

00376
2
Zej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

**FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

"LA INFLUENCIA DE LA MESO Y MACROFAUNA EN LA DESCOMPOSICION
DE LA FRACCION FOLIAR DE LA HOJARASCA DE ESPECIES ARBOREAS
EN UNA SELVA HUMEDA TROPICAL*."

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

(ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES)

P R E S E N T A :

BIOL. MARIA GUADALUPE BARAJAS GUZMAN

DIRECTOR DE TESIS: DR. FRANCISCO JAVIER ALVAREZ SANCHEZ

MEXICO, D. F.

1996

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



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.

TESIS

COMPLETA

**TODAS LAS COSAS MUERTAS, CADAVERES EN PUTREFACCION O
BASURA HEDIONDA, DEVUELTAS A LA TIERRA, SE TRANSFORMAN EN
COSAS SALUDABLES QUE NUTREN LA VIDA. ESA ES LA ALQUIMIA DE
LA MADRE TIERRA.**

R A M A Y A N A

A MI FAMILIA, POR SU GRAN AYUDA Y
APOYO INCONDICIONAL.

A JAINA, MARITZA Y HECTOR, GRACIAS
POR EL TIEMPO Y EL ENTUSIASMO DADOS A ESTA
INVESTIGACION. ESTE TRABAJO TAMBIEN ES DE
USTEDES.

INDICE

Agradecimientos	
Resumen	
I. INTRODUCCION	7
II. ANTECEDENTES	
A) Importancia de los desintegradores	13
B) Riqueza y abundancia de la fauna del suelo	19
C) Los organismos desintegradores y su papel en la descomposición de la hojarasca	21
D) Estudios de la fauna edáfica en México	25
III. OBJETIVOS E HIPOTESIS	28
IV. ZONA DE ESTUDIO	30
V. MATERIALES Y METODOS	
A) Descripción de las especies arbóreas	33
B) Experimento de campo y trabajo de laboratorio	36
C) Análisis de resultados	39
VI. RESULTADOS	
A) Descomposición de la fracción foliar	40
B) Fauna	
1) Grupos taxonómicos	43
2) Densidad total	45
3) Riqueza taxonómica y diversidad	50

4) Variación temporal	57
5) Redes tróficas	61
VII. DISCUSION	
A) Descomposición de la fracción foliar	73
B) Fauna	76
C) Consideraciones generales	79
VIII. CONCLUSIONES	81
IX. LITERATURA CITADA	82

AGRADECIMIENTOS

Mi agradecimiento al Dr. Javier Alvarez Sánchez, por la oportunidad de trabajar nuevamente a su lado durante el desarrollo de la presente tesis de investigación; así como al jurado calificador: Dr. Alfonso Neri García Aldrete, Dr. Zenón Cano Santana, Dra. Isabelle Barois Boullard, Dra. Angelina Martínez Yrizar, Dr. José Guadalupe Palacios Vargas y la Dra. Edna Naranjo García, este trabajo mejoro sustancialmente gracias a su revisión.

Mi agradecimiento al Instituto de Biología de la U.N.A.M. por las facilidades otorgadas para el desarrollo de este trabajo en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas"; así como, a la Dirección General de Asuntos del Personal Académico por la beca proporcionada para la realización de esta tesis.

A mis amigos y compañeros del Laboratorio de Ecología, gracias por todo el apoyo brindado, especialmente a Irene Sánchez, Antonio Martínez, Juan Villa, Ricardo León y Patricia Guadarrama por su gran ayuda en el trabajo de campo.

Agradezco a Irene Sánchez, Hector Rojas, Gerardo Barajas y Fernando Carrillo su valiosa y desinteresada colaboración.

RESUMEN

Se analizó la composición y la influencia de la meso y la macrofauna en la descomposición de las hojas de *Nectandra ambigens* Blake (C. K. Allen) (Lauraceae) y, *Ficus yoponensis* Desvaux (Moraceae) en ambientes contrastantes, excluyendo fauna de diferente tamaño.

Se encontró que las hojas de *F. yoponensis* presentaron una tasa de descomposición más alta que las de *N. ambigens* ($p < 0.00001$). Sin embargo, no hubieron diferencias significativas entre ambientes, ni se encontraron diferencias entre excluir fauna < 6 mm y < 1 mm de tamaño, para las hojas de ambas especies. Se sugiere que la lixiviación y los microorganismos (bacterias y hongos) son los agentes más importantes en la descomposición en este sistema durante los dos primeros meses.

La riqueza taxonómica de la fauna no varío entre ambientes. Sin embargo, la diversidad taxonómica en el ambiente de vegetación secundaria presentó valores más altos que en la selva. Se encontró una mayor abundancia de animales en las hojas de *N. ambigens* que en las de *F. yoponensis*. Se sugiere que los pulsos rápidos de liberación de nutrientes de *F. yoponensis* podrían no dar tiempo para que se estructure una red trófica compleja de la comunidad de desintegradores.

I. INTRODUCCION

El estudio del funcionamiento de los ecosistemas está relacionado con el conocimiento de procesos tan importantes como el ciclaje de nutrientes y el flujo de energía. Así, los estudios de funcionamiento pueden ubicarse dentro de tres distintos subsistemas: (a) el vegetal, (b) el de los herbívoros y (c) el de los desintegradores (Swift *et al.* 1979). La ganancia anual de materia y energía para el sistema vegetal (la productividad primaria neta (PPN)) puede ser distribuida en tres vías: (a) En algunos ecosistemas parte de ésta se encuentra almacenada en tejidos perennes y contribuyen al crecimiento neto de la planta. (b) Un componente menor de la PPN es consumido por los herbívoros al comer las hojas, tallos y raíces. En los pastizales esta fracción raramente excede el 25% de la PPN total, aunque más de la mitad de la producción aérea puede ser removida. En los sistemas boscosos probablemente nunca excede el 10%. (c) En todos los ecosistemas maduros el grueso de la PPN es depositado como hojarasca o es secretado como materia orgánica soluble (Odum 1963, Swift *et al.* 1979). Este componente entra al subsistema de los desintegradores como materia orgánica muerta o detritus. Las heces y cadáveres de los herbívoros y depredadores contribuyen al ingreso de detritus a la descomposición.

El detritus es fragmentado por la acción combinada de la comunidad de desintegradores, la cual está compuesta primordialmente por los microorganismos (bacterias y hongos) y animales invertebrados. Estos organismos consumen el detritus y utilizan la energía, carbono y otros nutrientes para su crecimiento (producción

secundaria). Eventualmente los desintegradores mueren y sus cadáveres también entran al compartimento del detritus y son atacados por otros desintegradores (Swift *et al.* 1979, Lal 1987).

El mantenimiento de la producción primaria depende no sólo de los niveles de radiación, sino también del continuo aporte de nutrientes disponibles en el suelo y de la toma de éstos por las plantas. Los nutrientes son liberados en formas minerales por la erosión de la roca madre, pero esta entrada es generalmente insignificante, ya que la mayor parte de los nutrientes se incorporan al suelo por la mineralización de los elementos de la materia orgánica muerta por la acción de los organismos desintegradores (Swift *et al.* 1979). La tasa de movimiento de los elementos nutricionales esenciales a través de la descomposición es un importante regulador de la producción primaria neta del ecosistema, ya que por el efecto de los desintegradores se modifica la cantidad de materia acumulada en el suelo y, por otra parte, a través de los desintegradores está fluyendo una cantidad importante de energía debido a que requieren sostener tasas metabólicas altas.

El proceso de descomposición de la hojarasca que comprende la mineralización de la materia orgánica del suelo y la humificación está determinado por el clima, las condiciones del suelo, la calidad del recurso y las actividades de microorganismos, animales y raíces de las plantas (Anderson *et al.* 1989). La descomposición de la hojarasca es "la transformación de la materia orgánica muerta a sus constituyentes químicos elementales" (Singh & Gupta 1977), la cual representa la pérdida de peso ocasionada por la acción de los microorganismos y las enzimas producidas por los

animales, por el fraccionamiento (el rompimiento físico por animales y procesos abióticos) y, por el lavado de los materiales solubles por el agua (Swift *et al.* 1979).

La temperatura y la humedad son los principales factores ambientales que regulan el proceso de descomposición (Golley 1983, Jordan 1984, Swift & Anderson 1989, Lavelle *et al.* 1993), ya que afectan la eficiencia y la velocidad de los procesos enzimáticos. La humedad no sólo influye en el proceso directamente a través de la lixiviación de los compuestos más solubles, sino también en las condiciones que permiten el crecimiento de las poblaciones de desintegradores (Singh & Gupta 1977, Swift & Anderson 1989, Tietema & Wessel 1994); éstos son los reguladores bióticos del proceso de descomposición, ya que llevan a cabo la transformación química de los compuestos de la hojarasca (Reiners 1983, Golley 1983).

El proceso de descomposición es muy lento en las regiones frías boreales y los nutrientes permanecen en la materia orgánica muerta. En contraste, el régimen climático del bosque tropical lluvioso favorece la descomposición rápida y la gran mayoría de los nutrientes se encuentran en la biomasa viva (Swift *et al.* 1979)

Los organismos desintegradores se clasifican regularmente en cuatro grandes grupos (Swift *et al.* 1979, Golley 1983, Plowman 1990): (a) la microflora: hongos y bacterias, (b) la microfauna: protozoarios, nemátodos, rotíferos, tardígrados, colémbolos y ácaros pequeños, (c) la mesofauna: colémbolos y otros apterigotos, ácaros, larvas de dípteros y algunos géneros de pequeños coleópteros y, (d) la macrofauna formada por organismos grandes, como artrópodos -entre ellos los diplópodos, isópodos, anfípodos e insectos- moluscos y lombrices. Estos organismos

contribuyen de varias maneras en la descomposición: (a) triturando la materia orgánica, lo cual permite la lixiviación de los compuestos más solubles y, un incremento en la superficie para la acción de bacterias y hongos (Singh & Gupta 1977, Levings & Windsor 1982, Swift & Anderson 1989); y (b) incrementando la movilización de nutrientes en los tejidos fungosos senescentes. La transformación de la materia orgánica en el suelo es resultado de la interacción de las poblaciones de microorganismos y fauna con el tipo de suelo.

La porosidad y estructura del suelo, además del agua y la temperatura interactúan y controlan la difusión gaseosa y las actividades de los microorganismos, los invertebrados y las raíces de las plantas. Los suelos de zonas calientes y mejor aireados presentan una descomposición más rápida que los de zonas frías o con aireación deficiente. Los suelos arenosos suelen ser más cálidos y mejor aireados que los de textura fina, permitiendo una mayor velocidad en la descomposición de la materia orgánica (Thompson & Troeh 1982). También la estructura del suelo a través de sus agregados protege físicamente a la materia orgánica del ataque de los microorganismos (Theng *et al.* 1989).

En la hojarasca, las fuentes de carbono van desde los azúcares simples, que son utilizados por una gran cantidad de organismos, hasta componentes estructurales de la planta como la celulosa y la lignina, las cuales son mineralizadas por un rango restringido de hongos y bacterias y, por algunas especies animales. Los nutrientes incluyen teóricamente a todos los elementos requeridos para la biosíntesis por los animales invertebrados y microorganismos, pero el nitrógeno y el fósforo son

usualmente los más críticos (Anderson *et al.* 1989). La concentración de lignina y las proporciones lignina/nitrógeno y carbono/nitrógeno de los materiales vegetales generalmente están correlacionadas con la velocidad de descomposición de la mayoría de los recursos. Los tipos de recurso pueden subdividirse a través de la distinción de las diferentes especies, o de sus componentes como hojas, frutos, semillas, flores, ramas y tallos, diferentes clases de tamaño o diferentes clases de edad. El mismo criterio puede aplicarse a los recursos secundarios como los tejidos de los microbios, las heces y cuerpos de los herbívoros, carnívoros y animales desintegradores. La variación intra e interespecífica en la calidad de los tipos de recurso en la hojarasca (hojas, material leñoso, raíces, flores, frutos, etc.) esta en función de la disponibilidad de nutrientes para las plantas. Si la disponibilidad es alta, las plantas producen hojarasca rica en nutrientes que se descompone rápidamente y el ciclo de nutrientes es en su mayor parte fuera de la planta a través de la vía de la hojarasca y la materia orgánica del suelo (Anderson *et al.* 1989).

Una vez que se ha dado la colonización de las hojas por los desintegradores primarios (bacterias y hongos) y la lixiviación de los compuestos y elementos más solubles, la tasa de descomposición disminuye ya que los compuestos que van quedando en las hojas son más resistentes a la biodegradación. En una secuencia de incremento de la resistencia a la descomposición tenemos: azúcares < (son menos resistentes que) almidón < hemicelulosa < pectinas y proteínas < celulosa < lignina < suberina < cutina (Swift *et al.* 1979).

Así pues, el clima a través de la humedad y la temperatura, las características

intrínsecas de las hojas (Taylor & Parkinson 1988), la comunidad desintegradora y, las propiedades del suelo influyen directamente sobre el proceso de descomposición y la liberación de nutrientes, y por tanto en los flujos de materia y energía dentro de los ecosistemas.

II. ANTECEDENTES

A) Importancia de los desintegradores.

