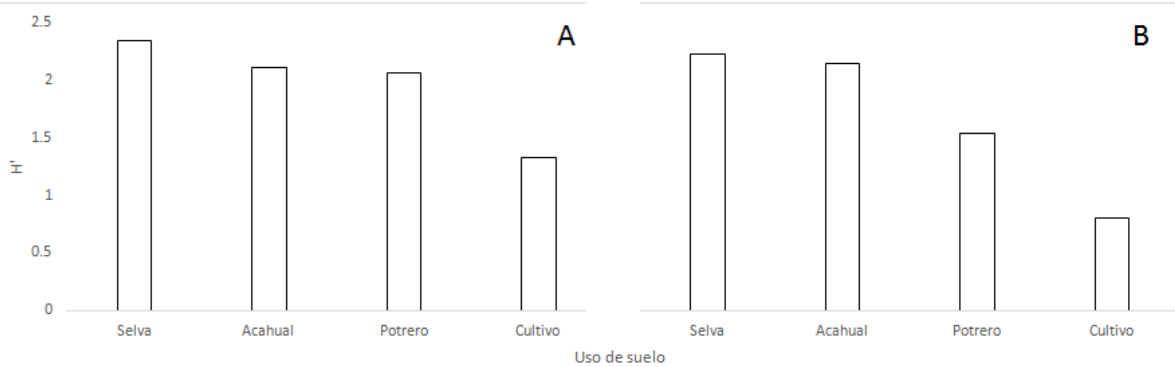


Figura 8.15.- Diversidad de la macrofauna edáfica registrada en selva, acahual, potrero y cultivo en Los Tuxtlas, Veracruz. A. Temporada de lluvias. B. Temporada de secas.

Por otra parte, el uso de suelo de potreros no mostró diferencias significativas con la selva y los acahuales en la temporada de lluvias. No obstante, en la temporada

de secas su valor de H' presentó diferencias con los valores encontrados en estos dos usos.

Por último, los cultivos presentaron el valor de H' más bajo, el cual fue significativamente diferente al encontrado en los demás usos de suelo en ambas temporadas, 1.328 en temporada de lluvias y 1.137 en temporada de secas.

Tabla 8.2. Diferencias de diversidad (H') para cada uso de suelo. En verde se muestran los resultados de la temporada de lluvias, en amarillo se muestran los resultados para la temporada de secas. Los suelos que no presentaron diferencias significativas se representan con un guion.

	Selva	Acahual	Potrero	Cultivo
Selva		-	p<0.05	p<0.05
Acahual	-		p<0.05	p<0.05
Potrero	-	-		p<0.05
Cultivo	p<0.05	p<0.05	p<0.05	

8.4.1 Relación entre la diversidad de la macrofauna con variables fisicoquímicas del suelo

Se encontró una relación lineal significativa con pendiente positiva en la diversidad de la macrofauna edáfica de los cuatro usos de suelo con el Fósforo lábil ($r^2= 0.19$; $F_{(1,38)}= 8.86$; $p= 0.005$) (Fig. 8.16), lo cual sugiere que existe una relación entre el incremento del fósforo en el suelo con el incremento de la diversidad de macrofauna edáfica. En contraste, se encontró una relación lineal significativa con pendiente negativa en la diversidad de la macrofauna edáfica de los cuatro usos de suelo con la densidad aparente del suelo ($r^2= 0.16$; $F_{(1,38)}= 7.09$; $p= 0.01$) (Fig. 8.17), señalando que hay una relación entre el incremento de la densidad aparente con la disminución de la diversidad de la macrofauna.

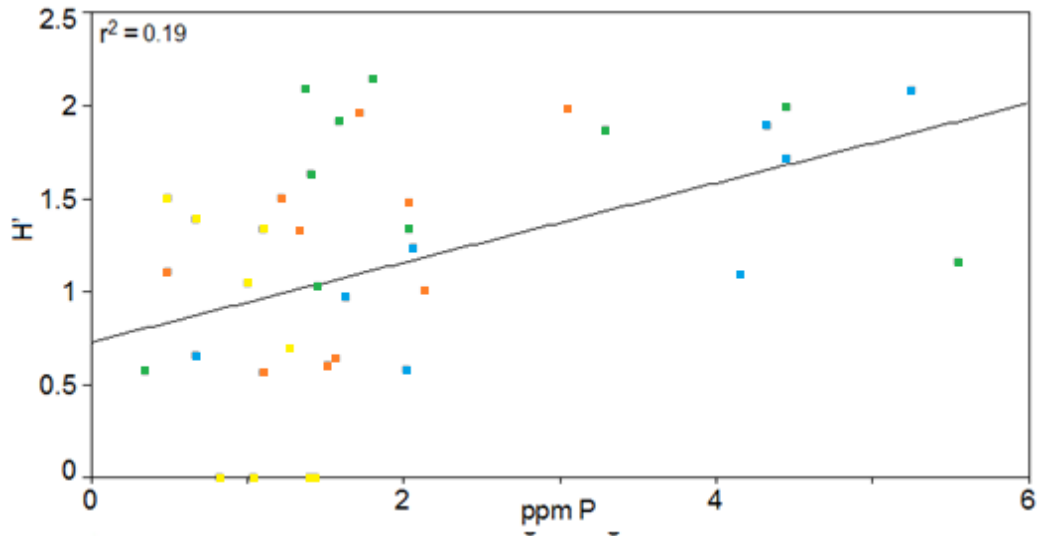


Figura 8.16. Relación de la diversidad de Shannon-Weaver de la macrofauna edáfica y el contenido de fósforo lábil de diferentes usos de suelo en dos temporadas en los Tuxtlas, Veracruz. Puntos verdes = selva; puntos azules = acahuales; puntos naranjas = potreros; puntos amarillos = cultivos.

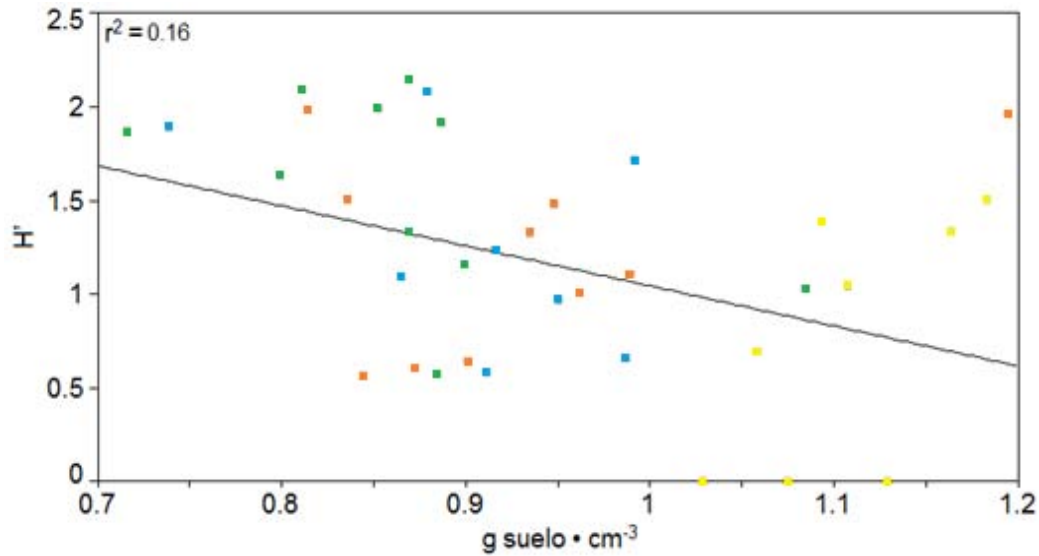


Figura 8.17. Relación de la diversidad de Shannon-Weaver de la macrofauna edáfica y la densidad aparente del suelo de diferentes usos de suelo en dos temporadas en los Tuxtlas, Veracruz. Puntos verdes = selva; puntos azules = acahuales; puntos naranjas = potreros; puntos amarillos = cultivos.

De la misma manera que para la abundancia y riqueza taxonómica, no se encontró una relación entre la diversidad de la macrofauna edáfica y la materia orgánica del suelo. Además, tampoco se encontró una relación significativa con las variables de carbono total, nitrógeno total, relación C:N y humedad del suelo.

Es importante mencionar que no se encontraron relaciones lineales entre las variables biológicas (abundancia, riqueza y diversidad) con las variables fisicoquímicas del suelo (carbono total, materia orgánica, nitrógeno total, fósforo lábil, relación C:N, humedad y densidad aparente) en cada uno de los usos de suelo, ni temporadas, de manera independiente (Anexo III).

8.5 Análisis de similitud y agrupamiento

La similitud en cuanto a la composición de familias encontradas en cada uso de suelo arrojó su valor más alto entre cultivos y potreros de la temporada de lluvias, seguido por el valor de similitud entre la selva y los acahuales (Tabla 8.3). Para la temporada de secas los valores más altos de similitud se encontraron entre selva y acahuales, seguida por los encontrados acahuales y potreros; sin embargo, la similitud que comparte la selva y los acahuales en la temporada de secas fue menor que en la que obtuvieron en lluvias (Tabla 8.4). Cabe resaltar que la similitud mostrada entre cada uso de suelo disminuye en la temporada de lluvias, acentuándose más entre los potreros y cultivos.

Tabla 8.3. Índice de similitud de Sørensen entre cada uso de suelo en época de lluvias.