Odum (1962) establece que en los ecosistemas se hallan presentes dos cadenas básicas de alimentación: la de los biófagos y la de los saprófagos. Los propios modelos de Odum (1963) mostraron la importancia relativa de ambas cadenas en diferentes tipos de ecosistemas, encontrando que en la comunidad marina la corriente de energía a través de la cadena de los biófagos es mayor que la de los saprófagos, en tanto que lo contrario ocurre en el bosque, en el que el 90% o más de la producción primaria neta se utiliza normalmente en la cadena de alimento de detritus. Esta diferencia no es necesariamente inherente a los sistemas acuáticos y terrestres, ya que en un pastizal el 50% o más de la producción neta pasa por la vía de los biófagos y, también hay sistemas acuáticos, especialmente los de agua somera, que, al igual que los bosques maduros, funcionan en gran parte como sistemas de detritus (Macfadyen 1963, Petruszewicz & Macfadyen 1970, Cyr & Pace 1993). En el trópico húmedo la mayor parte de la biomasa heterotrófica se encuentra en el suelo y en la hojarasca y, la masa de los saprófagos es 5 a 6 veces mayor que la de herbívoros y carnívoros (UNESCO 1978). Según Wiegert y Evans (1964) y Swift *et al.* (1979) sólo una pequeña parte de la producción primaria neta de los bosques es consumida por los herbívoros y en general se asume que en promedio esta fracción es del 18% (Cyr & Pace 1993). La mayor parte del porcentaje que queda entra al subsistema de los desintegradores y, esto da idea de la enorme cantidad de hojarasca que entra en

proceso de descomposición. En general, el bosque tropical produce de 5-14 t ha⁻¹ año⁻¹ de materia orgánica que entra al sistema de desintegradores; ésta cantidad es muy grande si se compara con un bosque templado, que produce de 1-5 t ha⁻¹ año⁻¹ (Bray & Gorham 1964, Murphy & Lugo 1986).

Los climas cálidos tienen un efecto sobre la materia orgánica del suelo similar al de los secos, pues ambos aceleran la descomposición (Thompson & Troeh 1982), sin embargo, las heladas invernales de los climas fríos tienden a preservar la materia orgánica del suelo, bloqueando la actividad microbiana. Por esta razón, en estos últimos sitios en particular, el contenido de materia orgánica sigue aumentando, incluso donde la temperatura media anual queda por debajo de cero, como ocurre en gran parte de Alaska, donde la materia orgánica producida durante el verano templado, es preservada durante los fríos inviernos.

Los suelos forestales no muestran, como los suelos de los pastizales, un incremento tan evidente de la materia orgánica del suelo al aumentar la precipitación. En realidad el contenido de materia orgánica tiende a disminuir en las regiones muy húmedas. En tales condiciones, la lixiviación más acentuada provoca un descenso de la fertilidad del suelo y, por tanto, reduce el reciclamiento de nutrientes (Thompson & Troeh 1982).

La actividad biológica depende en gran parte de la estructura del suelo, del volumen de poros y de la permeabilidad. Las raíces de las plantas se abren camino y, al crecer desplazan partículas del suelo. Las lombrices, insectos y roedores modifican la estructura del suelo con sus galerías. Incluso las bacterias son capaces de mover

partículas de arcilla y contribuir a la producción de microagregados en el suelo (Thompson & Troeh 1982). Tanto los organismos grandes como los diminutos producen exudados y residuos que ayudan a unir las partículas de limo y arcilla formando unidades estructurales. Los suelos neutros o ligeramente alcalinos, poseen las mayores y más vigorosas poblaciones bacterianas. Por el contrario, las condiciones ácidas tienden a reducir el número de bacterias y a aumentar el de los hongos. Sin embargo, las condiciones excesivamente húmedas también son desfavorables para los hongos. El contenido hídrico del suelo más favorable para la actividad microbiana ocurre cuando la mitad o 2/3 partes del volumen de poros se halla ocupado por agua. Los microorganismos viven en medio acuoso, pero la mayoría requieren, además, oxígeno atmosférico. Otro factor importante que afecta la actividad de los organismos del suelo es el suministro de energía, la cual proviene de los restos vegetales y animales (Thompson & Troeh 1982).

La fauna del suelo regula el ciclo de nutrientes a través de medios indirectos como el consumo de los microorganismos, la predación sobre los microbívoros, la modificación del hábitat y la producción de nuevos sustratos como la heces, el transporte de algunos componentes del suelo a través de sus cuerpos y, la propagación de inoculos microbianos. También influyen en la dinámica del agua en el suelo, ya que alteran la distribución y tamaño de los poros, lo cual puede afectar las propiedades físicas del suelo (Shaw *et al.* 1991) como la aereación, la retención del agua, la infiltración y el drenaje (Carter *et al.* 1982).

Tradicionalmente el papel de la fauna del suelo en el funcionamiento del

ecosistema ha sido evaluado en el contexto del flujo del carbono (Peterson & Luxton 1982). Los valores bajos de la respiración estimados para la fauna total del suelo hacen concluir que los efectos de ésta en el funcionamiento del sistema son insignificantes y, oscurecen su verdadero papel ecológico (Peterson & Luxton 1982). Los mecanismos a través de los cuales la fauna del suelo puede regular la descomposición y el ciclo de nutrientes pueden ser directos o indirectos. La mayoría de los trabajos realizados ponen de manifiesto que las contribuciones directas son limitadas (Reichle 1977). Los valores en la eficiencia de utilización del carbono (carbono que se ingiere y es convertido en nueva biomasa) por la fauna del suelo es baja comparada con la de las bacterias y hongos que va de 40 a 60%, para lombrices y enquitreidos es de 2% y para colembolos y ácaros es de 20 a 28% (Burges 1971). Así la mayor parte del carbono de la materia orgánica del suelo que es ingerido por la fauna se pierde por respiración o a través de las heces. A pesar de la falta de evidencia de que la fauna del suelo descompone directamente la materia orgánica muerta, investigaciones han demostrado repetidamente su influencia en la movilización e inmovilización de los nutrientes minerales (Anderson *et al.* 1983). La explicación a este fenómeno ha sido sustentada con la influencia indirecta de la fauna del suelo sobre la descomposición y el ciclo de nutrientes. Los mecanismos implicados podrían incluir la remoción, predación, sustratos fecales y el transporte o traslado (Shaw *et al.* 1991).

La liberación de nutrientes inmobilizados en la biomasa microbiana, por el consumo de la fauna del suelo puede estimular la actividad microbiana si la intensidad

de remoción es baja, pero reducen la actividad microbiana cuando la intensidad es alta y el recurso está sobre-utilizado (Hanlon & Anderson 1980). Estudios en el laboratorio han demostrado que la micofagía (consumo de hongos) por algunos colémbolos pueden afectar la competencia entre diferentes especies de hongos (Newell 1984) e influir por tanto en la dirección y tasa de mineralización e inmovilización de los nutrientes minerales (Ineson *et al.* 1982). La micofagía puede ser más importante que el consumo de bacterias por la meso y macrofauna, particularmente en bosques templados y boreales, donde la biomasa fúngica es más grande que la bacteriana (Ingham *et al.* 1989). Así pues los animales que se alimentan de hongos regulan la cantidad de nutrientes en la biomasa fúngica y pueden indirectamente regular la competencia con las bacterias.

Existen pocos estudios que relacionen la predación con el ciclo de nutrientes. Sin embargo, la predación podría jugar un papel importante al alterar el balance de los animales que consumen hongos y bacterias, ya que regularía su biomasa (Shaw *et al.* 1991).

La modificación de sustratos para convertir la fracción follor de la hojarasca en heces puede ser la actividad más importante de la fauna del suelo (Crossley 1977). La conversión de hojarasca en heces modifica significativamente la geometría y química de los sustratos y su disponibilidad para el ataque microbiano. La mayoría de los estudios realizados con las heces indican que el número de microorganismos y la tasa de descomposición fueron altas comparadas con el material control (Parle 1963). La explicación a estos resultados fue que la trituración de la hojarasca por la fauna

incrementa la superficie del sustrato disponible para las bacterias y hongos y, las heces proveen un ambiente físico-químico favorable para la actividad microbiana (Shaw *et al.* 1991). El balance entre las microheces y macroheces puede estar influido por el número y actividad de la micro, meso y macrofauna, el grado de copofagía (consumo de las heces) que ocurre y, el grado con que las heces resistan la degradación física y biológica.

La movilidad y el comportamiento de los animales pueden afectar la distribución de los sustratos y por tanto de los nutrientes a través del ecosistema (Kitchell 1979). Asimismo facilitan la inoculación microbiana en los nuevos sustratos y mueven a los componentes del suelo dentro del subsistema. El movimiento de la fauna del suelo puede ocurrir en respuesta a los gradientes climáticos (humedad/temperatura), al escape, a la reproducción, al comportamiento social y a los hábitos alimenticios (Shaw *et al.* 1991). Para los microorganismos que son los agentes biológicos primarios de la descomposición, las distancias de milímetros a centímetros son frecuentemente insuperables y, a esta escala, el transporte es facilitado por la micro y mesofauna del suelo.

Los desintegradores al llevar a cabo la descomposición de la hojarasca enriquecen el suelo a través de la humificación que es la neoformación de materia orgánica. La formación del humus presupone la síntesis de sustancias orgánicas y, el principal producto que se sintetiza es un complejo de lignina y proteína llamado partículas de lignoproteinato. El humus proporciona un almacén para los cationes: potasio, calcio y magnesio intercambiables y disponibles. Además, los desintegradores

incrementa la superficie del sustrato disponible para las bacterias y hongos y, las heces proveen un ambiente físico-químico favorable para la actividad microbiana (Shaw *et al.* 1991). El balance entre las microheces y macroheces puede estar influido por el número y actividad de la micro, meso y macrofauna, el grado de cropofagía (consumo de las heces) que ocurre y, el grado con que las heces resistan la degradación física y biológica.

La movilidad y el comportamiento de los animales pueden afectar la distribución de los sustratos y por tanto de los nutrientes a través del ecosistema (Kitchell 1979). Asimismo facilitan la inoculación microbiana en los nuevos sustratos y mueven a los componentes del suelo dentro del subsistema. El movimiento de la fauna del suelo puede ocurrir en respuesta a los gradientes climáticos (humedad/temperatura), al escape, a la reproducción, al comportamiento social y a los hábitos alimenticios (Shaw *et al.* 1991). Para los microorganismos que son los agentes biológicos primarios de la descomposición, las distancias de milímetros a centímetros son frecuentemente insuperables y, a esta escala, el transporte es facilitado por la micro y mesofauna del suelo.

Los desintegradores al llevar a cabo la descomposición de la hojarasca enriquecen el suelo a través de la humificación que es la neoformación de materia orgánica. La formación del humus presupone la síntesis de sustancias orgánicas y, el principal producto que se sintetiza es un complejo de lignina y proteína llamado partículas de lignoproteinato. El humus proporciona un almacén para los cationes: potasio, calcio y magnesio intercambiables y disponibles. Además, los desintegradores

aportan al suelo deyecciones, secreciones y cadáveres. También, aerean el suelo al construir galerías en él y, como consecuencia de todo esto, aceleran el proceso de reciclamiento de los nutrientes y forman con sus excrementos la microestructura del suelo (Kühnelt 1961, Macfadyen 1963, Edwards & Heath 1963, Witkamp 1971, Edwards 1974, Jensen 1974, Gillot 1980, Beare *et al.* 1995).

B) Riqueza y abundancia de la fauna del suelo.

La distribución de la biomasa de la fauna del suelo presenta un patrón relacionado con la secuencia latitudinal, lo cual está interrelacionado con el clima, la vegetación y el tipo de humus (Shaw *et al.* 1991). Esta biomasa es similar en la tundra y en la taiga y, se incrementa alcanzando niveles altos en los bosques templados deciduos y pastizales, así como también en las zonas mediterráneas y subtropicales, mientras que los valores indican que los niveles son bajos para las zonas tropicales (Shaw *et al.* 1991). La macrofauna domina en los trópicos y bosques templados deciduos, mientras que la mesofauna se incrementa de los bosques deciduos del norte a la tundra. Se plantea que en los ambientes adversos y extremos dominan Enchytraeida, Collembola y larvas de Diptera debido a su alta capacidad reproductiva y a su habilidad para recobrase rápidamente después de un evento de mortalidad importante en condiciones adversas, mientras que las lombrices y ácaros (Cryptostigmata) se encuentran en ambientes más estables y protegidos (Shaw *et al.* 1991).

El suelo de un sistema tropical contiene cientos de especies de animales, en

número de varios millones por metro cuadrado en los primeros centímetros de profundidad (Swift *et al.* 1979). Muchos grupos de invertebrados están representados en estas comunidades. Los microorganismos son igualmente diversos en el suelo, ya que se han registrado varios cientos de especies de hongos y bacterias, llegando éstas últimas a contabilizar de 1 a 1000 millones de células en 1 g de suelo (Wood 1989). En un estudio de Fittkau y Klinge (1973) realizado en un bosque de Terra Firme en la región Amazónica, se encontró una biomasa total de plantas de 1000 t ha⁻¹, en tanto que la de animales fue de 0.21 t ha⁻¹ (ó 210 kg ha⁻¹). De éstos, 165 kg ha⁻¹ (o sea, el 75%) era fauna del suelo que habitaba en la zona de descomposición. Swift *et al.* (1979), por su parte, realizaron una estimación de la abundancia de los principales grupos de desintegradores para sistemas tropicales y, encontraron que los grupos más numerosos son los menos estudiados, que son los que constituyen la microflora y la microfauna ya que la mayoría de los trabajos realizados se refieren a termitas (Matsumoto 1976, Collins 1983, Golley 1983, Anderson *et al.* 1989) y, a otros grupos de la meso y macrofauna, tales como colembólos, ácaros y lombrices, entre otros (Lavelle 1984, Holt 1985, Barois & Lavelle 1986, Plowman 1990, Lavelle *et al.* 1993, Fragoso *et al.* 1995).

Se calcula que el consumo de materia orgánica por las termitas en los trópicos va de 155-174 g m⁻² año⁻¹ (Collins 1983), en tanto que los hongos consumieron de 129-139 g m⁻² año⁻¹; lo que corresponde al 75% del total tomado por las termitas. Actualmente se reconoce que los hongos han sido escasamente estudiados en estos ecosistemas, a pesar de la enorme influencia que los Basidiomycetes y Ascomycetes

tienen en el proceso de descomposición (Padgett 1976, Swift *et al.* 1979, Golley 1983, Swift & Anderson 1989). Las bacterias y su papel ecológico han sido pobremente estudiados en sistemas tropicales (Golley 1983), aunque se sabe que su densidad y actividad varía en el espacio y en el tiempo dependiendo del sustrato, humedad y otros factores ambientales. En el Verde, Puerto Rico, Witkamp (1970) registró densidades de $40 \times 10^6 \text{ cm}^{-3}$ de suelo en diciembre, comparado con $30 \times 10^6 \text{ cm}^{-3}$ en abril (al final de la temporada de sequía). A pesar de estos números, en la mayoría de los estudios de ecología de suelos esta parte de la flora es ignorada.

C) Los organismos desintegradores y su papel en la descomposición de la hojarasca.

Los organismos del suelo se han clasificado con base a: (1) taxonomía, (2) tamaño del cuerpo (largo y ancho), (3) preferencias de hábitat, (4) hábitos alimenticios, y (5) distribución ecológica (Rapoport 1959, Lal 1987). Para los propósitos de este estudio se siguió la clasificación por tamaño de cuerpo en 4 categorías (Rapoport 1959, Wallwork 1970, Swift *et al.* 1979, Hole 1981): (a) La microflora comprende bacterias, actinomicetos, hongos y algas. Su biomasa va de 1 a 100 g m^{-2} , y su número varía de 1 a 1,000,000 millones por m^2 . (b) La microfauna compuesta por protozoarios, nemátodos, rotíferos, tardígrados y colémbolos y ácaros pequeños. Su biomasa va de 1.5 a 6 g m^{-2} , y su densidad de 1 a 1,000,000 millones por m^2 . Su tamaño es $< 0.2 \text{ mm}$. (c) La mesofauna representada por colémbolos y otros apterigotos, ácaros, larvas de dípteros y algunos géneros de pequeños

coleópteros. Su densidad va de unos pocos cientos a varios millones por m^2 , su biomasa de 0.01 a 10 $g\ m^{-2}$, y su tamaño de 0.2 a 10 mm. (d) La macrofauna formada por grandes artrópodos, como los diplópodos, isópodos, anfípodos, insectos, moluscos y lombrices. Su biomasa va de 0.1 a 2.5 $g\ m^{-2}$, su densidad de unos pocos cientos a varios miles, y su tamaño de 10 a 20 mm. Sin embargo, bajo este esquema se hace difícil clasificar a las bacterias y hongos, dado que el talo de las primeras varía entre 0.1 y 2 μm , en tanto que el micelio de los hongos puede extenderse por varios metros (Swift *et al.* 1979).

Por sus hábitos alimenticios, la comunidad de organismos del suelo ha sido subdividida en carnívoros (los que comen otros animales vivos), microbívoros (los que se alimentan de microorganismos), y los saprovoros (los que se alimentan de restos vegetales y animales muertos). Sin embargo esta clasificación no es aplicable a los microorganismos, dado que las bacterias y hongos utilizan los recursos por digestión externa y el sufijo -voros hace referencia a la ingestión de la comida por los animales. Para dar solución a esta dificultad, Swift *et al.* (1979) propusieron la clasificación usando el sufijo -trófico para indicar el método de utilización del recurso; así tenemos la formación de tres grandes grupos: (a) Necrotróficos, los cuales hacen una explotación de organismos a corto plazo, lo que resulta en una muerte rápida de la fuente de recurso. Este grupo trófico incluye algunos herbívoros, a microbios parásitos de plantas, depredadores y a los microtróficos (animales y microorganismos que comen a hongos y bacterias vivos). (b) Biotróficos, que hacen una explotación a largo plazo del recurso (organismos vivos), así que dependen de la existencia del

hospedero. Las relaciones de parasitismo de largo plazo se incluyen en este grupo. (c) Saprotróficos, que utilizan materia orgánica ya muerta. La mayor parte de los desintegradores pertenecen a este último grupo.

La fauna asociada con la hojarasca y el suelo desempeñan un papel importante en la descomposición. Los animales utilizan la materia orgánica y/o los microorganismos como comida, su actividad transforma la calidad de la materia orgánica e influye en la inoculación potencial y habilidad competitiva de los microorganismos (Plowman 1990). También reducen la materia orgánica a fragmentos más pequeños haciéndolas más accesibles a los microorganismos, además de que mezclan la hojarasca y el suelo. Como regla general las heces de los macroinvertebrados (por ejemplo: lombrices de tierra, escarabajos e isópodos) estimulan la actividad de las bacterias y reducen la cantidad de hongos presentes (Visser 1985). Los microartrópodos fragmentan el material vegetal hasta partículas de 20-50 μm (Swift *et al.* 1979), lo que favorece la colonización de las bacterias. Los hongos se establecen preferentemente en partículas más grandes para su esporulación y crecimiento, de manera que la estructura de la comunidad y el patrón sucesional de los microorganismos (bacterias y hongos) en la descomposición de la materia vegetal puede controlarse y alterarse por la actividad y las clases de la fauna del suelo presentes (Swift & Boddy 1984, Visser 1985).

La posesión de un espectro amplio de enzimas extracelulares y la forma del talo para penetrar los tejidos de las plantas vivas hacen que muchos hongos saprotróficos actúen como desintegradores primarios. Muchos de los parásitos necrotróficos pueden

ser incluidos dentro de este grupo. La actividad de estos desintegradores primarios crea un gran espectro de recursos secundarios que pueden ser descompuestos por una comunidad diversa de desintegradores secundarios. Así, los cuerpos y excretas de estos organismos se convierten rápidamente en recursos para un tercer nivel en la descomposición. La mayor parte de los desintegradores pasan de un nivel a otro, lo que sin duda alguna dificulta su estudio (Swift *et al.* 1979) y, habría que añadir el hecho de que algunos de estos organismos pasan todo su ciclo vital en el suelo, mientras que otros habitan en este medio sólo durante etapas específicas de su ciclo de vida.

El uso de bolsas de malla de diferente abertura es frecuente para el estudio de la descomposición en cualquier tipo de ecosistema, además del uso de insecticidas, fungicidas y bactericidas para la exclusión selectiva de los desintegradores (Wiegert 1974, Anderson 1975, Singh & Gupta 1977, Swift *et al.* 1979, Golley 1983, Anderson *et al.* 1989). En general se ha visto que cuando se excluyen ciertos grupos, la tasa de pérdida de materia orgánica disminuye (Gilbert & Bockock 1962, Heath & King 1964, Madge 1965, Wallwork 1976, Swift & Anderson 1989), pero se sabe muy poco de la dinámica de sustitución de unos grupos por otros y de las interacciones entre los mismos.

Así pues, los estudios hasta ahora realizados nos hacen concluir que la fauna asociada con la descomposición es insignificante en cuanto a su actividad metabólica y biomasa. Sin embargo, su actividad como grupo catalizador es muy importante en el proceso de descomposición.

D) Estudios de la fauna edáfica en México.

La cantidad de trabajos realizados en México sobre algunos grupos específicos de la fauna del suelo en diferentes ecosistemas es muy alta (Palacios-Vargas 1983, Villalobos 1990). Sin embargo, la mayoría de los estudios tienen un enfoque taxonómico y, los aspectos biológicos y ecológicos son escasamente abordados (Lavelle 1981, Palacios-Vargas 1985). Los trabajos realizados por Morón (1994) y Deloya *et al.* (1995) ejemplifican bien esta situación, ya que en el primero se tuvieron 1,360 días de colecta entre los años de 1975 y 1981 en seis ambientes distintos, y en el segundo fueron 5 años de colecta. Ambos trabajos tienen un enfoque taxonómico del grupo de los Coleoptera. Dentro de los pocos trabajos más recientes que tratan aspectos biológicos o ecológicos en algunos ecosistemas de México tenemos a: Rivera y Morón (1992), García-Pérez *et al.* (1992), Palacios-Vargas y Castillo (1992), Palacios-Vargas y Gómez-Anaya (1993), Valenzuela-González *et al.* (1994), Marquez-Luna y Navarrete-Heredia (1994), Martínez y Montes de Oca (1994) y Mendoza-Arviso (1995). Aunque, la mayoría de éstos también hacen referencia a algún grupo en particular; de manera que, hay pocos trabajos que describan la riqueza y abundancia de todos los organismos del suelo. En sistemas tropicales hay trabajos que hacen referencia sólo a grupos como las lombrices y los artrópodos (García-Aldrete 1986, Villalobos & Palacios-Vargas 1986, Fragoso & Lavelle 1987, Fragoso 1989, 1990 y 1991, Villalobos 1990, Palacios-Vargas & Gómez-Anaya 1993, 1994), a la macrofauna (Lavelle & Kohlmann 1984, Barois *et al.* 1992), o bien, a la fauna del suelo en general (Lavelle *et al.* 1981) y, sólo algunos hacen referencia a la dinámica

y funcionamiento de estos organismos dentro del ecosistema (Barois & Lavelle 1986, Barois 1992). En la selva de Los Tuxtlas (Ver.) son pocos los trabajos que se han realizado para caracterizar a la fauna del suelo y, el papel que esta desempeña en la dinámica del ecosistema. Naranjo-García (en prep.) trabajó con la comunidad de caracoles de la hojarasca en el piso de la selva y en la que es interceptada por el follaje de árboles y arbustos bajo el dosel de la selva. Bueno-Villegas (en prep.) realizó un estudio faunístico y taxonómico de la clase Diplopoda, encontrando que estos animales tenían cierta preferencia a ciertos microambientes dependiendo de la época. Durante las lluvias las abundancias registradas fueron mayores en la hojarasca (66.17%); mientras que en la seca fue en el suelo (43.47%). Por su parte, García-Aldrete (1986) realizó un trabajo con artrópodos de la hojarasca, en el cual detectó 23 grupos en selva con dosel cerrado y 20 grupos en vegetación secundaria (área total muestreada en cada ambiente 36 m²). El número total de artrópodos extraídos fue de 14,589 en selva y de 11,760 en vegetación secundaria. Los grupos dominantes en selva fueron: Acarida (55%), Collembola (14.6%), Formicidae (10.8%), Amphipoda y larvas de holometábolos (4.5%), Thysanoptera (2.7%) y Coleoptera (2.09%). En la vegetación secundaria los grupos dominantes fueron: Acarida (38.7%), Formicidae (27.7%), Collembola (12.5%), Diplopoda (4.7%), larvas de holometábolos (3.9%) y Coleoptera (2.8%).

Con lo que respecta a los trabajos de dinámica de la hojarasca podemos citar a: Correa (1981), Vizcaíno (1983), Martínez (1980, 1984), Esteban (1986), Alvarez-Sánchez y Guevara (1993), Sánchez y Alvarez-Sánchez (1995), Muñoz-Cruz y

Alvarez-Sánchez (en prensa); estos tres últimos trabajos se realizaron en la selva alta perennifolia de la región de "Los Tuxtlas" en Veracruz. Asimismo, se tiene información para esta zona de la tasa de descomposición de las hojas y ramas de las especies más importantes (Alvarez-Sánchez & Guevara 1993, Alvarez-Sánchez & Becerra, en prensa y, Torres en prep.), del contenido de nutrientes de las hojas (González-Iturbe 1988) y de la liberación de nutrientes de las hojas a través del tiempo (Torres, en prep.). Sin embargo, se carece de información respecto de los organismos que participan en la descomposición. En este sentido, Stachurski y Zimka (1976) plantearon que uno de los problemas básicos encontrados en el estudio de la hojarasca es la necesidad de conocer la distribución de los grupos de desintegradores y determinar cuál es la participación de los microorganismos y saprófagos en la descomposición. De ahí la importancia que reviste conocer la fauna en su conjunto para determinar de manera formal su actividad en la descomposición en este ecosistema mexicano del trópico húmedo, además de la formulación de hipótesis y planteamiento de nuevas preguntas sobre la relevancia de estos grupos en el ecosistema.

III. OBJETIVOS E HIPOTESIS

Los objetivos que persigue este trabajo son los siguientes:

- 1) Obtener la tasa de descomposición de la fracción foliar de *Ficus yoponensis* y *Nectandra ambigens*, en dos tratamientos de abertura de malla (1 y 6 mm) y dos ambientes distintos (bosque con dosel cerrado y vegetación secundaria).
- 2) Describir el cambio en riqueza y abundancia de la meso y macrofauna presentes a en las hojas de *Ficus yoponensis* y *Nectandra ambigens* durante las primeras fases de su descomposición.
- 3) Describir las redes tróficas de los organismos presentes en las hojas en descomposición de ambas especies.

Las hipótesis involucradas en este trabajo se enumeran a continuación:

- 1) La tasa de descomposición de las hojas de *Ficus yoponensis* y *Nectandra ambigens* es diferente entre sí debido a sus características físico-químicas. Como las hojas de *N. ambigens* son esclerófilas y contienen metabolitos secundarios se espera que su descomposición sea más lenta que las hojas de *F. yoponensis*, las cuales son bastante blandas y suaves al tacto, además, de que no presentan metabolitos secundarios.

2) Las bolsas de malla con abertura de 6 mm permitirán la entrada de una mayor cantidad de organismos desintegradores, así que, se espera que la tasa de descomposición de las hojas de ambas especies en estas bolsas sea mayor en comparación con las hojas que se encuentran en las bolsas de malla con abertura de 1 mm.

3) Dadas las características físico-químicas de las hojas de *Ficus yaponensis*, se espera que sean más apetecibles para los organismos desintegradores y por lo tanto que se estructure una red trófica más compleja de los organismos del suelo sobre estas hojas que sobre las hojas de *Nectandra ambigens*.

IV. ZONA DE ESTUDIO

El trabajo se realizó en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", la cual se localiza al sur del estado de Veracruz (95°04'-95°09' W, 18°34'-18°36' N). Abarca una superficie de 700 ha, al oriente de la Sierra de San Martín Tuxtla y ocupa un intervalo altitudinal de 150 a 530 m (Estrada *et al.* 1985).

El área natural de la estación presenta un clima Af(m)w''(l')g según la clasificación de climas de Köppen modificada por García (1964), el cual es cálido húmedo con una precipitación anual de 4700 mm y una temperatura media anual de 27°C. La época de lluvias va de junio a febrero (precipitación de 100 a 600 mm mensuales) y la de sequía de marzo a mayo (precipitación por debajo de los 80 mm) (Fig. 1). De septiembre a febrero el área es afectada por el desplazamiento de masas de aire frío y húmedo provenientes del norte, conocidos localmente como nortes (Estrada *et al.* 1985).