	Selva	Acahual	Potrero
Acahual	0.51		
Potrero	0.45	0.41	
Cultivo	0.38	0.38	0.58

Tabla 8.4. Índice de similitud de Sørensen entre cada uso de suelo en época de secas.

	Selva	Acahual	Potrero
Acahual	0.32		
Potrero	0.24	0.30	
Cultivo	0.14	0.14	0.17

En función del número de individuos encontrados en cada familia de la macrofauna edáfica, en los usos de suelo de cada temporada se originaron 3 grupos, siendo el más consistente el compuesto por los usos de suelo de cultivo, tanto para la temporada de lluvias como para la de secas y los potreros de la

temporada de secas; seguido del grupo generado por los suelos de acahuales para ambas temporadas y los potreros de la temporada de lluvias, finalmente, los usos de suelo de selva de cada temporada formaron el tercer grupo (Fig. 8.18).

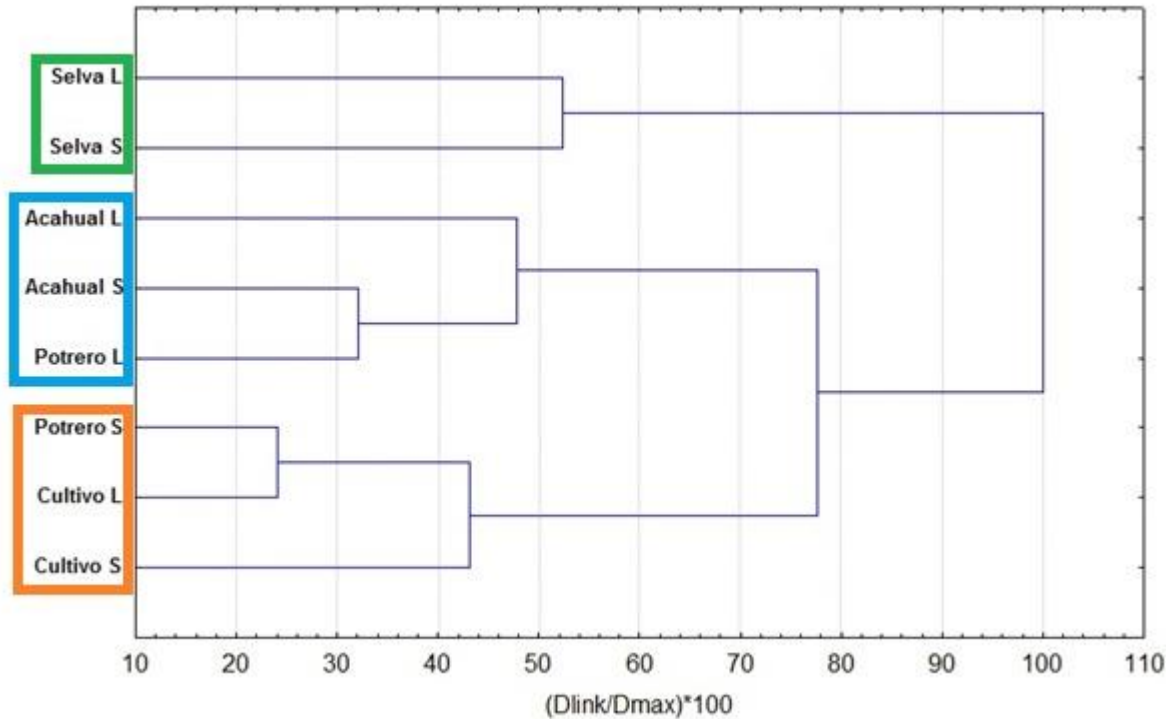


Figura 8.18. Grupos de los usos de suelo por temporada con base en el número de individuos y familias de la macrofauna edáfica. L= Lluvias; S= Secas.

8.6 Familias bioindicadoras

Se encontraron diferencias significativas entre el número de individuos para las lombrices de las familias: Glossoscolecidae ($\chi^2_{(0.05,3)} = 65.80$; $p < 0.05$) y Megascolecidae ($\chi^2_{(0.05,3)} = 12.63$; $p < 0.05$), en Glossoscolecidae en cada uso de suelo, el valor más alto se observó en acahuales, seguido de los potreros y las selvas, quienes no presentaron diferencias significativas entre sí, mientras que los cultivos presentaron el valor más bajo. Por otra parte, en Megascolecidae se encontró el mayor número de individuos en la selva, seguida de los acahuales y cultivos, los cuales no difieren significativamente, en tanto que en los potreros se encuentra el valor más bajo.

También, se encontraron diferencias significativas en el número de individuos de algunos grupos detritívoros como los del orden Diplopoda ($\chi^2_{(0.05,3)} = 11.97$; $p < 0.05$), donde el valor más alto se registró en las selvas, y el menor en los cultivos. Así mismo, se encontraron diferencias significativas en el número de individuos de la familia Talitridae ($\chi^2_{(0.05,3)} = 14.57$; $p < 0.05$), donde los valores de selva fueron significativamente mayores a los otros usos de suelo (Fig. 8.19).

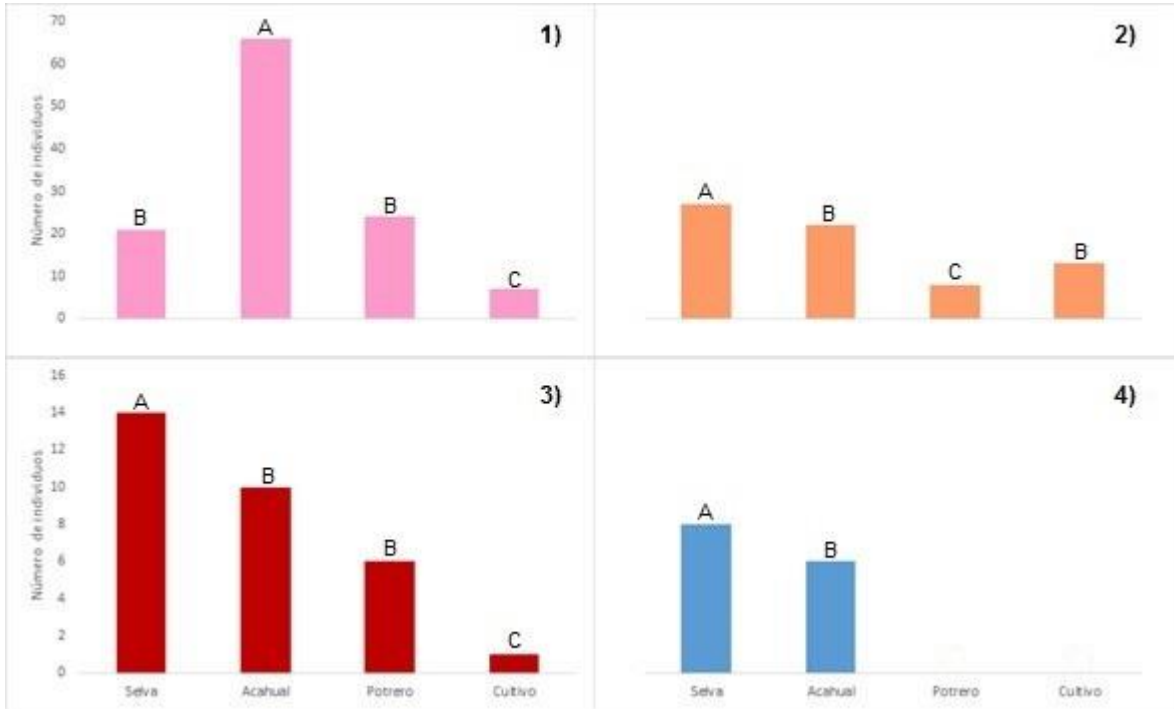


Figura 8.19. Número de individuos de familias indicadoras de perturbación del suelo. 1) Glossoscolecidae. 2) Megascolecidae. 3) Diplopoda. 4) Talitridae.

9. DISCUSIÓN

Abundancia

Aunque no se encontró diferencia significativa en el número de individuos en cada temporada, se observa un mayor número durante la temporada de lluvias, como lo reportado por Pereira y colaboradores (2012) en Brasil, quienes mencionan que esta diferencia se debe probablemente a que gran parte de las especies de la macrofauna son sensibles a las variaciones en las condiciones microclimáticas, las cuales se acrecientan durante la temporada de secas. Por otra parte, Dangerfield (1997) en Botsuana, establece que en la temporada lluviosa se encuentran mayor número de organismos debido a la migración vertical que realizan algunos grupos de la macrofauna ante los cambios microclimáticos de la superficie. Cabe resaltar que, durante la temporada de secas en Los Tuxtlas, Veracruz, se seguían presentando lluvias, por lo cual las condiciones microclimáticas, principalmente la humedad, no presentaron una gran variación que propiciara la disminución de la densidad de las poblaciones de invertebrados terrestres.

En otros estudios realizados en regiones tropicales, no se han encontrado diferencias significativas entre la abundancia de los bosques nativos y la de otros usos de suelo (Ruiz-Cobo *et al.* 2010b), o entre pastizales y cultivos (García *et al.*, 2014). En este sentido, Brown y colaboradores (2001), señalan que la pérdida de hojarasca y los cambios que se dan en el microclima del suelo durante la transformación del bosque a cultivos, disminuyen las poblaciones de organismos dependientes de la hojarasca, mientras que abren camino para organismos exóticos, entre los que destacan algunas especies de lombrices, termitas y hormigas, de esta manera, si se considera únicamente el número de individuos de la macrofauna, sin hacer distinción entre grupos, puede no encontrarse ninguna diferencia entre distintos usos de suelo. Por otra parte, García y colaboradores (2014) mencionan que, en los cultivos, al no presentarse hojarasca, se reduce la disponibilidad de nutrientes para que la fauna edáfica se desarrolle.