El tipo de vegetación que se encuentra en el área natural de la estación es una selva alta perennifolia (Ibarra 1985), con algunas variantes en su composición y estructura, dependiendo principalmente de los cambios topográficos y diferentes comunidades secundarias (Lot-Helgueras 1976). Los elementos arbóreos dominantes alcanzan alturas de 30 a 40 m, la mayoría de los cuales exhiben contrafuertes amplios. Es notable la elevada abundancia de palmas y plantas trepadoras, así como de plántulas de los elementos arbóreos del dosel en el piso de la selva (Estrada *et al.* 1985).

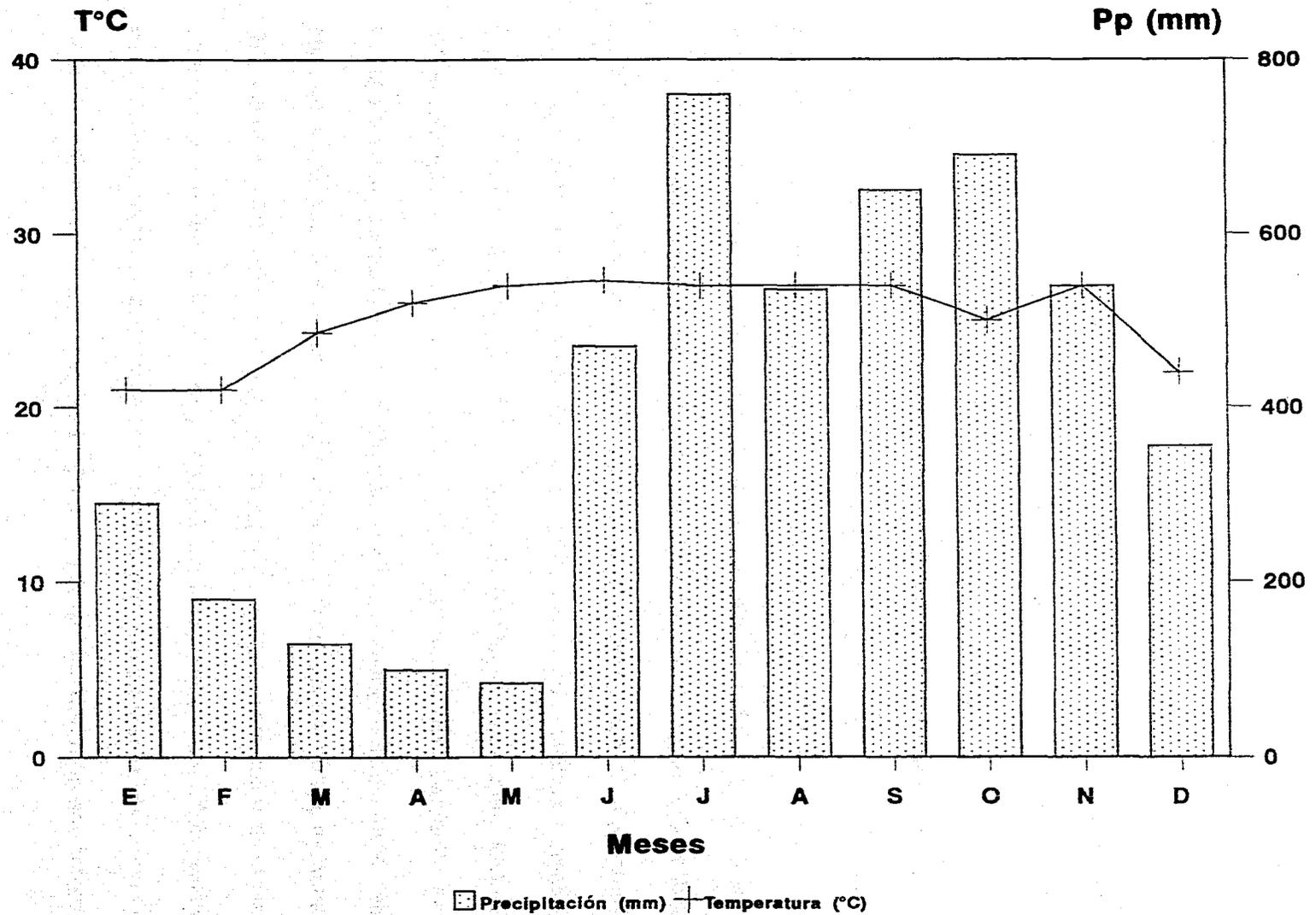


Figura 1. Clímacograma de la región de Los Tuxtlas. Promedios mensuales de 18 años en Coyame, Ver. (tomado de Alvarez-Sánchez 1984).

Para la realización de este trabajo se eligieron dos ambientes, una zona de selva no perturbada y un sitio de vegetación secundaria, bajo la idea de que la comunidad de desintegradores podría ser diferente, ya que la estructura de la vegetación de ambos sitios es diferente, además de que la densidad de plántulas y juveniles es más alta en el ambiente de vegetación secundaria (obs. pers.), lo que a nivel del suelo podría reflejarse en una mayor cantidad de microambientes para la fauna en comparación con la selva.

La comunidad en la zona de selva presenta tres estratos (Carabias 1979, Bongers *et al.* 1988): (a) el inferior, de 0 a 10 m de altura, caracterizado principalmente por *Astrocaryum mexicanum*, *Faramea occidentalis*, *Trophis racemosa* y *Guarea bijuga*, (b) el medio, de 10 a 20 m de altura donde se encuentran *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Cymbopetalum baillonni*, *Dendropanax arboreus* y *Stemmadenia donnell-smithii* y, (c) el superior, de 20 a 35 m de altura dominado por *Nectandra ambigens*, *Poulsenia armata*, *Dussia mexicana* y *Brosimum alicastrum*. En la zona de vegetación secundaria (acahual de 35 años de edad aprox.) Sánchez y Alvarez-Sánchez (1995) reportan un total de 957 individuos de 88 especies de las cuales *Myriocarpa longipes*, *Cecropia obtusifolia*, *Lonchocarpus guatemalensis* y *Eupatorium galeotii* son las más abundantes. De estas especies *C. obtusifolia* es la que presenta el valor más alto de área basal, seguida de *Robinsonella mirandae*, *M. longipes*, *Hellicarpus appendiculatus*, *L. guatemalensis* y *Ficus yoponensis*. En tanto que Purata (1986) reporta que una de las características estructurales de este sitio es presentar una gran heterogeneidad en la altura del dosel con un promedio de 15 m.

Las especies que contribuyen con más del 50% de cobertura vegetal son *C. obtusifolia*, *F. yoponensis*, *Piper amalago* y *Acalipha skutchii* de un total de 42 especies.

V. MATERIALES Y METODOS

A) Descripción de las especies arbóreas estudiadas.

En la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Ver., la caída de hojarasca ocurre todo el año con máximos en la temporada de sequía y nortes y, cuya fracción más importante es la foliar (62.80%) (Alvarez-Sánchez & Guevara 1993, Sánchez & Alvarez-Sánchez 1995). En la tabla 1 se muestran las cinco especies más importantes en su aporte a la hojarasca del suelo. Se registra que 37 especies (27.4% del total en la estación) aportan el 90% de la caída total de hojas (Alvarez-Sánchez & Guevara 1993). De ellas las cinco que se presentan suman juntas casi la mitad (53.4%) del aporte registrado.

Se eligió trabajar con las hojas de *Nectandra ambigens* y *Ficus yoponensis* por su aporte de hojarasca al suelo, por su importancia en la estructura de la selva (ver tablas 2 y 3) y, porque presentan características físico-químicas contrastantes, por ejemplo son diferentes en dureza, contenido de carbohidratos y compuestos secundarios. Además de que se tienen datos de contenido y liberación de nutrientes en el transcurso de su descomposición.

Tabla 1. Porcentaje de biomasa (peso seco) de las especies más importantes por su aporte a la caída de hojas en la selva de Los Tuxtlas, Ver. Datos de Alvarez-Sánchez y Guevara (1993).

Espece	%	% acumulado
<i>Nectandra ambigens</i>	28.18	28.18
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	8.04	36.22
<i>Vatairea lundelli</i>	6.92	43.13
<i>Poulsenia armata</i>	5.95	49.08
<i>Ficus yoponensis</i>	4.29	53.37

Tabla 2. Atributos estructurales para *Nectandra ambigens* y *Ficus yoponensis* en la selva de Los Tuxtlas, Ver. Modificado de Bongers et al. (1988).

Espece	Densidad (ind. ha ⁻¹)	Cobertura (m ² ha ⁻¹)	Area basal (cm ² ha ⁻¹)
<i>Nectandra ambigens</i>	43	4415.2	75516.1
<i>Ficus yoponensis</i>	2	1355.0	20471.8
Total para 45 especies de la selva	2547	31170.0	317147.0

Tabla 3. Comparación en el contenido de nutrientes de *Nectandra ambigens* y *Ficus yoponenis* (Alvarez-Sánchez & Becerra, en prensa).

Especie	N (%)	P (ppm)	K (%)	Ca (%)	Mg (%)	Na (%)
<i>Nectandra ambigens</i>	1.15	232	2.9	0.84	0.22	0.66
<i>Ficus yoponenis</i>	1.10	145	3.03	3.0	0.65	0.92

Nectandra ambigens es un árbol de 20-40 m de altura y 40-100 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP). Presenta de 5 a 8 contrafuertes por tronco de 1-2 m de largo, tubulares planos y una copa redondeada y densa (Ibarra 1985). La caída de hojas en esta especie ocurre durante todo el año, con su valor más alto al final de la temporada de sequía (47% del total para el mes de mayo), la descomposición ocurre lentamente (Alvarez-Sánchez & Guevara 1993, Alvarez-Sánchez & Becerra en prensa, Torres, en prep.) y aportan una gran cantidad de nutrientes debido a su alta producción de hojarasca. El contenido de azúcares reductores en las hojas caídas de esta especie es de 2.5%, el de compuestos fenólicos (taninos y flavonoides) es de 3.5 y 25 respectivamente, y los terpenos no volátiles constituyen el 43.7% (Osuna, datos no publicados).

Ficus yoponenis, por su parte, es un árbol de 10-40 m de altura, con contrafuertes rectos que van de 3 a 6 y de 0.5 a 3 m de alto y, una copa densa y

redondeada (Ibarra 1985). La caída de hojas en *F. yoponensis* tiene por lo menos dos picos al año, uno en época de lluvias y otro en la de sequía, siendo este último más cuantioso (6.8% del total para los meses de abril-mayo). El patrón que presenta es local, es decir, se restringe a la sombra de la cobertura del árbol, los cuales están generalmente aislados (Alvarez-Sánchez 1984). La tasa de descomposición de la hojarasca de esta especie es muy alta, aunque el flujo de nutrientes es bajo debido a su poca producción de hojarasca (ver tabla 1).

El contenido de azúcares reductores en las hojas caídas de *F. yoponensis* es menor que en *N. ambigens*, pues alcanza sólo el 1.7%, en tanto que la cantidad de compuestos fenólicos y terpenos es menor a lo largo del proceso de descomposición (Osuna, datos no publicados).

B) Experimento de campo y trabajo de laboratorio.

Se realizó un experimento para probar el efecto de la meso y macrofauna en la tasa de descomposición de la fracción foliar de la hojarasca de dos especies arbóreas, el cual se inició en mayo (temporada más importante de caída de hojarasca) y finalizó en julio de 1994 (en junio comienzan las lluvias y las condiciones de humedad y temperatura son favorables para que se de la descomposición de la materia orgánica). Para esto se colectaron hojas recién caídas al suelo de *Ficus yoponensis* y de *Nectandra ambigens*, eligiéndose una muestra al azar de 300 hojas para evaluar la media y la desviación estándar del largo y ancho de las mismas, de manera que del total de las hojas colectadas, sólo aquellas que se encontraron dentro del intervalo

calculado fueron utilizadas. Esto se realizó con el propósito de excluir del experimento a las hojas que fueran demasiado pequeñas o muy grandes. Se pesaron 15 g de peso fresco de hojas, y se colocaron en bolsas de malla de plástico de 20 x 20 cm y de diferente abertura (1 y 6 mm), con el fin de evitar la entrada de ciertos grupos de desintegradores. Se colocaron en el piso aleatoriamente 50 bolsas de la abertura pequeña y 50 de la grande en la selva, así como, en una zona de vegetación secundaria, formándose 8 tratamientos como se indica en la tabla 4.

Se realizó un muestreo de 5 bolsas de malla por tratamiento cada 10 días en cada ambiente, haciendo un total de 40 bolsas por colecta. Para el tiempo cero (que marca el inicio del experimento) se colectaron las hojas del suelo pero no se excluyó a la fauna que tenían asociada. Las bolsas de malla del suelo fueron colectadas individualmente en bolsas de plástico y llevadas al laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias, en donde se limpiaron las hojas con pinceles y se colocaron en bolsas de papel, donde se mantuvieron por 48 hrs en el horno a 90°C para obtener el peso seco remanente (g), el cual se calculó colectando la fracción foliar de las bolsas de malla en cada colecta y, calculando el porcentaje en peso seco que quedaba con respecto al original que se marco como de 100% y correspondió a los 15 g de peso fresco. De la fracción que quedó en la charola, se separaron manualmente los animales vivos, los cuales se fijaron en alcohol al 75% y, animales con alas y exoesqueletos que se colocaron en bolsas de papel glasé. El resto se vació en frascos con alcohol al 75%. Se realizó una segunda separación de la fauna con la ayuda de

Tabla 4. Diseño experimental para determinar el efecto del ambiente, la especie y el tamaño de malla sobre las tasas de descomposición.

Ambiente	Especie	Abertura de malla	Clave
Selva	<i>Ficus yoponensis</i>	1 mm	SF1
Selva	<i>Ficus yoponensis</i>	6 mm	SF6
Selva	<i>Nectandra ambigens</i>	1 mm	SN1
Selva	<i>Nectandra ambigens</i>	6 mm	SN6
Vegetación secundaria	<i>Ficus yoponensis</i>	1 mm	VSF1
Vegetación secundaria	<i>Ficus yoponensis</i>	6 mm	VSF6
Vegetación secundaria	<i>Nectandra ambigens</i>	1 mm	VSN1
Vegetación secundaria	<i>Nectandra ambigens</i>	6 mm	VSN6

pinceles finos después de lavar con alcohol al 75% el contenido de los frascos en tamices de 0.96, 0.5 y 0.2 mm de abertura; finalmente el sobrenadante se revisó al microscopio estereoscópico para separar a los animales más pequeños. Los animales colectados fueron contados y separados por entidad taxonómica siguiendo las claves de identificación de Borror (1976).

C) Análisis de resultados.

La descomposición de las hojas se evaluó a través del porcentaje de peso seco remanente (PR). Se hizo la transformación de estos datos al arcosen de la raíz cuadrada del PR para los análisis. Se aplicó un análisis de varianza (ANDEVA) multifactorial, para evaluar estadísticamente las diferencias en la descomposición de las hojas en los diferentes tratamientos, utilizando el paquete estadístico STATGRAPHICS. Las tasas de descomposición se calcularon ajustando los datos a diferentes modelos (lineal, exponencial, potencial) y se calculó la pendiente, la cual representa la tasa promedio de descomposición para los dos meses de estudio.

Se realizó la identificación de los organismos a nivel de clase, orden y algunas familias y, se cuantificaron por colecta y tratamiento. Se aplicó la prueba de t (Steel & Torrie 1988) para detectar si había diferencias en el tamaño (longitud del cuerpo) de los organismos presentes en la fracción foliar de las bolsas de malla de diferente abertura. Se obtuvo el índice de similitud de Sørensen para comparar la riqueza taxonómica entre tratamientos, así como el índice de diversidad de Shannon-Wiener (Krebs 1978). Se aplicó una prueba de t sobre el índice de diversidad para evaluar si se presentaban diferencias significativas en la diversidad entre tratamientos y ambientes mediante el paquete Programas de Ecología Estadística (Mike Hounsome, Manchester University); además se realizó un análisis de componentes principales (SYSTAT) y finalmente se construyeron diagramas de la red trófica entre los organismos que se encontraron sobre la hojarasca (Lavelle *et al.* 1981, Heal & Dighton 1985).

VI. RESULTADOS

A) Descomposición de la fracción foliar.

La descomposición de la fracción foliar de *F. yoponensis* fue significativamente mayor a la de *N. ambigens* ($F_{1,238} = 798.99$, $p < 0.00001$) (Figs. 2 y 3). Sin embargo, al observar los resultados de las dos aberturas de malla utilizadas (1 y 6 mm), ninguna de las dos especies presentó diferencias en la pérdida de peso.

La descomposición de *F. yoponensis* se ajustó a un modelo exponencial ($r^2 = 74.89$), y la tasa promedio de descomposición fue de 0.03248 g en peso seco día⁻¹. En los primeros 20 días se perdió aproximadamente el 70% del peso seco original en los 4 tratamientos y, no hubo diferencias significativas en la pérdida de peso entre abertura de malla ($F_{1,116} = 1.1$, $p > 0.05$), ni entre ambientes ($F_{1,116} = 0.372$, $p > 0.05$) y, la interacción abertura x ambiente también resultó no significativa ($F_{1,116} = 0.11$, $p > 0.05$). En contraste después de 50 días se registró aproximadamente el 20% de pérdida en el peso seco de las hojas de *N. ambigens*. La curva de descomposición de las hojas de esta especie se ajustó a un modelo potencial ($r^2 = 80.13$) y, la tasa promedio de descomposición calculada fue de 0.003258 g día⁻¹ (Figs. 2 y 3). En los primeros 20 días es cuando se pierde peso, y después la curva se estabiliza. No se observaron diferencias significativas en la pérdida de peso entre abertura de malla ($F_{1,116} = 0.223$, $p > 0.05$), ni entre ambientes ($F_{1,116} = 0.076$, $p > 0.05$), ni en la interacción sitio x ambiente ($F_{1,116} = 0.073$, $p > 0.05$).

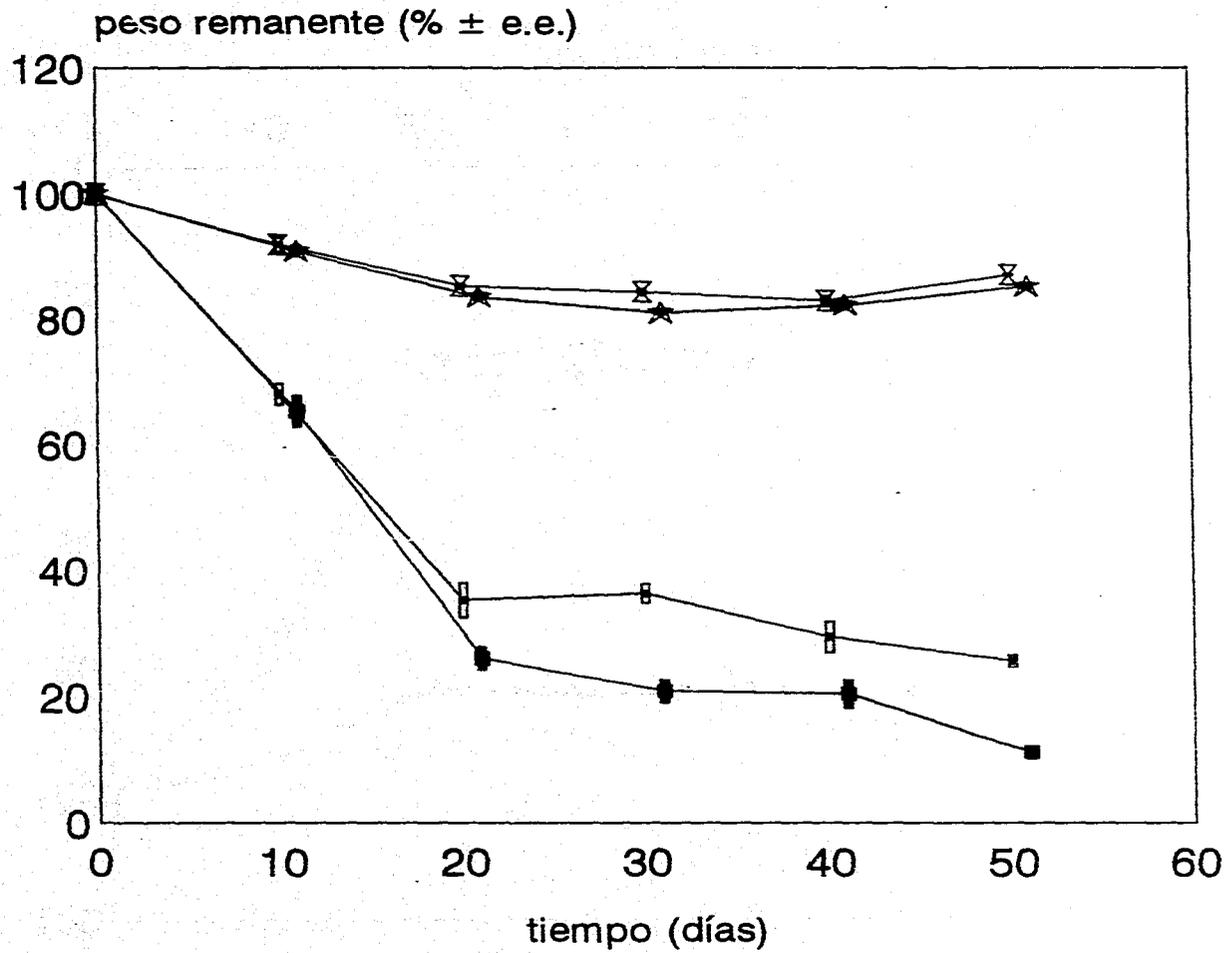


Figura 2. Descomposición de la fracción foliar en los 4 tratamientos en el ambiente de selva. Las longitudes en la leyenda denotan la abertura de la malla.

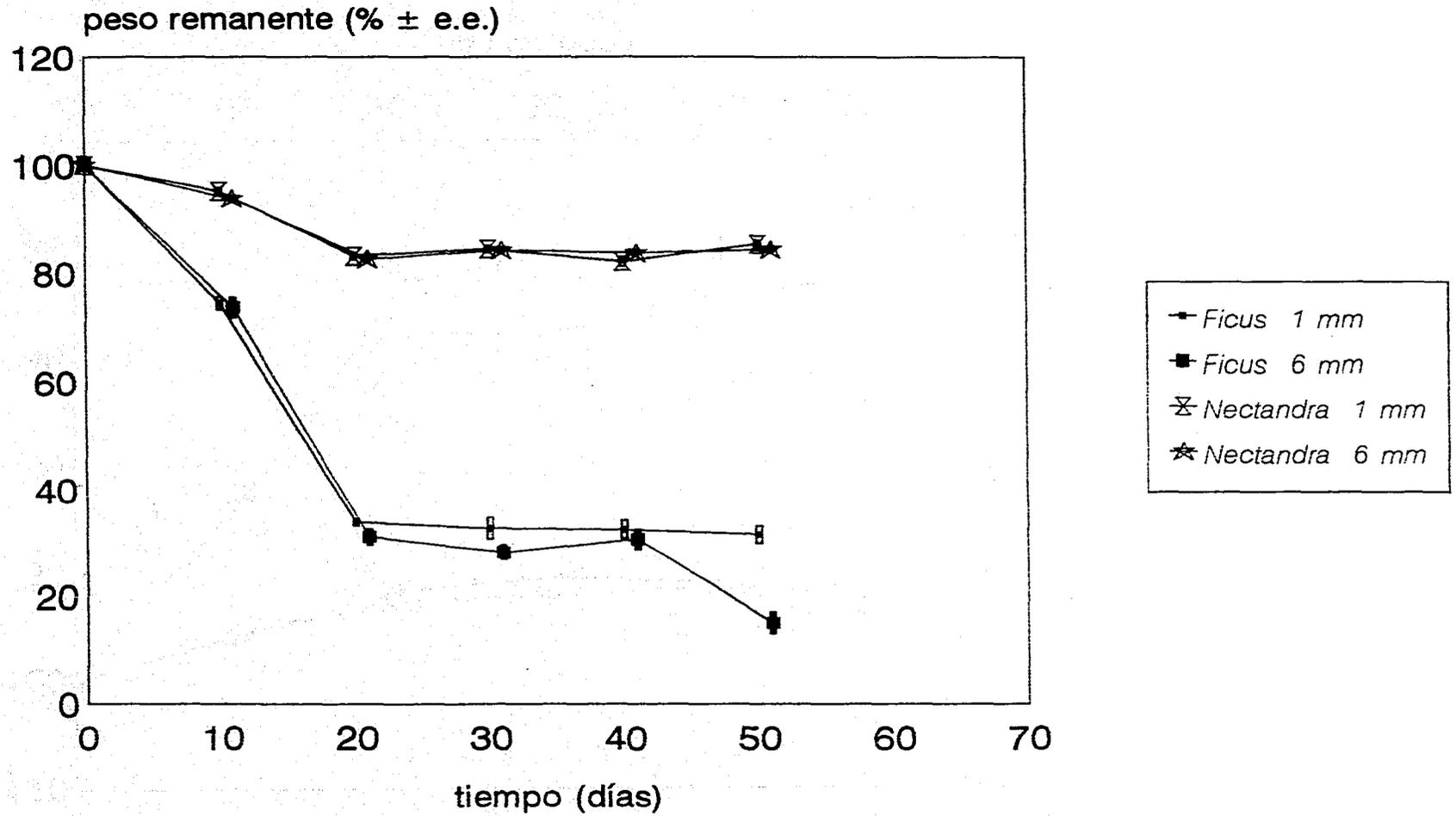


Figura 3. Descomposición de la fracción foliar en los 4 tratamientos en el ambiente de vegetación secundaria. Las longitudes en la leyenda denotan la abertura de la malla.

Sin embargo, en las curvas de descomposición de *F. yaponensis* se observa que a partir de los 20 días la fracción foliar que se encontraba en las bolsas con abertura grande tiende a perder peso más rápido que la de las bolsas con abertura de 1 mm, y esta tendencia es en los dos ambientes (Figs. 2 y 3).

B) Fauna.

1) Grupos taxonómicos. Los animales encontrados sobre la fracción foliar en las bolsas de malla se identificaron a nivel de clase, orden y algunas familias (Borror 1976, Barnes 1985) registrándose los 20 grupos enlistados en la tabla 5. La mesofauna está representada por los siguientes grupos: Acarida, Collembola, Diplopoda, Chilopoda y Hemiptera, en tanto que la macrofauna está representada por los grupos: Gastropoda, Oligochaeta, Isopoda, Diplopoda, Diptera (larvas), Coleoptera, Chilopoda, Dermaptera, Lepidoptera (larvas), Formicidae, Vespidae, Araneae, Blattodea y Pseudoscorpionida. Los herbívoros que se encontraron fueron de los grupos Homoptera, Acrididae y Grillidae. Los animales que se encontraron sobre las hojas se pueden agrupar en tres niveles tróficos. En el primero se ubican los que hacen uso directo de la hojarasca (p. ej.: Diplopoda), el segundo está conformado por los que hacen un uso indirecto de las hojas a través del consumo de bacterias y hongos (p. ej.: Colembolla), y en el tercer nivel están los carnívoros (p. ej.: Araneae). Los herbívoros (Orthoptera y Homoptera) seguramente se encontraban de paso al momento de recoger las bolsas de malla del suelo. Dado que se registraron organismos del primer nivel y no se encontraron

Tabla 5. Lista de los grupos encontrados sobre la fracción foliar de la hojarasca en *Ficus yoponensis* y *Nectandra ambigens*. La nomenclatura está basada en Borror (1978) y Barnes (1985).