Al igual que Brown y colaboradores (2001), en la selva de los Tuxtlas el grupo con mayor abundancia fueron las hormigas y, en los potreros, las lombrices; sin embargo, ellos reportan que los formícidos predominan en un 60% de la abundancia total, mientras que en este estudio únicamente representan el 36%, no obstante, Franco y colaboradores (2016), encontraron que las hormigas ocupan el 26% de la abundancia total en la vegetación nativa de tres zonas del trópico húmedo brasileño.

Por otro lado, en los cultivos de los Tuxtlas, se encontró que el grupo dominante fueron los isópteros y los miriápodos; sin embargo, en este estudio no se encontraron isópteros en cultivos y los miriápodos no representaron una gran proporción de individuos. Otros autores han encontrado en distintos ecosistemas del trópico húmedo que los grupos con mayor densidad de individuos corresponden a las hormigas, lombrices y coleópteros (Ruiz-Cobo et al., 2010; Cabrera et al., 2011; García et al., 2014), que corresponde con los resultados obtenidos en este estudio.

Según Vasconcellos y colaboradores (2013) la presencia de los órdenes Oligochaeta, Isopoda y Mollusca, de los cuales el primero representa el orden con mayor abundancia en este estudio, se encuentran asociados con la humedad del suelo, alta relación C:N en hojarasca y contenido de fósforo en suelo, siendo el principal factor la humedad del suelo debido a que es fundamental para que realicen el intercambio gaseoso en su sistema.

En contraste con lo reportado por García y colaboradores (2009) en Los Tuxtlas, Veracruz, no se encontró la presencia de los órdenes Thysanoptera (Hexapoda) ni Mantoidea (Hexapoda) en éste estudio. Sin embargo, se encontraron los mismos órdenes reportados por Barajas Guzmán (1996) y Moreno-Miranda (2006) para la selva y bosques secundarios de Los Tuxtlas con excepción del orden Opiliones (Arachnida).

Riqueza taxonómica

En distintos grupos de la macrofauna se ha reportado la influencia de la temporada sobre la riqueza taxonómica de ésta. Lal (1998) menciona que además del tipo de suelo y de la vegetación, otro factor que determina la densidad de la población y composición de especies de lombrices es el régimen de lluvias.

La disminución de la riqueza taxonómica en los Tuxtlas, está asociada al grado de perturbación que ha sufrido el sistema, tal como lo mencionan De la Rosa y colaboradores (2015), la riqueza es menor en suelos donde ha existido mayor intervención humana, siendo así que la riqueza de los bosques nativos sea significativamente mayor respecto a otros usos. Apoyando esto, en la cuenca del Río Otún, Colombia, Ruiz-Cobo y colaboradores (2010b) encontraron diferencias significativas entre el número de familias encontradas en la selva y los usos de suelo de cultivos, pastizales y sitios en sucesión arbórea y arbustiva.

En los acahuales de los Tuxtlas de este trabajo, la riqueza taxonómica es mayor que la encontrada en otros bosques secundarios del trópico húmedo, (Cabrera *et al.*, 2011; de la Rosa *et al.*, 2015), coincidiendo en que el orden con mayor número de familias se trata de Coleoptera. En los potreros, también se encontraron valores similares a los encontrados en otros usos de suelo de pastizales en regiones neotropicales (García *et al.*, 2009; Cabrera *et al.*, 2011; García *et al.*, 2014).

Además, los valores más altos de densidad aparente se encuentran en cultivos, donde también se presenta la menor riqueza taxonómica lo cual se relaciona con lo planteado por Vasconcellos y colaboradores (2013), donde a mayor densidad aparente y a menor número de espacio poroso (macroporos), se reduce la actividad microbiana del suelo, como en la descomposición de la materia orgánica, lo que altera el reciclaje de nutrientes, y las interacciones que realiza con la fauna del suelo, reduciendo así la diversidad de ésta.

Diversidad

Los valores de diversidad en la selva reportados en este trabajo son, generalmente, mayores a los reportados en otros bosques nativos del trópico húmedo, tanto para la época de lluvias como para la de secas (Barros *et al.*, 2002; Pereira *et al.*, 2012; Franco *et al.*, 2016), con excepción de los reportados por Mathieu y colaboradores (2005) en el este de la selva amazónica. No obstante, los acahuals presentaron valores bajos respecto a otros presentados en bosques secundarios (Pereira *et al.*, 2012). En contraste, en los potreros se observaron valores de H' más altos que en otros pastos del trópico húmedo (Franco *et al.*, 2016), tan solo siendo menores por los reportados por Barros y colaboradores (2002). Por otra parte, los valores de cultivos, son parecido a otros ubicados en el trópico húmedo (Barros *et al.*, 2002).

Parte de esto es posible que se deba a que algunos de los sitios muestreados en este estudio se encontraban aislados entre sí y no se encontraban cerca del bosque maduro, respecto a esto, se ha reportado que la presencia o ausencia de corredores no influyen en gran manera en la diversidad de insectos (Hunter, 2002); sin embargo, Galanes y Thomlinson (2011), señalan que la diversidad de algunos artrópodos edáficos, como los diplópodos, disminuye en parches aislados de bosque debido a las bajas tasas de migración de especies, es importante mencionar, que la vagilidad de muchos grupos de invertebrados edáficos es diferente, por eso, es necesario la realización de estudios que analicen la influencia de los corredores biológicos y el aislamiento de los parches sobre los diferentes grupos que conforman la macrofauna edáfica.

Efecto de los herbicidas y plaguicidas sobre la fauna del suelo en cultivos

Es evidente la disminución de la abundancia, riqueza y diversidad de la macrofauna del suelo en los cultivos; sin embargo, este descenso, además de estar ligado a las variaciones de condiciones microclimáticas, también puede estar asociado a la presencia de algunos compuestos químicos usados en éstos, en los sitios muestreados, ya que, en la temporada de lluvias se encontró la presencia de

un insecticida-acaricida: Sunfire 2 SC que contiene como ingrediente activo el clorfenapir, en un 21.44% y otros compuestos como diluyente, dispersantes, antiespumante, y anticongelante en un 78.56%, se ha encontrado que el clorfenapir, además de eliminar a otras plagas que se encuentran en algunos cultivos, como las larvas de mariposa (Romero y Huevo, 2011), también presenta efectos deletéreos sobre otros animales como las hormigas (Zubiri-Lora, 2005; Pereira *et al.*, 2010), dermápteros (Redoan *et al.*, 2011), colémbolos, coleópteros y tisanópteros (De Barros, 2006).

Otros compuestos encontrados en esta temporada fueron los herbicidas Velfosato, que contiene glifosato como ingrediente activo en un 41%, además de disolvente y surfactantes en un 59% y Dragocson, que posee paraquat como ingrediente activo en un 25%, así como diluyente, humectante y estabilizante en un 75%. Pese a que el glifosato se trate de un herbicida, también tiene efectos sobre la fauna edáfica. Se ha reportado que una vez expuesto al glifosato, el lumbrícido *Eisenia fetida*, el cual es modelo de estudio de toxicología para anélidos, migra hacia otros sitios cercanos donde no se haya aplicado este herbicida (Verrell y Van Buskirk, 2004), por el contrario otros autores señalan que el glifosato no presenta un impacto negativo directo sobre los invertebrados, sino que al modificar la estructura de la vegetación, ocasiona que exista menor recurso alimenticio para la fauna del suelo, o bien modifica las condiciones para que ciertos organismos continúen con su ciclo de vida (Lindsay y French, 2004; Guiseppe *et al.*, 2006), de la misma manera, tampoco se ha encontrado un efecto directo del paraquat, sobre la fauna edáfica (Edwards y Thompson, 1973; Agüero-Alvarado *et al.*, 2002); sin embargo, hace falta información sobre el efecto conjunto que tienen estos dos herbicidas.

Similitud de los usos de suelo

Según lo mencionado por Huerta y van der Wal, (2012), la composición arbórea influye en menor grado en la composición de la macrofauna edáfica, concordando con los resultados en los que los usos de suelo de acahual y selva presentaron el valor más alto de similitud taxonómica de familias en temporada de secas y un valor alto en la temporada de lluvias. Sin embargo, los autores también reportan

que los factores fisicoquímicos del suelo influyen más que la composición arbórea, por lo que sitios con composición vegetal diferente pueden tener similitud en su composición de macrofauna, como los potreros y cultivos.

Otros autores han encontrado que la fauna del suelo, tiende a realizar migraciones verticales en respuesta a un aumento de temperatura o descenso de humedad en la parte superficial del suelo (Adis et al., 1987; Dangerfield, 1997; Coûteaux y Bolger, 2000), por lo que pueden no encontrarse ciertos grupos en el momento en el que se realiza el muestreo, los cuales pueden estar presentes en horizontes más profundos dentro del suelo, influyendo así en el estudio de la composición de los sitios. Además, las variaciones microclimáticas del suelo que dan lugar a los cambios temporales, especialmente temperatura y humedad, se acentúan más en los usos de suelo de potrero y cultivo que en los acahuales y selvas, por lo que los cambios en la composición de la macrofauna serán mayores en temporada de secas, especialmente en los potreros donde alcanzan altas temperaturas, concordando con los resultados del presente estudio.