Grupo	Nombre común	Rango taxonómico
Gastropoda	Moluscos caracoles	clase
Oligochaeta	Anélidos lombrices	clase
	Artrópodos	
	<u>Quelicerados</u>	
Araneae	arañas	orden
Pseudoscorpionida	seudoescorpiones	orden
Acarida	ácaros	clase
	<u>Crustáceos</u>	
Isopoda	cochinillas	orden
	<u>Miriápodos</u>	
Diplopoda	milpiés	clase
Chilopoda	ciempiés	clase
	<u>Insectos</u>	
Collembola	colémbolos	orden
Blattodea	cucarachas	orden
Homoptera	cigarritas	orden
Hemiptera	chinches	orden
Coleoptera	escarabajos	orden
Dermaptera	tijerillas	orden
Diptera	moscas	orden
Lepidoptera	mariposas	orden
Formicidae	hormigas	familia
Vespidae	avispas	familia
Acrididae	chapulines	familia
Grillidae	grillos	familia

diferencias significativas en la tasa de descomposición entre las diferentes aberturas de malla, se presentaba la posibilidad de que el tamaño de los organismos que entraron a las bolsas de malla (1 y 6 mm) fuera igual, y por lo tanto el efecto sobre la descomposición sería el mismo entre los tratamientos, ya que los efectos directos e indirectos de la fauna sobre los procesos del suelo están en función de su tamaño de cuerpo. Se encontró que el tamaño de los organismos en ambas aberturas de malla fue significativamente diferente, presentándose organismos de mayor tamaño en los tratamientos con la abertura de malla de 6 mm ($t_{0,95,74} = 2.82$; $p < 0.05$).

2) Densidad total. En la tabla 6 se muestra la densidad de los grupos de animales presentes en los diferentes tratamientos. Algunos grupos fueron muy abundantes, como los ácaros, otros constantes, como Gastropoda y Formicidae; y otros ocasionales, como Pseudoscorpionida y Blattodea.

En la selva los Oligochaeta y Pseudoscorpionida se presentaron sólo con *Ficus yoponensis* en la abertura pequeña, en tanto que, en la abertura grande encontramos a Araneae, Collembola, Diplopoda y Diptera. *Nectandra ambigens* en sus dos aberturas compartió 13 grupos y 2 se localizaron sólo en la abertura grande: Blattodea y Vespidae. En el ambiente de vegetación secundaria los grupos asociados a la fracción foliar de *F. yoponensis* en ambas aberturas de malla fueron muy parecidos sólo hubo tres órdenes que no compartieron: Oligochaeta, Lepidoptera y Formicidae y que se presentaron en la abertura grande; lo mismo sucedió con *N. ambigens* en este ambiente y los grupos que no compartieron fueron Dermaptera y Vespidae, los cuales

también se presentaron en la abertura grande.

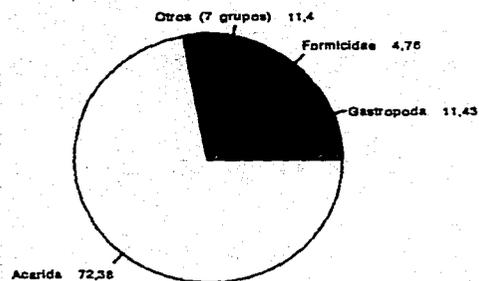
Los ácaros constituyen el mayor porcentaje de la comunidad desintegradora: de 61.6 a 72.4% en la selva y de 48.9 a 59.4 % en el ambiente de vegetación secundaria (Figs. 4 y 5). En la selva los grupos más abundantes además de los ácaros fueron: Gastropoda 15.1 %, Formicidae 9.9%, Coleoptera 6.9% y Chilopoda 3.8% (se presentan los valores más altos no importando el tratamiento). En el ambiente de vegetación secundaria disminuye el porcentaje de los ácaros y aumenta el número de grupos mejor representados: Gastropoda 16.6%, Formicidae 13.1%, Diptera 12.3%, Diplopoda 6.5%, Isopoda 6.5% y Coleoptera 5.5%. Así, los grupos que se comparten en ambos ambientes por orden decreciente de porcentaje son: Acarida, Gastropoda, Formicidae y Coleoptera. Respecto a los grupos que se conjuntaron para formar la categoría de otros, en el ambiente de selva se encontraron más grupos con un porcentaje < 2 (Fig. 4) en comparación con el ambiente de vegetación secundaria (Fig. 5).

Tabla 6. Abundancia total de los diferentes grupos de fauna asociados a la hojarasca de *Ficus yoponenis* y *Nectandra ambigens* en los 8 tratamientos colectados a lo largo de todo el experimento de descomposición.

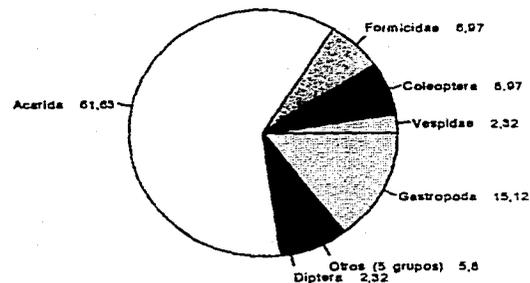
Grupo	VEGETACION SECUNDARIA				SELVA			
	<i>Nectandra</i>		<i>Ficus</i>		<i>Nectandra</i>		<i>Ficus</i>	
	6*	1	6	1	6	1	6	1
	VSN6	VSN1	VSF6	VSF1	SN6	SN1	SF6	SF1
Collembola	3	6	1	1	4	4	1	0
Araneae	6	8	3	3	5	1	1	0
Coleoptera	13	11	3	3	12	7	6	2
Diplopoda	11	9	6	4	3	1	1	0
Acarida	123	181	47	30	135	125	53	76
Gastropoda	13	15	16	8	15	11	13	12
Diptera	29	25	5	2	4	3	2	0
Isopoda	0	0	4	4	1	1	0	0
Chilopoda	6	6	3	1	7	7	1	2
Formicidae	24	40	4	5	10	18	6	5
Lepidoptera	4	1	2	0	0	0	1	2
Oligochaeta	0	0	1	0	1	1	0	2
Vespidae	1	0	1	0	1	0	2	1
Homoptera	1	2	0	0	0	0	0	0
Hemiptera	1	1	0	0	3	2	0	0
Dermaptera	1	0	0	0	0	0	0	0
Acrididae	0	0	0	0	0	0	0	2
Pseudoscorpionida	0	0	0	0	0	0	0	1
Grillidae	0	0	0	0	1	1	0	0
Blattodea	0	0	0	0	2	0	0	0

* El número denota la abertura de la malla en mm.

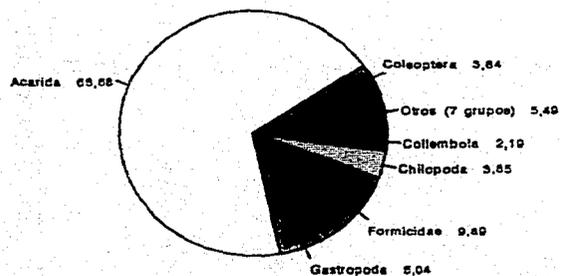
Figura 4. Densidad (%) de cada grupo de la fauna del suelo en hojas de *F. yoponensis* y *N. ambigens* en función de la abertura de malla en el ambiente de selva.



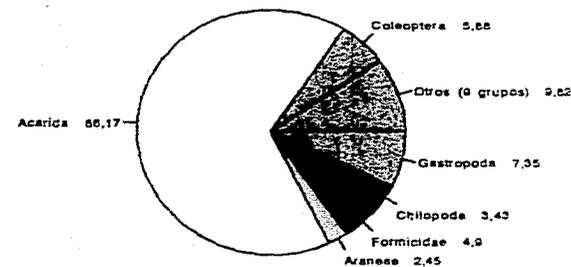
Ficus yoponensis en abertura de malla de 1 mm.



Ficus yoponensis en abertura de malla de 6 mm.



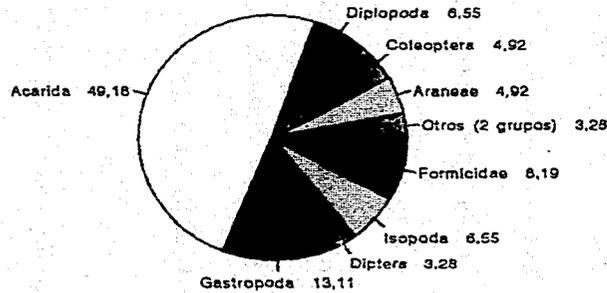
Nectandra ambigens en abertura de malla de 1 mm.



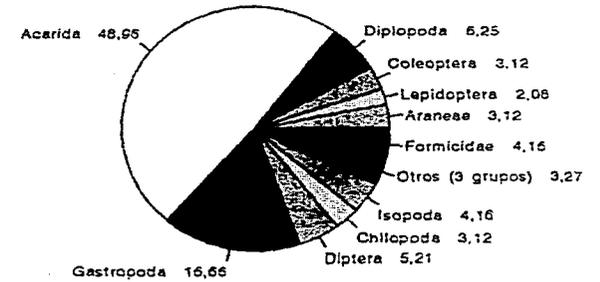
Nectandra ambigens en abertura de malla de 6 mm.

Los grupos con un porcentaje < 2 fueron agrupados en la categoría de Otros.

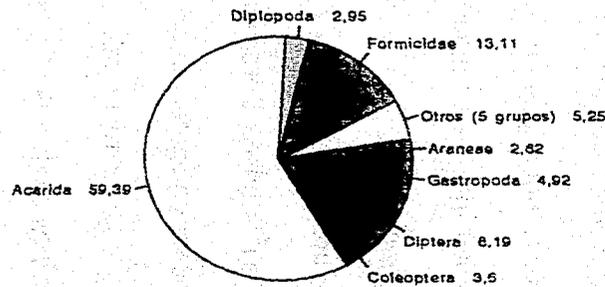
Figura 5. Densidad (%) de cada grupo de la fauna del suelo en hojas de *F. yoponensis* y *N. ambigens* en función de la abertura de malla en el ambiente de vegetación secundaria.



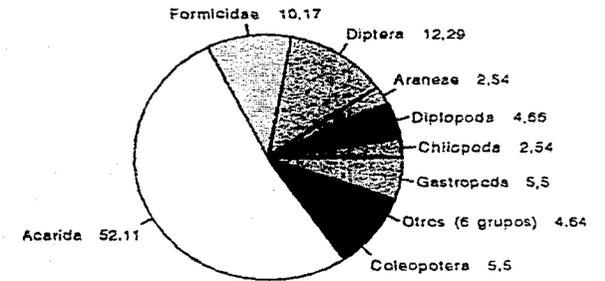
Ficus yoponensis en abertura de malla de 1 mm.



Ficus yoponensis en abertura de malla de 6 mm.



Nectandra ambigens en abertura de malla de 1 mm.



Nectandra ambigens en abertura de malla de 6 mm.

Los grupos con un porcentaje < 2 fueron agrupados en la categoría de Otros.

3) Riqueza taxonómica y diversidad

En la figura 6 se muestra la riqueza taxonómica, el patrón de estos resultados es que la abertura de malla de 6 mm sí facilitó la entrada de un número mayor de grupos a las bolsas. La hojarasca de *Nectandra ambigens* con la abertura de 6mm para ambos ambientes fue la que presentó el mayor número de grupos, 15 en selva y 14 en vegetación secundaria, en orden decreciente sigue la misma especie con la abertura de 1 mm con 13 y 12 grupos respectivamente, en tanto que, *Ficus yoponensis* con la abertura de 6 mm presentó 11 grupos en selva y 13 en vegetación secundaria y, la menor riqueza se encontró en la hojarasca de esta especie con la abertura de 1 mm con 10 grupos en cada ambiente. Respecto a la abundancia total de la fauna, ésta fue mayor en las hojas de *N. ambigens* en comparación con *F. yoponensis* sin importar la abertura de la malla (Fig. 7). La mayor densidad correspondió a *N. ambigens* en el ambiente de vegetación secundaria en la abertura de malla de 1 mm y, la menor a *F. yoponensis* en el mismo ambiente y con la misma abertura de las bolsas de malla. Es importante hacer notar que en las hojas de *N. ambigens* se duplicó y en algunos tratamientos se triplicó la cantidad de organismos presentes en comparación con las hojas de *F. yoponensis*.

Para la comparación de la composición de grupos entre tratamientos se utilizó el índice de similitud de Sørensen (IS; tabla 7). En la comparación general entre ambientes (selva y vegetación secundaria) el $IS = 0.823$. En el ambiente de selva la similitud más baja correspondió a las aberturas de 1 mm de *Ficus yoponensis* y *Nectandra ambigens* ($IS = 0.52$), la más alta a *N. ambigens* en sus dos aberturas (1 y

Figura 6. Riqueza taxonómica de la fauna asociada a las hojas en descomposición de los 8 tratamientos en la selva de Los Tuxtlas, Ver., México. Simbología según tabla 4.