Bioindicadores

De acuerdo con lo descrito por Vasconcellos y colaboradores (2013) la presencia de individuos del orden Diplopoda, está relacionada con ambientes estables o sitios que contienen cantidades altas de carbono orgánico, contenido de humedad y nitrógeno en la hojarasca, como lo son los sitios de acahual y selva de este estudio, donde el contenido de humedad y carbono orgánico es mayor respecto a los cultivos y potreros, Gregorich y colaboradores (2001) mencionan que en los monocultivos de maíz es muy poca la proporción de carbono orgánico que regresa al suelo por parte del rastrojo, lo cual puede explicar la poca presencia de diplópodos en cultivos. Por otra parte, Ruiz-Cobo y colaboradores (2010b) reconocen que, en los sistemas con baja intervención por parte del hombre, como las selvas y los barbechos, favorecen el establecimiento de los diplópodos, al existir condiciones de humedad constantes, así como una alta heterogeneidad vegetal que deriva en una mayor variedad del recurso trófico.

Asimismo, los individuos de la familia Talitridae forman parte de la fauna detritívora epigea, misma que, según Cabrera (2012), presenta una exposición mayor ante cambios ambientales, desapareciendo ante cambios intensos de temperatura y humedad, lo cual explicaría su ausencia en los usos de suelo de potrero y cultivo de este estudio, además de estar relacionada con sitios en donde existe una alta incorporación de hojarasca; de la misma manera, Vasconcellos y colaboradores (2013) encontraron que otros malacostráceos terrestres, como los isópodos, se encuentran asociados con un alta humedad del suelo y contenido de P en la hojarasca. Por otro lado, Friend y Richardson (1986) mencionan que probablemente la comida no es un recurso limitante, por sus bajas tasas de consumo, siendo los factores climáticos, especialmente la desecación y el estrés osmótico, los que actúan en un mayor grado sobre la mortalidad de estos organismos, coincidiendo con lo reportado por Lazo-Wasem (1984).

Se ha reportado que las lombrices, desaparecen rápidamente después de un disturbio y responden ante los cambios de uso de suelo y generalmente, las especies nativas no son reemplazadas por otras especies exóticas (Lavèlle *et al.*, 1994; Tondoh *et al.*, 2007), también se ha demostrado que se encuentran asociadas a valores altos del cociente C/N en suelo y hojarasca, humedad del suelo y fósforo (Vasconcellos *et al.*, 2013), del mismo modo la riqueza de especies de lombrices es mayor en sitios donde existe una alta diversidad de árboles (Huerta *et al.*, 2007), lo cual corresponde a los resultados obtenidos para la familia Megascolecidae, en donde el sitio de selva presenta el mayor número de individuos y mayor cantidad de estos parámetros fisicoquímicos en el suelo. Además, Fragoso (2001) ha reportado que en ambientes perturbados como pastizales, cultivos y plantaciones y sitios donde existe actividad humana, el número de especies nativas, respecto al de los ambientes naturales, disminuye y llega a encontrarse en la misma proporción que el número de especies exóticas. Cabe destacar que, de las 84 especies de lombrices nativas reportadas en México, 78 pertenecen a la familia Megascolecidae (subfamilias Acanthodrilinae y Megascolecinae) (Fragoso, 2007).

Por otro lado, dentro de la familia Glossoscolecidae, se observa un patrón distinto, en el que los usos de suelo con mayor número de individuos corresponden a acahuals y potreros, respectivamente, lo cual puede deberse a la presencia de una especie invasora altamente distribuida por las regiones tropicales (González *et al.*, 2006; Fragoso y Rojas, 2009), incluyendo la sierra de los Tuxtlas (García *et al.*, 2009; Hernández-Castellanos *et al.*, 2010), *Pontoscolex corethrurus*, misma que resulta ser común en poblados, pastizales, bosques secundarios, plantaciones forestales y cultivos, ya que tiene una alta tolerancia a distintos rangos de pH, contenido de arcilla, humedad y materia orgánica (Lavèlle *et al.*, 1987), llegando a superar el número de las especies nativas (Fragoso y Rojas, 2009; García *et al.*, 2009). Por otra parte, Fragoso y Rojas (2009), señalan que la invasión de *P. corethrurus* a sistemas naturales únicamente se ve limitada en suelos con un porcentaje de arenas alto o en suelos con una comunidad grande de especies nativas; sin embargo, también mencionan que la entrada de esta especie aumenta en selvas fragmentadas, donde a su vez, aumenta la extinción de especies nativas.

10. CONCLUSIONES

Se encontraron diferencias en la composición de la macrofauna edáfica entre los usos de suelo de este estudio. Sin embargo, las familias Formicidae (Hexapoda), Glossoscolecidae (Haplotaxida), Megascolecidae (Haplotaxida), así como las larvas de Coleoptera (Hexapoda), fueron las más abundantes y además estuvieron presentes en todos los suelos.

La abundancia, riqueza y diversidad de éste estudio sigue un gradiente en donde selva>acahual>potrero>cultivo, por ello es posible que exista una recuperación de organismos en los acahuales, en términos de estas variables biológicas, ya que la mayor densidad de individuos, número de familias y diversidad de macrofauna edáfica se encontró en la selva y en el acahual, sin que existieran diferencias entre estos dos usos de suelo. Por el contrario, en los cultivos se encontraron los valores significativamente menores de las tres variables biológicas. Además, no se presentaron diferencias significativas en la abundancia de cada temporada, al contrario de la riqueza, donde sí existieron diferencias significativas entre la temporada de lluvias y secas.

Existe una relación lineal positiva entre la abundancia, riqueza taxonómica y diversidad de la macrofauna con el contenido de fósforo lábil del suelo, así como una relación lineal negativa entre la riqueza taxonómica y diversidad de la fauna del suelo con la densidad aparente del suelo debida a la sensibilidad de ciertos grupos ante cambios microclimáticos.

Se encontró un mayor número de individuos en selva de las familias Megascolecidae y Talitridae, así como en el orden Diplopoda, respecto a los otros usos de suelo, mostrando así la relación que tienen estos grupos con la presencia de algún disturbio, aun cuando existan procesos sucesión como en el caso de los acahuales.

11. LITERATURA CITADA

- Adejuwon, J. O., y Ekanade, O. (1988). A comparison of soil properties under different landuse types in a part of the Nigerian cocoa belt. *Catena*, 15(3); 319-331.
- Adis, J., de Morais, J. W., y de Mesquita, H. G. (1987). Vertical distribution and abundance of arthropods in the soil of a Neotropical secondary forest during the rainy season*. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 22(4); 189-197.
- Agüero-Alvarado, R., Rojas, S., y Pérez, L. (2002). Poblaciones de lombrices bajo seis estrategias de manejo de malezas en una plantación de banano. *Agronomía Mesoamericana*, 13(1); 25-29.
- Arriaga, L. B. (2009). Implicaciones del cambio de uso de suelo en la biodiversidad de los matorrales xerófilos: un enfoque multiescalar. *Investigación ambiental ciencia y política pública*, 1(1).
- Bakhshipour, R., Kahneh, E., y Khah, A. A. (2009). Effect of land use change on status of arbuscular mycorrhizal fungi in some Hyrcanian forest soil: a case study of Lahidjan Region, Iran. *Asian Journal of Chemistry*, 21(3); 1685-1689.
- Banful, B. y Hauser, S. (2011). Changes in soil properties and nematode population status under planted and natural fallows in land use systems of southern Cameroon. *Agroforestry Systems*, 82(3); 263-273.
- Barajas-Guzmán M. G. (1996), La influencia de la meso y macrofauna en la descomposición de la fracción foliar de la hojarasca de especies arbóreas en una selva húmeda tropical. Tesis de Maestría, UNAM, Facultad de Ciencias. 28-30
- Barros, E., Pashanasi, B., Constantino, R., y Lavèlle, P. (2002). Effects of land-use system on the soil macrofauna in western Brazilian Amazonia. *Biology and Fertility of Soils*, 35(5); 338-347.
- Bedini, S., Avio, L., Argese, E., y Giovannetti, M. (2007). Effects of long-term land use on arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin-related soil protein. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 120(2); 463-466.
- Bossio, D. A., Girvan, M. S., Verchot, L., Bullimore, J., Borelli, T., Albrecht, A., Scow, K. M., Ball, A. S., Pretty, J. N. y Osborn, A. M. (2005). Soil microbial

community response to land use change in an agricultural landscape of western Kenya. *Microbial Ecology*, 49(1); 50-62.

- Boyd, J., y Banzhaf, S. (2007). What are ecosystem services? The need for standardized environmental accounting units. *Ecological Economics*, 63(2); 616-626.
- Cabrera, G. (2012). La macrofauna edáfica como indicador biológico del estado de conservación/perturbación del suelo. Resultados obtenidos en Cuba. *Pastos y Forrajes*, 35(4); 346-363.
- Cabrera, G., Robaina, N., y Ponce de León, D. (2011 a). Riqueza y abundancia de la macrofauna edáfica en cuatro usos de la tierra en las provincias de Artemisa y Mayabeque, Cuba. *Pastos y Forrajes*, 34(3); 313-330.
- Cabrera, G., Robaina, N., y Ponce de León, Y. D. (2011 b). Composición funcional de la macrofauna edáfica en cuatro usos de la tierra en las provincias de Artemisa y Mayabeque, Cuba. *Pastos y Forrajes*, 34(3); 331-346.
- Callaham, M. A., Richter, D. D., Coleman, D. C., y Hofmockel, M. (2006). Long-term land-use effects on soil invertebrate communities in Southern Piedmont soils, USA. *European Journal of Soil Biology*, 42, 150-156.
- Campos, C. (2004). El suelo, en Guevara, S. *Los tuxtlas: el paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología. Instituto de Ecología, AC and European Union, Xalapa, México, 181-192.
- Castillo-Campos, G., y Laborde, J. (2004). La vegetación, en Guevara, S. *Los tuxtlas: el paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología, AC and European Union, Xalapa, México, 231-270
- Céspedes, C. y Millas, P. (2015). Relevancia de la materia orgánica del suelo 30-47. en *Rastrojo de Cultivos y Residuos Forestales*, Ruiz-Sánchez ed. Programa de Transferencia de Prácticas Alternativas al Uso del Fuego en la Región del Biobío. Boletín INIA 308. Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Chillán, Chile.
- Cordeiro, F. C., Dias, F. D. C., Merlim, A. D. O., Correia, M. E. F., Aquino, A. D., y Brown, G. (2004). Diversidade da macrofauna invertebrada do solo como

indicadora da qualidade do solo em sistema de manejo orgânico de produção. *Revista Universidade Rural*, 24(2); 29-34.

- Coûteaux, M. M., y Bolger, T. (2000). Interactions between atmospheric CO₂ enrichment and soil fauna. *Plant and Soil*, 224(1); 123-134.
- Dangerfield, J. M. (1997). Abundance and diversity of soil macrofauna in northern Botswana. *Journal of tropical ecology*, 13(04); 527-538.
- De Aquino, A. M., da Silva, R. F., Mercante, F. M., Correia, M. E. F., de Fátima Guimarães, M., y Lavèlle, P. (2008). Invertebrate soil macrofauna under different ground cover plants in the no-till system in the Cerrado. *European Journal of Soil Biology*, 44(2); 191-197.
- De Barros E. C. (2006). Impacto dos insecticidas clorfenapir emetamidofós sobre a comunidade de artrópodes do feijoeiro (Tesis doctoral, Universidade Federal de Viçosa).
- Dirzo, R., y García, M. C. (1992). Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology*, 6(1); 84-90.
- Dirzo, R., Aguirre, A., y López, J. C. (2009). Diversidad florística de las selvas húmedas en paisajes antropizados. *Investigación ambiental Ciencia y política pública*, 1(1).
- Dunger, W., y Voigtländer, K. (2009). Soil fauna (Lumbricidae, Collembola, Diplopoda and Chilopoda) as indicators of soil eco-subsystem development in post-mining sites of eastern Germany—a review. *Soil organisms*, 81(1); 1-51.
- Eguiluz-Piedra, T. (2003). The present situation of Mexican forestry. Paper (item 7) disponible en: <http://www.fao.org/docrep/006/y4829e/y4829e09.htm>
- Fan-Xiang, M. E. N. G., Wei, O. U., Qi, L. I., Jiang, Y., y Da-Zhong, W. E. N. (2006). Vertical distribution and seasonal fluctuation of nematode trophic groups as affected by land use. *Pedosphere*, 16(2); 169-176.
- FAO. (2013). Panorama de la Seguridad Alimentaria y Nutricional en México 2012, Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura.
- FAO. (2015). El estado de la inseguridad alimentaria en el mundo 2015, Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura.

- FAO. (2015). Evaluación de los recursos forestales mundiales 2015. Compendio de datos, Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura.
- Filser, J., Mebes, K. H., Winter, K., Lang, A., y Kampichler, C. (2002). Long-term dynamics and interrelationships of soil Collembola and microorganisms in an arable landscape following land use change. *Geoderma*, 105(3); 201-221.
- Fitzgibbon, C. D. (1997). Small mammals in farm woodlands: the effects of habitat, isolation and surrounding land-use patterns. *Journal of Applied Ecology*, 530-539.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C. Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N. y Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309(5734); 570-574.
- Fragoso, C. (2001). Las lombrices de tierra de México (Annelida, Oligochaeta): diversidad, ecología y manejo. *Acta Zool. Mex. frxs.*) Número especial, 731, 200.
- Fragoso, C. (2007). Diversidad y patrones biogeográficos de las lombrices de tierra de México (Oligochaeta, Annelida). *Minhocas na América Latina: Biodiversidade e Ecologia*, G. G. Brown y C. Fragoso (eds.). EMBRAPA Soja. Londrina, 107-124.
- Fragoso, C., y Rojas, P. (2009). Invasiones en el suelo: la lombriz de tierra *Pontoscolex corethrurus* y la hormiga *Solenopsis geminata* en los ecosistemas tropicales de México. *Manejo agroecológico de sistemas*, 1, 81-107.
- Friend, J. A., y Richardson, A. M. M. (1986). Biology of terrestrial amphipods. *Annual review of entomology*, 31(1); 25-48.
- Galanes, I. T., y Thomlinson, J. R. (2011). Soil millipede diversity in tropical forest patches and its relation to landscape structure in northeastern Puerto Rico. *Biodiversity and Conservation*, 20(13); 2967-2980.
- García, J.A., Barois, I. Santos, M., Rojas P., Fragoso, C., Morón, M. A., Bueno-Villegas, J. y Sormani, C. (2009). *Land Use and Diversity of the Soil Macrofauna*

in Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico en *Below-Ground Biodiversity in Sierra Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz, México*. Instituto de Ecología, A.C., México.

- García, Y., Ramírez, W., y Sánchez, S. (2014). Efecto de diferentes usos de la tierra en la composición y la abundancia de la macrofauna edáfica, en la provincia de Matanzas. *Pastos y Forrajes*, 37(3); 313-321.
- Geissen, V., Sánchez-Hernández, R., Kampichler, C., Ramos-Reyes, R., Sepulveda-Lozada, A., Ochoa-Goana, S., de Jong, B. H. J., Huerta-Lwanga, E. y Hernández-Daumas, S. (2009a). Effects of land-use change on some properties of tropical soils—an example from Southeast Mexico. *Geoderma*, 151(3), 87-97.
- Geissen, V., Peña-Peña, K., y Huerta, E. (2009b). Effects of different land use on soil chemical properties, decomposition rate and earthworm communities in tropical Mexico. *Pedobiología*, 53(1); 75-86.
- González, G., Huang, C. Y., Zou, X., y Rodríguez, C. (2006). Earthworm invasions in the tropics. *Biological invasions*, 8(6); 1247-1256.
- Gregorich, E. G., Drury, C. F., y Baldock, J. A. (2001). Changes in soil carbon under long-term maize in monoculture and legume-based rotation. *Canadian Journal of Soil Science*, 81(1); 21-31.
- Groppo, J. D., Lins, S. R. M., Camargo, P. B., Assad, E. D., Pinto, H. S., Martins, S. C., Salgado, P. R., Evangelista, B., Vasconcellos, E., Sano, E. E., Pavão, E., Luna, R. y Martinelli, L. A. (2015). Changes in soil carbon, nitrogen, and phosphorus due to land-use changes in Brazil. *Biogeosciences*, 12(15); 4765-4780.
- Guevara, S., Meave, J., Moreno-Casasola, P., Laborde, J., y Castillo, S. (1994). Vegetación y flora de potreros en la sierra de Los Tuxtlas, México. *Acta Botánica Mexicana*, (28); 1-27.
- Guevara, S., Sánchez-Ríos, G., y Landgrave, R. (2004). La deforestación. Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra. Xalapa: Instituto de Ecología AC, and Unión Europea. 85-108.

- Guevara, S., Laborde, J., y Sánchez-Ríos, G. (2004). La fragmentación. Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra, 111-134.
- Guevara, S. (2010). *Las raíces del paisaje* en Los Tuxtlas. Tierra Mítica, Secretaría de Educación-Gobierno del Estado de Veracruz. 103-148.
- Guimarães, D. V., Gonzaga, M. I. S., da Silva, T. O., da Silva, T. L., da Silva Dias, N., y Matias, M. I. S. (2013). Soil organic matter pools and carbon fractions in soil under different land uses. *Soil and Tillage Research*, 126, 177-182.
- Guisepe, K. F., Drummond, F. A., Stubbs, C., y Woods, S. (2006). The use of glyphosate herbicides in managed forest ecosystems and their effects on non-target organisms with particular reference to ants as bioindicators. *Technical Bulletins of the Maine Agricultural & Forest Experiment Station*. 192
- Guo, L. B., y Gifford, R. M. (2002). Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis. *Global change biology*, 8(4); 345-360.
- Hernández-Castellanos, B., Barois, I., Brown, G. G., y García-Pérez, J. A. (2010). Modificaciones químicas inducidas por dos especies de lombrices geófagas en suelos de Veracruz, México. *Acta zoológica mexicana*, 26(2); 295-308.
- Houghton, R. A. (2005). Tropical deforestation as a source of greenhouse gas emissions. *Tropical deforestation and climate change*, 13.
- Huerta, E., Rodríguez-Olan, J., Evia-Castillo, I., Montejo-Meneses, E., de la Cruz-Mondragón, M., García-Hernández, R., y Uribe, S. (2007). Earthworms and soil properties in Tabasco, Mexico. *European Journal of Soil Biology*, 43, 190-195.
- Huerta, E., y van der Wal, H. (2012). Soil macroinvertebrates' abundance and diversity in home gardens in Tabasco, Mexico, vary with soil texture, organic matter and vegetation cover. *European Journal of Soil Biology*, 50, 68-75.
- Hunter, M. D. (2002). Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology*, 4(3); 159-166.
- Islam, K. R., y Weil, R. R. (2000). Land use effects on soil quality in a tropical forest ecosystem of Bangladesh. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 79 (1); 9-16.