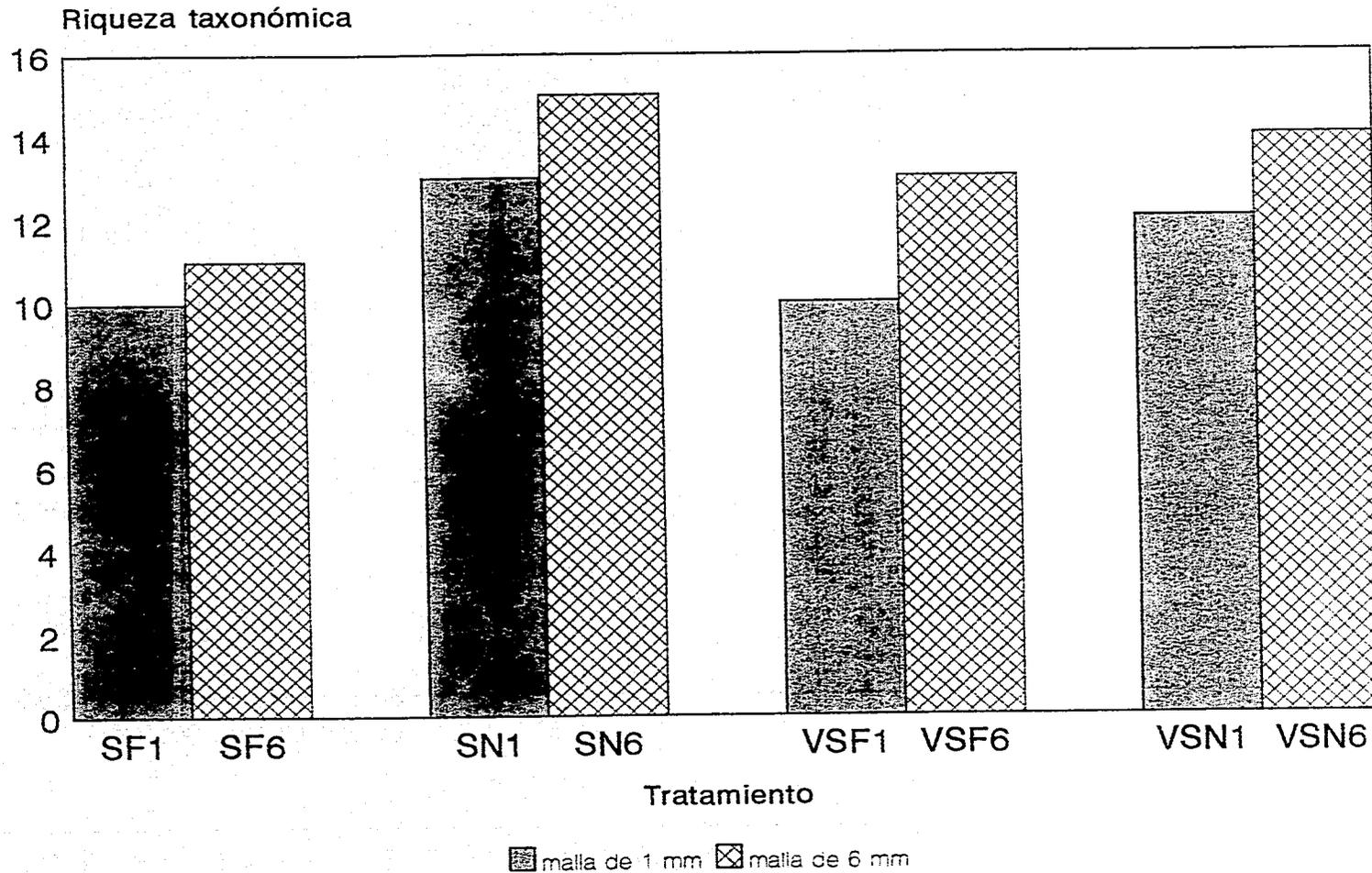


Figura 7. Abundancia total de la fauna asociada a las hojas en descomposición en los 8 tratamientos en la selva de Los Tuxtlas, Ver., México. Simbología según tabla 4.

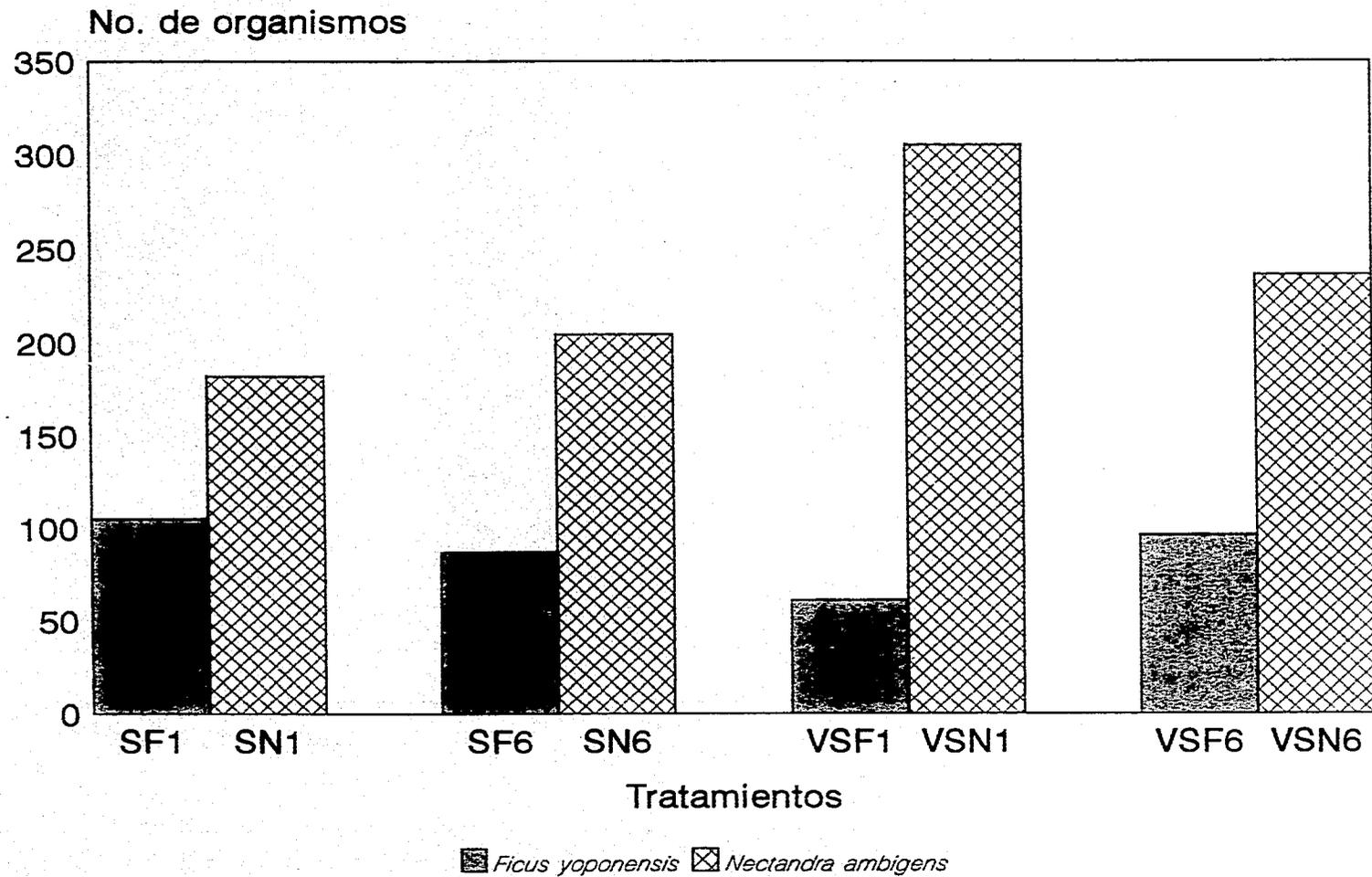


Tabla 7. Índice de similitud de Sørensen para la fauna en los diferentes ambientes y tratamientos. Simbología según la tabla 4.

	SF1	SF6	SN1	SN6	VSF1	VSF6	VSN1	VSN6
SF1	1							
SF6	0.66	1						
SN1	0.52	0.69	1					
SN6	0.56	0.77	0.93	1				
VSF1	0.5	0.8	0.87	0.8	1			
VSF6	0.69	0.87	0.84	0.85	0.87	1		
VSN1	0.54	0.82	0.8	0.74	0.82	0.8	1	
VSN6	0.58	0.83	0.74	0.75	0.75	0.81	0.92	1

6 mm; $IS = 0.93$). El índice de similitud de la fauna asociada a *F. yoponensis* y *N. ambigens* en el ambiente de selva sin importar la abertura de malla fue de 0.758.

En el ambiente de vegetación secundaria los grupos asociados a la fracción foliar de *N. ambigens* en ambas aberturas de malla vuelven a presentar el valor de similitud más alto ($IS = 0.92$) y, el menor corresponde a *F. yoponensis* con abertura de malla de 1 mm y a *N. ambigens* con abertura de 6 mm (0.75). Por lo que respecta a la comparación de la fauna asociada a *N. ambigens* y *F. yoponensis*, sin tomar en cuenta la abertura de la malla, el índice fue de 0.8148.

En la comparación de los diferentes tratamientos entre ambientes el valor más bajo corresponde a la abertura de 1 mm de *F. yoponensis* ($IS = 0.5$) y, los más altos a la misma especie pero con la abertura de 6 mm ($IS = 0.87$) y, a *N. ambigens* y *F. yoponensis* con la abertura de 1 mm.

El índice de diversidad de Shannon-Wiener para la fauna se muestra en la figura 8 y se observa que el ambiente de vegetación secundaria es más diverso que la selva. Sin embargo, en el ambiente de vegetación secundaria las hojas de *Ficus yoponensis* fueron las que presentaron los valores más altos, en tanto que, en la selva los valores de diversidad de los 4 tratamientos fueron muy parecidos. En la tabla número 8 se muestran los valores de la prueba de t para la diversidad entre tratamientos. Las comparaciones dentro del ambiente de selva resultaron efectivamente no significativas ($p > 0.05$) y, en la vegetación secundaria sólo *Nectandra ambigens* en abertura de 1 mm y *F. yoponensis* en malla de 6 mm presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$). De las 16 comparaciones entre tratamientos de ambientes distintos 9

Figura 8. Índice de diversidad para la fauna asociada a las hojas en descomposición en los 8 tratamientos en la selva de Los Tuxtlas, Ver., México. Simbología según tabla 4.

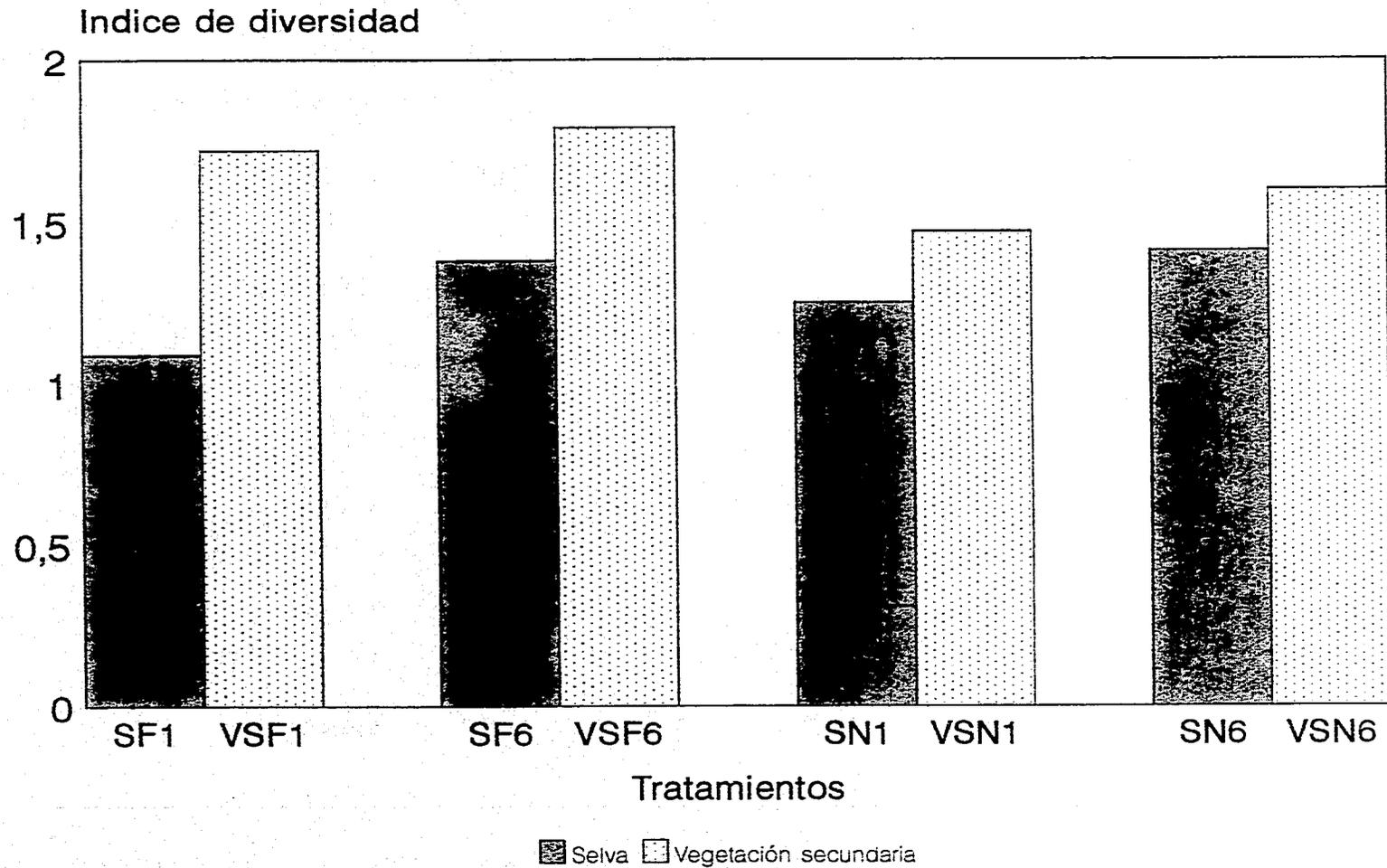


Tabla 8. Valores de t al comparar la diversidad taxonómica entre tratamientos.
 Simbología según la tabla 4. Los grados de libertad se encuentran entre paréntesis. * P<0.05,
 ** P<0.01, *** P<0.001

	VSN6	VSN1	VSF6	VSF1	SN6	SN1	SF6
VSN1	1.13 (514)						
VSF6	1.27 (177)	2.15 * (164)					
VSF1	0.75 (103)	1.53 (95)	0.35 (140)				
SN6	1.38 (399)	0.46 (390)	2.28 * (221)	1.73 (131)			
SN1	2.62 ** (364)	1.74 (352)	3.26 ** (217)	2.65 ** (131)	1.105 (385)		
SF6	1.32 (150)	0.56 (139)	2.15 * (180)	1.68 (141)	0.16 (188)	0.77 (186)	
SF1	3.25 ** (186)	2.52 * (173)	3.79 *** (201)	3.22 ** (147)	1.91 (230)	0.94 (226)	1.52 (188)

resultaron diferentes significativamente. *F. yoponensis* con abertura de 1 mm en selva fue diferente de los 4 tratamientos de vegetación secundaria ($p < 0.05$). *N. ambigens* con abertura de 1 mm en selva fue diferente con 3 de los 4 tratamientos del ambiente de vegetación secundaria ($p < 0.01$), la excepción fue *N. ambigens* con abertura de 1 mm ($p > 0.05$). Finalmente *F. yoponensis* con abertura de 6 mm en el ambiente de vegetación secundaria fue diferente de *N. ambigens* y *F. yoponensis* en selva y con abertura de 6 mm ambas.