- Jenny, H. (1994). *Factors of soil formation: a system of quantitative pedology*. Courier Corporation.
- Keeley, A., y Faulkner, B. R. (2008). Influence of land use and watershed characteristics on protozoa contamination in a potential drinking water resources reservoir. *Water Research*, 42(10); 2803-2813.
- Kremen, C., Williams, N. M., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S. G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Velázquez, D. P., Winfree, R. y Ricketts, T. H. (2007). Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*, 10(4); 299-314.
- Lal, R. (1988). Effects of macrofauna on soil properties in tropical ecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 24(1); 101-116.
- Lal, R. (2004). Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *science*, 304(5677); 1623-1627.
- Lambin, E. F., Geist, H. J., y Lepers, E. (2003). Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. *Annual Review of Environment and Resources*, 28(1); 205-241.
- Lauber, C. L., Strickland, M. S., Bradford, M. A., y Fierer, N. (2008). The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(9); 2407-2415.
- Lavèlle, P., Barois, I., Cruz, I., Fragoso, C., Hernández, A., Pineda, A., y Rangel, P. (1987). Adaptive strategies of *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta), a peregrine geophagous earthworm of the humid tropics. *Biology and Fertility of Soils*, 5(3); 188-194.
- Lavèlle, P., y Spain, A. V. (2001). *Soil ecology* (Vol. 711). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Lavèlle, P., Dangerfield, M., Fragoso, C., Eschenbrenner, V., López-Hernández, D., Pashanasi, B., Brussaard, L. y Swift, M. J. (1994). The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. The biological management of tropical soil fertility., 137-169.

- Lavèlle, P., Decaëns, T., Aubert, M., Barot, S., Blouin, M., Bureau, F., y Rossi, J. P. (2006). Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology*, 42, 3-15.
- Lavèlle, P., Rodríguez, N., Arguello, O., Bernal, J., Botero, C., Chaparro, P., Gómez, Y., Gutiérrez, A., Hurtado, M. P., Loaiza, S., Pullido, S. X., Rodríguez, E., Sanabria, C., Velásquez, E. y Fonte, S. J. (2014). Soil ecosystem services and land use in the rapidly changing Orinoco River Basin of Colombia. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 185, 106-117.
- Lazo-Wasem, E. A. (1984). Physiological and behavioral ecology of the terrestrial amphipod *Arcitalitrus sylvaticus* (Haswell, 1880). *Journal of crustacean biology*, 4(3), 343-355.
- Linden, D. R., Hendrix, P. F., Coleman, D. C. y van Vliet., P. C. J., (1994). Faunal Indicators of Soil Quality, en Coleman, D. C., Bezdicek, D. F., y Stewart, B. A., *Defining soil quality for a sustainable environment*. Madison, WI: Soil Science Society of America.
- Lira-Noriega, A., Sada, S. G., Laborde, J., y Ríos, G. S. (2007). Composición florística en potreros de los Tuxtlas, Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana*, (80), 59-87.
- López-Feldman, A. (2012). Deforestación en México: Un análisis preliminar. CIDE, Centro de Investigación y Docencia Económicas, México
- Mas, J. F., Velázquez, A., y Couturier, S. (2009). La evaluación de los cambios de cobertura/uso del suelo en la República Mexicana. *Investigación ambiental Ciencia y política pública*, 1(1).
- Masera, O., Ordóñez, M. J., y Dirzo, R. (1992). Emisiones de carbono a partir de la deforestación en México. *Ciencia*, 43, 151-153.
- Minor, M. A., y Cianciolo, J. M. (2007). Diversity of soil mites (Acari: Oribatida, Mesostigmata) along a gradient of land use types in New York. *Applied Soil Ecology*, 35(1); 140-153.
- Mirza, B. S., Potisap, C., Nüsslein, K., Bohannan, B. J., y Rodrigues, J. L. (2014). Response of free-living nitrogen-fixing microorganisms to land use

change in the Amazon rainforest. *Applied and Environmental Microbiology*, 80(1); 281-288.

- Mendoza, E., y Dirzo, R. (1999). Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity & Conservation*, 8(12); 1621-1641.
- Moreno-Miranda, D. M. (2006). *Composición y abundancia de la meso y macrofauna edáfica asociada a la descomposición del tejido leñosos de dos especies arbóreas de una selva tropical húmeda*. Tesis que para obtener el título de Biólogo. UNAM, Facultad de Ciencias.
- Oehl, F., Sieverding, E., Ineichen, K., Mäder, P., Boller, T., y Wiemken, A. (2003). Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of Central Europe. *Applied and Environmental Microbiology*, 69(5); 2816-2824.
- Oehl, F., Sieverding, E., Ineichen, K., Ris, E. A., Boller, T., y Wiemken, A. (2005). Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi at different soil depths in extensively and intensively managed agroecosystems. *New Phytologist*, 165(1); 273-283.
- Osman, K. T. (2013). *Forest Soils: Properties and Management*. Springer Science y Business Media.
- Ormeño-Orrillo, E., Rogel-Hernández, M. A., Lloret, L., López-López, A., Martínez, J., Barois, I., y Martínez-Romero, E. (2012). Change in land use alters the diversity and composition of Bradyrhizobium communities and led to the introduction of Rhizobium etli into the tropical rain forest of Los Tuxtlas (Mexico). *Microbial Ecology*, 63(4); 822-834.
- Ou, W., Liang, W., Jiang, Y., Li, Q., y Wen, D. (2005). Vertical distribution of soil nematodes under different land use types in an aquic brown soil. *Pedobiologia*, 49(2); 139-148.
- Palacios-Vargas, J. G., Castano-Meneses, G., Gómez-Anaya, J. A., Martínez-Yrizar, A., Mejía-Recamier, B. E., y Martínez-Sánchez, J. (2007). Litter and soil arthropods diversity and density in a tropical dry forest ecosystem in Western Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 16(13); 3703-3717.

- Palacios-Vargas J.G., Mejía-Recamier, B. y de Oyarzabal, A. (2014). Guía ilustrada para los artrópodos edáficos, UNAM, Facultad de Ciencias.
- Pandey, C. B., Singh, G. B., Singh, S. K., y Singh, R. K. (2010). Soil nitrogen and microbial biomass carbon dynamics in native forests and derived agricultural land uses in a humid tropical climate of India. *Plant and Soil*, 333(1-2); 453-467.
- Pardini, R. (2004). Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. *Biodiversity & Conservation*, 13(13); 2567-2586.
- Pedraza, D. F. (2003). Seguridad alimentaria familiar. *Universidad Federal de Pernambuco. Bolsista CAPES/CNPq–IELN–Brasil*.
- Pereira, R. C., Albanez, J. M., y Mamédio, I. M. P. (2012). Diversidade da meso e macrofauna edáfica em diferentes sistemas de manejo de uso do solo em Cruz das Almas – BA, *Semana Entomológica da Bahia*, 24, 63-76
- Pereira, J. L., Picanço, M. C., da Silva, A. A., de Barros, E. C., da Silva, R. S., da Silva Galdino, T. V., y Santos Marinho, C. G. (2010). Ants as environmental impact bioindicators from insecticide application on corn. *Sociobiology*, 55(1); 153.
- Ponge, J. F., Péres, G., Guernion, M., Ruiz-Camacho, N., Cortet, J., Pernin, C., Villenave, C., Chaussod, R., Martin-Laurent, F., Bispo, A. y Cluzeau, D. (2013). The impact of agricultural practices on soil biota: a regional study. *Soil Biology and Biochemistry*, 67, 271-284.
- Powers, J. S. (2004). Changes in soil carbon and nitrogen after contrasting land-use transitions in northeastern Costa Rica. *Ecosystems*, 7(2); 134-146.
- Purahong, W., Hoppe, B., Kahl, T., Schloter, M., Schulze, E. D., Bauhus, J., Buscot, F. y Krüger, D. (2014). Changes within a single land-use category alter microbial diversity and community structure: Molecular evidence from wood-inhabiting fungi in forest ecosystems. *Journal of environmental management*, 139, 109-119.
- Redoan, A. C., Carvalho, G. A., Cruz, I., Figueiredo, M. D. L. C., y Silva, R. B. D. (2011). Efeito de inseticidas usados na cultura do milho (*Zea mays* L.) sobre

- ninfas e adultos de *Doru luteipes* (Scudder) (Dermaptera: Forficulidae) em semicampo. *Revista Brasileira de Milho e Sorgo*, 9(3); 223-235.
- Romero Velasco, A., y Huezco Abarca, L. Á. (2011). Evaluación de seis productos químicos y dos microbiológicos para el manejo de coralillo (Lepidoptera: Pyralidae: *Elasmopalpus lignosellus*, zeller), en el cultivo de caña de azúcar (*Saccharum officinarum*, L), en los departamentos de Usulután y Sonsonate (Tesis doctoral, Universidad de El Salvador).
 - Rosete-Vergés, F. A., Pérez-Damián, J. L., Villalobos-Delgado, M., Navarro-Salas, E. N., Salinas-Chávez, E., y Remond-Noa, R. (2014). El avance de la deforestación en México 1976-2007. *Madera y bosques*, 20(1); 21-35.
 - Rossi, J. P., y Blanchart, E. (2005). Seasonal and land-use induced variations of soil macrofauna composition in the Western Ghats, southern India. *Soil biology and biochemistry*, 37(6); 1093-1104.
 - Rousseau, L., Fonte, S. J., Téllez, O., Van der Hoek, R., y Lavèlle, P. (2013). Soil macrofauna as indicators of soil quality and land use impacts in smallholder agroecosystems of western Nicaragua. *Ecological indicators*, 27, 71-82.
 - Roy, S., Bano, R., Saxena, P., y Bhatt, R. K. (2014). Land uses and its impact on community structure of soil collembola. *Range Management and Agroforestry*, 35(1); 27-31.
 - Ruiz-Cobo, D. H., Bueno-Villegas, J., y Feijoo-Martínez, A. (2010a). Uso de la tierra y diversidades alfa, beta y gamma de diplópodos en la cuenca del río Otún, Colombia. *Universitas Scientiarum*, 15(1); 59-67.
 - Ruiz-Cobo, D. H., Feijoo, A., y Rodríguez, C. (2010b). Comunidades de marcoinvertebrados edáficos en diferentes sistemas de uso del terreno en la cuenca del Río Otún, Colombia. *Acta zoológica mexicana*, 26(2); 165-178.
 - Ruiz-Jaen, M. C., y Mitchell Aide, T. (2005). Restoration success: how is it being measured?. *Restoration ecology*, 13(3); 569-577.
 - Socarrás, A. A., y Robaina, N. (2011). Caracterización de la mesofauna edáfica bajo diferentes usos de la tierra en suelo Ferralítico Rojo de Mayabeque y Artemisa. *Pastos y Forrajes*, 34(2); 185-197.

- Sommer-Cervantes, I., Flores-Delgadillo, L. y Gutiérrez-Ruiz, M. (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. México 17-67
- Soto, M. (2004). El clima, 195-199. En Guevara, S. *Los tuxtlas: el paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología.
- Stork, N. E., y Eggleton, P. (1992). Invertebrates as determinants and indicators of soil quality. *American Journal of Alternative Agriculture*, 7(1-2); 38-47.
- Swift, M. J., Bignell, D. (2001). Standard methods for the assessment of soil biodiversity and land-use practice. ASB-Lecture Note 6B. International Centre for Research in Agroforestry, South East Asian Regional Research Programme, Bogor, Indonesia
- Tondoh, J. E., Monin, L. M., Tiho, S., y Csuzdi, C. (2007). Can earthworms be used as bio-indicators of land-use perturbations in semi-deciduous forest?. *Biology and Fertility of Soils*, 43(5); 585-592.
- USDA Natural Resources Conservation Service. (2011) Carbon to Nitrogen Ratios in Cropping Systems. Disponible en: http://www.nrcs.usda.gov/wps/PA_NRCSCconsumption/download?cid=nrcs142p2_052823&ext=pdf
- Vasconcellos, R. L., Segat, J. C., Bonfim, J. A., Baretta, D., y Cardoso, E. J. (2013). Soil macrofauna as an indicator of soil quality in an undisturbed riparian forest and recovering sites of different ages. *European Journal of Soil Biology*, 58, 105-112.
- Velásquez, E., Lavèlle, P., y Andrade, M. (2007). GISQ, a multifunctional indicator of soil quality. *Soil Biology and Biochemistry*, 39(12); 3066-3080.
- Verrell, P., y Van Buskirk, E. (2004). As the worm turns: *Eisenia fetida* avoids soil contaminated by a glyphosate-based herbicide. *Bulletin of environmental contamination and toxicology*, 72(2); 219-224.

- Vreeken-Buijs, M. J., Hassink, J., y Brussaard, L. (1998). Relationships of soil microarthropod biomass with organic matter and pore size distribution in soils under different land use. *Soil Biology and Biochemistry*, 30(1); 97-106.
- Wolters, V. (2001). Biodiversity of soil animals and its function. *European Journal of Soil Biology*, 37(4); 221-227.
- Yao, H., He, Z. L., Wilson, M., y Campbell, C. D. (2000). Microbial biomass and community structure in a sequence of soils with increasing fertility and changing land use. *Microbial Ecology*, 40(3); 223-237.
- Zerbino, S., Altier, N., Morón, A. y Rodríguez, C. (2008). Evaluación de la macrofauna del suelo en sistemas de producción en siembra directa y con pastoreo. *Agrociencia*. 12 (1);44
- Zhai, D. L., Cannon, C. H., Dai, Z. C., Zhang, C. P., y Xu, J. C. (2015). Deforestation and fragmentation of natural forests in the upper Changhua watershed, Hainan, China: implications for biodiversity conservation. *Environmental Monitoring and Assessment*, 187(1); 1-12.
- Zubiri-Lora, M. (2005). Impacto causado por spinosad, clorfenapir y lufenorum sobre hormigas depredadoras de la superficie del suelo asociadas al cultivo de maíz. Tesis de maestría Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos, Universidad Pública de Navarra.

ANEXO I. Variables fisicoquímicas.

En la siguiente tabla se muestran las variables fisicoquímicas correspondientes a los cuatro usos de suelo del presente estudio:

Tabla A1. Variables fisicoquímicas de los cinco sitios de muestreo de los cuatro usos de suelo. S=Selva, A= Acahual, P=Potrero, C=Cultivo.

Sitio	Ct	MOS	N	P	C/N	Humedad	Densidad
Secas							
S1	4.025	6.9253	0.59973425	4.4512	6.71130585	0.51515152	0.8687
S2	3.588	6.2933	0.3013553	5.5488	11.9062117	0.38888889	1.08443333
S3	3.895	6.3555	0.34562849	3.2927	11.2678791	0.4870094	0.8685
S4	4.240	6.8573	0.31921339	1.3659	13.2810844	0.4983165	0.79893333
S5	4.378	8.1953	0.38097263	1.5854	11.4916393	0.51593454	0.88446667
A1	4.269	6.9688	0.34228009	0.6707	12.4707807	0.43385754	0.86516667
A2	3.999	6.2998	0.34376827	4.4512	11.6328363	0.37012012	0.879
A3	4.980	8.9200	0.41482859	4.3293	12.0049584	0.43884892	0.9505
A4	5.379	8.9200	0.46514882	2.0122	11.5629661	0.37458668	0.91573333
A5	4.657	7.7771	0.51974488	2.8659	8.95920317	0.93674485	0.66073333
P1	3.302	5.6308	0.27977677	1.2195	11.8022664	0.40352605	0.93466667
P2	2.794	4.8503	0.25001329	2.1341	11.1754061	0.35159817	0.94816667
P3	4.329	6.1325	0.38394898	1.7226	11.2749357	0.32026144	0.8727
P4	3.655	6.4670	0.31884135	3.0488	11.4633814	0.40352605	0.84373333
P5	4.431	7.3033	0.35009301	0.4878	12.6552084	0.34681662	0.90083333
C1	3.880	6.5228	0.3508371	1.0366	11.0592638	0.34228188	1.07496667
C2	3.026	5.0175	0.29354239	1.0976	10.3068591	0.31584643	1.05836667
C3	3.595	6.4113	0.332979	0.6707	10.7964765	0.2540294	1.10756667
C4	3.574	5.9653	0.34376827	0.8232	10.3965384	0.35135135	1.07463333
C5	3.422	5.6865	0.31884135	0.4878	10.7310423	0.36520362	1.02873333
Lluvias							
S1	4.009	6.4670	0.36162636	2.0349	11.0846455	0.5563527	0.85233333
S2	3.478	8.0402	0.32070157	1.4535	10.8434144	0.35279022	0.89966667
S3	4.273	5.6540	0.38990167	1.8023	10.9578909	0.41925251	0.716
S4	4.906	8.8139	0.41073611	1.4099	11.9444087	0.47376473	0.811
S5	4.824	7.7418	0.46207813	0.3488	10.439793	0.32296692	0.887
A1	3.581	7.2904	0.35567366	4.1512	10.0682181	0.33677766	0.98733333
A2	4.729	7.3468	0.42264151	5.2488	11.1879688	0.34717947	0.99166667
A3	4.899	8.8145	0.45054478	1.6279	10.8723933	0.32260662	0.73833333
A4	3.886	8.4754	0.31995748	2.0659	12.1453638	0.40214246	0.91166667
A5	4.274	7.9818	0.65441137	1.2854	6.53029605	0.40821127	0.72433333
P1	4.593	9.6039	0.44533617	1.3372	10.3124344	0.35669349	0.836
P2	3.497	7.1775	0.32702631	2.0349	10.6933293	0.32223511	0.96133333
P3	2.968	5.3719	0.27010364	1.5116	10.987264	0.37179728	1.19466667
P4	4.215	6.1618	0.363333	1.1047	11.6009281	0.38332919	0.814
P5	3.828	7.6854	0.34634963	1.5698	11.0509718	0.54784709	0.989
C1	3.774	5.0333	0.31667552	1.4128	11.9175614	0.30881253	1.07433333
C2	3.631	4.4690	0.34153601	1.2752	10.6313827	0.32553332	1.16366667
C3	2.982	3.8483	0.29986713	1.0000	9.94273709	0.28378343	1.09366667
C4	3.368	6.0490	0.32665426	1.4302	10.3105955	0.39966012	1.129
C5	3.570	5.8233	0.33260696	1.3953	10.7333893	0.25891075	1.183

ANEXO II. Resultados de la prueba de t en la diversidad de Shannon entre los usos de suelo.

En la siguiente tabla se muestran los resultados de la prueba de $t_{(3,0.05)}$ entre los índices de diversidad de Shannon encontrados en el presente estudio.

Tabla A II. Valores de $t_{(3,0.05)}$ entre los índices de diversidad de Shannon de cada uso de suelo. En verde: Valores de la temporada de lluvias. En amarillo: Valores de la temporada de secas.

	Selva	Acahual	Potrero	Cultivo
Selva		0.401902	3.395188	5.994324
Acahual	1.209429		2.873838	5.475308
Potrero	1.490092	0.243096		2.912571
Cultivo	4.747305	3.570615	3.420048	

ANEXO III. Resultados de las regresiones entre las variables fisicoquímicas del suelo y las variables biológicas de la macrofauna edáfica.

A continuación, se muestran los resultados de las regresiones de cada uso de suelo por variable biológica y posteriormente por temporada de muestreo:

Tabla A III.I Resultados de las regresiones de cada uso de suelo por variable biológica.

Abundancia						
Variable	F	P	r ²	F	P	r ²
Selva Lluvias			Potrero Lluvias			
C	0.22	0.67	0.06	5.33	0.1	0.64
MOS	1.46	0.31	0.33	17.65	0.02	0.86
N	4.54	0.12	0.6	3.07	0.18	0.51
P	0.09	0.78	0.03	0.14	0.73	0.05
C:N	3.4	0.16	0.53	1.82	0.27	0.38
H₂O	0.32	0.61	0.1	0.09	0.79	0.03
DA	0.01	0.91	0.004	3.11	0.18	0.51
Selva Secas			Potrero Secas			
C	0.01	0.92	0.004	1.32	0.33	0.31
MOS	4.72	0.12	0.61	1.13	0.37	0.27
N	0.08	0.8	0.03	1.07	0.38	0.26
P	4.47	0.12	0.6	0.72	0.46	0.19
C:N	0.18	0.7	0.06	0.00004	0.99	0.00001
H₂O	4.62	0.12	0.61	6.06	0.09	0.67
DA	2.68	0.2	0.47	0.31	0.62	0.09
Acahual Lluvias			Cultivo Lluvias			
C	1.24	0.38	0.38	0.05	0.84	0.02
MOS	0.73	0.48	0.27	0.55	0.51	0.15
N	2.77	0.24	0.58	0.003	0.96	0.0009
P	0.53	0.54	0.21	0.002	0.97	0.0006
C:N	15.4	0.06	0.89	0.32	0.61	0.1
H₂O	1.71	0.32	0.46	45.08	0.007	0.94
DA	0.89	0.45	0.31	5.17	0.11	0.63
Acahual Secas			Cultivo Secas			
C	0.27	0.66	0.12	0.06	0.83	0.02
MOS	0.2	0.7	0.09	0.41	0.57	0.12
N	2.11	0.28	0.51	0.38	0.58	0.11
P	0.2	0.7	0.09	0.09	0.79	0.03
C:N	7.55	0.11	0.79	0.01	0.92	0.004
H₂O	97.93	0.01	0.98	2.21	0.23	0.42
DA	0.05	0.84	0.02	3.19	0.17	0.52

Tabla A III.I Resultados de las regresiones de cada uso de suelo por variable biológica (Cont.).

Variable	Riqueza			F	P	r ²
	F	P	r ²			
Selva Lluvias				Potrero Lluvias		
C	0.11	0.76	0.04	13.09	0.04	0.81
MOS	1.41	0.32	0.32	10.81	0.05	0.78
N	0.51	0.53	0.15	12.61	0.04	0.81
P	0.06	0.82	0.02	0.01	0.92	0.004
C:N	0.35	0.59	0.11	0.52	0.52	0.15
H ₂ O	0.002	0.97	0.0006	0.06	0.82	0.02
DA	0.33	0.61	0.1	2.22	0.23	0.43
Selva Secas				Potrero Secas		
C	0.10	0.77	0.03	0.1	0.78	0.03
MOS	1.74	0.28	0.37	1.92	0.26	0.39
N	0.01	0.92	0.004	0.26	0.65	0.08
P	1.85	0.27	0.38	0.31	0.61	0.09
C:N	0.36	0.59	0.14	0.77	0.45	0.2
H ₂ O	8.64	0.06	0.74	2.72	0.2	0.48
DA	1.31	0.33	0.3	0.0009	0.98	0.0003
Acahual Lluvias				Cultivo Lluvias		
C	13.68	0.07	0.87	0.2	0.68	0.06
MOS	34.45	0.03	0.95	0.01	0.91	0.004
N	16.81	0.05	0.89	0.3	0.6	0.09
P	0.07	0.82	0.03	0.09	0.79	0.03
C:N	0.0004	0.99	0.0002	0.44	0.56	0.13
H ₂ O	0.31	0.63	0.13	0.05	0.84	0.02
DA	2.86	0.23	0.59	2.22	0.23	0.43
Acahual Secas				Cultivo Secas		
C	60.92	0.02	0.97	0.06	0.82	0.02
MOS	0.27	0.65	0.12	0.07	0.82	0.02
N	3.98	0.18	0.67	0.15	0.72	0.05
P	0.007	0.94	0.004	0.32	0.61	0.1
C:N	0.17	0.72	0.08	0.01	0.91	0.005
H ₂ O	0.18	0.71	0.08	0.58	0.005	0.96
DA	0.58	0.52	0.23	2.22	0.23	0.43

Tabla A III.I Resultados de las regresiones de cada uso de suelo por variable biológica (Cont.).

Variable	Diversidad			F	P	r ²
	F	P	r ²			
Selva Lluvias				Potrero Lluvias		
C	0.19	0.69	0.06	8.88	0.06	0.75
MOS	2.74	0.2	0.48	7.34	0.07	0.71
N	0.02	0.9	0.006	10.86	0.05	0.78
P	0.0004	0.99	0.0001	0.01	0.93	0.003
C:N	0.005	0.95	0.002	0.26	0.64	0.08
H₂O	0.02	0.89	0.008	0.14	0.73	0.04
DA	0.37	0.61	0.16	14.41	0.03	0.83
Selva Secas				Potrero Secas		
C	5.47	0.1	0.65	0.005	0.95	0.001
MOS	0.06	0.83	0.02	1.08	0.38	0.26
N	2.56	0.21	0.46	0.07	0.81	0.02
P	0.00003	1	0.00009	4	0.14	0.57
C:N	0.55	0.51	0.15	0.9	0.41	0.23
H₂O	1.16	0.36	0.28	0.21	0.68	0.06
DA	0.69	0.47	0.19	0.03	0.88	0.008
Acahual Lluvias				Cultivo Lluvias		
C	0.2	0.39	0.37	0.49	0.54	0.14
MOS	1.99	0.29	0.5	0.03	0.88	0.009
N	0.48	0.56	0.19	0.64	0.48	0.18
P	0.53	0.54	0.21	0.72	0.46	0.19
C:N	0.85	0.45	0.3	0.08	0.79	0.03
H₂O	2.69	0.24	0.57	24.99	0.02	0.89
DA	0.57	0.53	0.22	1.57	0.3	0.34
Acahual Secas				Cultivo Secas		
C	32.28	0.03	0.94	0.31	0.61	0.09
MOS	0.08	0.8	0.04	0.74	0.45	0.2
N	41.24	0.02	0.95	0.03	0.87	0.01
P	0.004	0.96	0.002	1.46	0.31	0.33
C:N	0.03	0.89	0.01	0.94	0.4	0.24
H₂O	1.37	0.36	0.41	2.79	0.19	0.48
DA	0.63	0.51	0.24	1.38	0.33	0.31

Tabla A III.II Resultados de las regresiones de cada temporada de muestreo por variable biológica.

Variable	F	P	r ²	F	P	r ²
Abundancia Lluvias				Riqueza Secas		
C	0.71	0.41	0.04	3.56	0.08	0.17
MOS	0.48	0.5	0.03	0.16	0.69	0.009
N	0.24	0.63	0.01	2.37	0.14	0.12
P	2.69	0.12	0.14	0.001	0.97	0.00006
C:N	4	0.06	0.19	0.69	0.42	0.04
H₂O	7.46	0.01	0.31	4.71	0.04	0.22
DA	4.48	0.05	0.21	6.65	0.02	0.28
Abundancia Secas				Diversidad Lluvias		
C	0.29	0.6	0.02	0.12	0.74	0.007
MOS	0.12	0.74	0.007	0.02	0.9	0.001
N	0.0002	0.99	0.00001	0.73	0.40	0.04
P	0.45	0.51	0.03	5.70	0.03	0.25
C:N	2.46	0.14	0.13	0.20	0.66	0.01
H₂O	1.84	0.19	0.1	2.56	0.13	0.13
DA	1.87	0.19	0.1	5.69	0.03	0.26
Riqueza Lluvias				Diversidad Secas		
C	0.12	0.73	0.007	12.99	0.002	0.43
MOS	0.03	0.87	0.002	2.07	0.17	0.11
N	0.07	0.79	0.004	4.6	0.05	0.21
P	2.91	0.11	0.15	0.18	0.68	0.01
C:N	0.99	0.33	0.06	0.01	0.92	0.0006
H₂O	5.58	0.03	0.25	0.53	0.48	0.03
DA	4.62	0.02	0.21	3.75	0.07	0.18