Con estos resultados se efectuó un análisis de componentes principales para ver si efectivamente los organismos tenían alguna preferencia por alguno de los dos tipos de fracción foliar. Se encontró que sobre el eje 1 (el cual explica el 95% de la varianza) la fauna se distribuyó de acuerdo a su "preferencia" por las hojas de las especies, ya que por un lado están los asociados a la fracción foliar de *N. ambigens* y por otro a los que prefieren a las de *F. yoponensis* (Fig. 9). Por lo que respecta al eje 2 que explica el 4% de la varianza, la colocación se hace con base al ambiente (selva y vegetación secundaria).

4) Variación temporal. En cuanto a la variación temporal de la fauna en la fracción foliar para cada uno de los tratamientos en el ambiente de selva (Figs. 10-13), se tiene un aumento considerable a los 40 días en las hojas de *Ficus yoponensis* en ambas aberturas de malla, resaltando el grupo de los ácaros. En cambio la variación de la fauna en este ambiente para las hojas de *Nectandra ambigens* presenta dos momentos

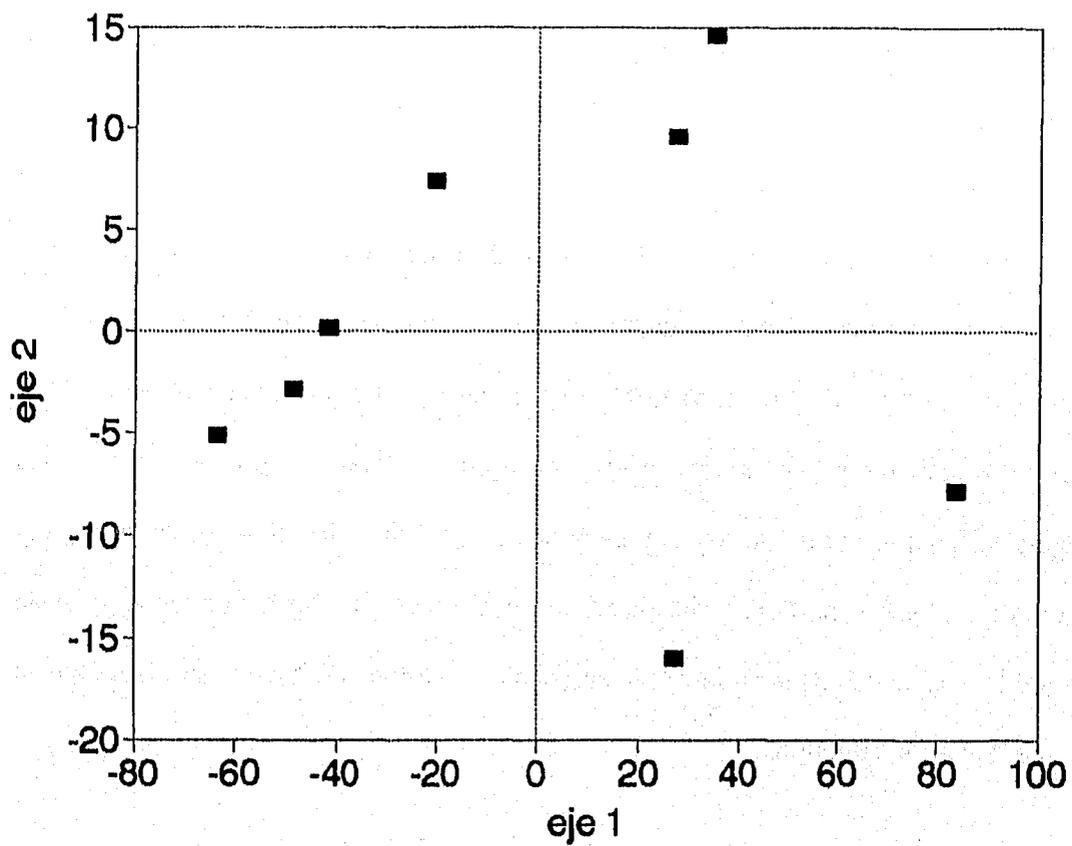


Figura 9. Análisis de componentes principales para los 8 tratamientos de descomposición con los datos registrados en la tabla 6. El eje 1 explica el 95 % de la varianza. Simbología según tabla 4.

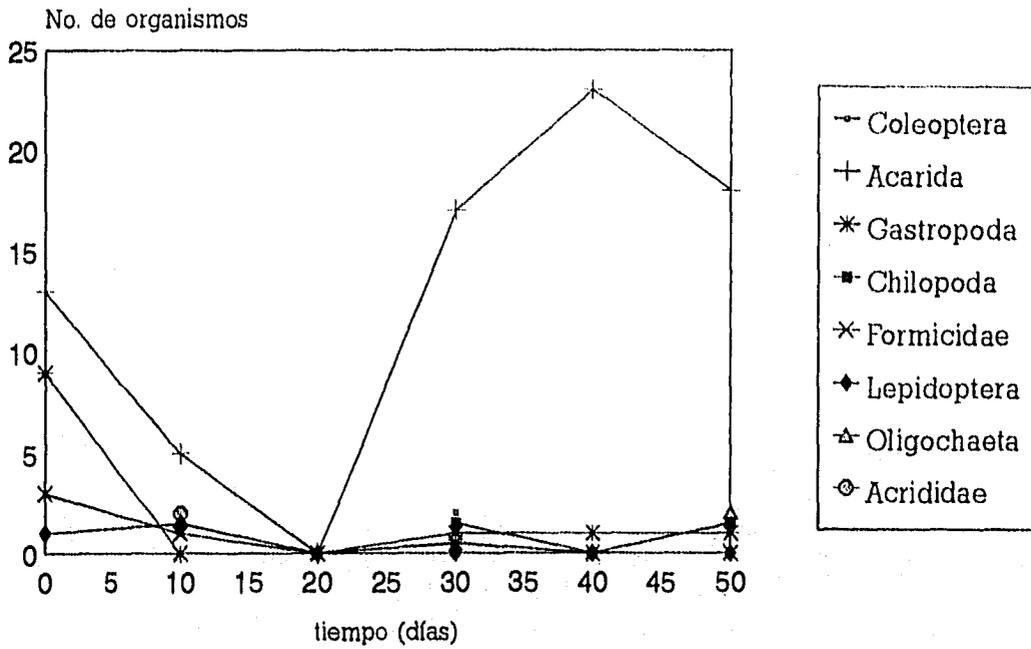


Figura 10. Variación temporal de la fauna en las hojas en descomposición de *F. yoponensis* en el ambiente de selva con una abertura de malla de 1 mm. Los grupos con densidades < 2 no se presentan.

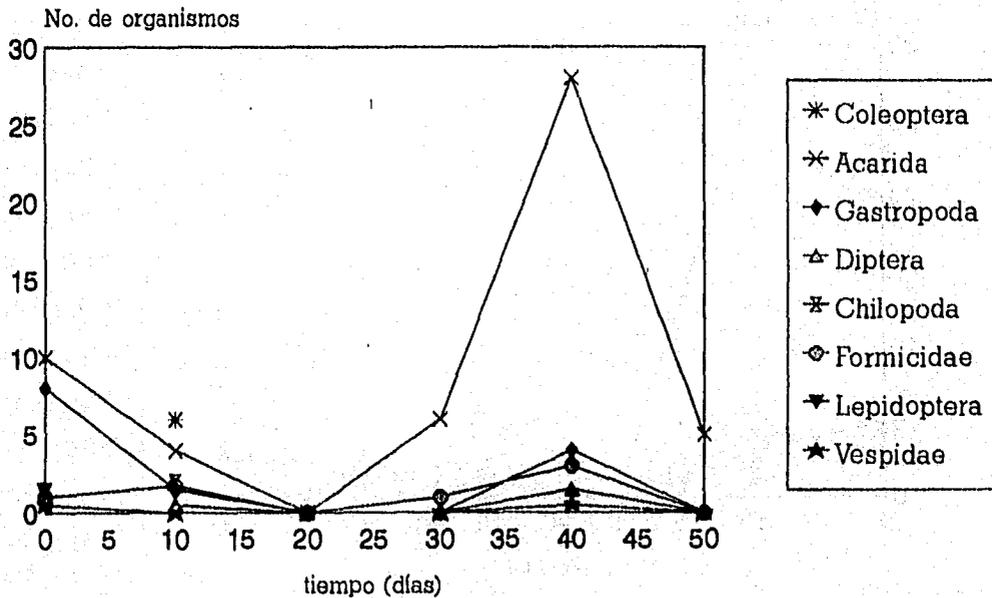


Figura 11. Variación temporal de la fauna en las hojas en descomposición de *F. yoponensis* en el ambiente de selva con una abertura de malla de 6 mm. Los grupos con densidades < 2 no se presentan.

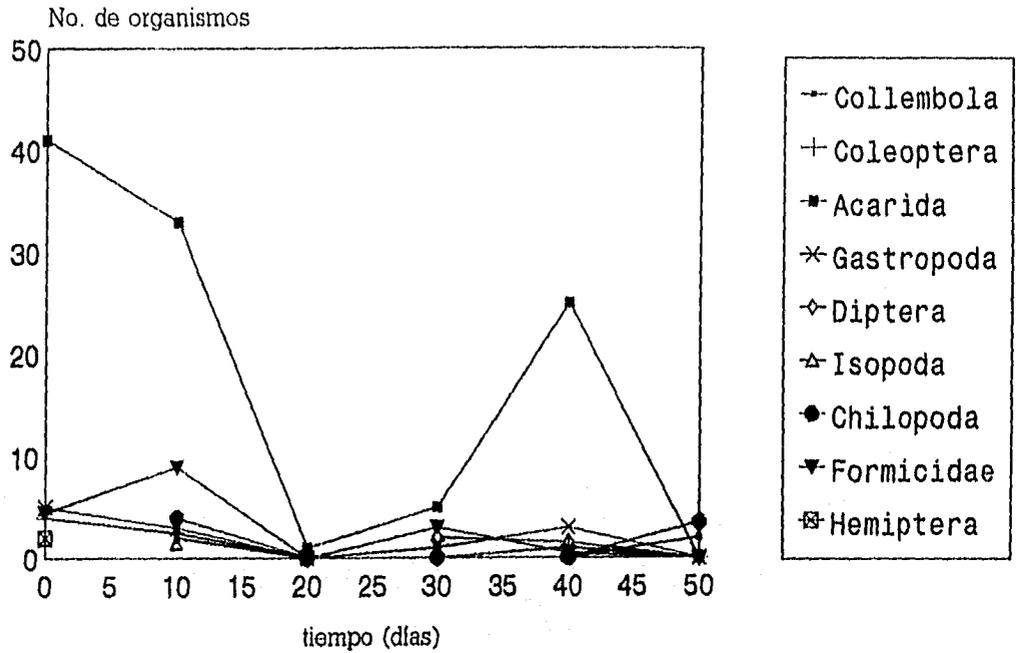


Figura 12. Variación temporal de la fauna en las hojas en descomposición de *N. ambigens* en el ambiente de selva con una abertura de malla de 1 mm. Los grupos con densidades < 2 no se presentan.

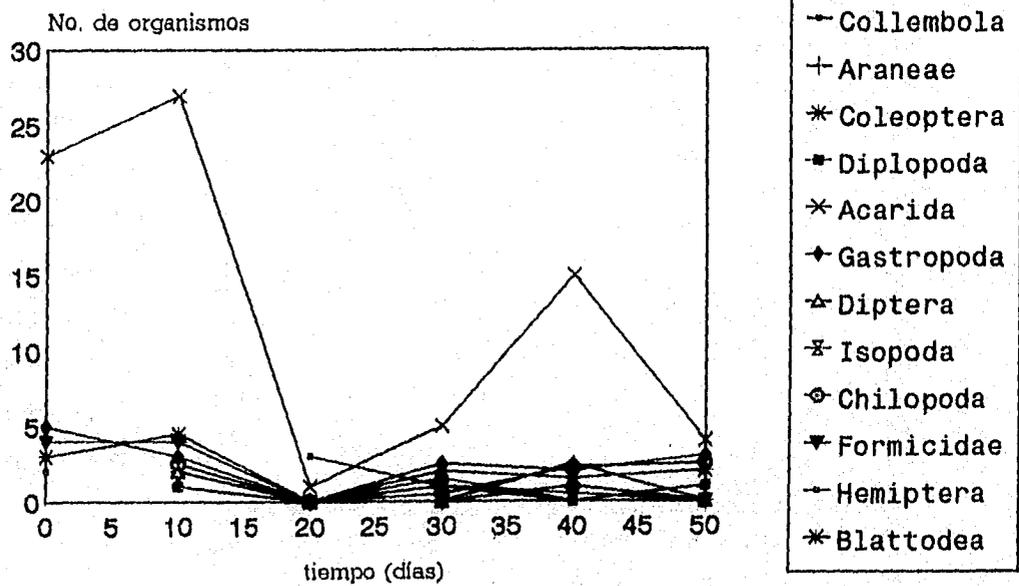


Figura 13. Variación temporal de la fauna en las hojas en descomposición de *N. ambigens* en el ambiente de selva con una abertura de malla de 6 mm. Los grupos con densidades < 2 no se presentan.

importantes a los 10 y 40 días, además de que hay grupos que permanecieron con pocos cambios en sus densidades a lo largo del experimento (p. ej.: Formicidae y Gastropoda). En el ambiente de vegetación secundaria el contraste en la variación temporal de la fauna entre las hojas de *N. ambigens* y *F. yoponensis* es más evidente (Figs. 14-17); ya que mientras, *N. ambigens* presenta densidades altas de la fauna en la mayor parte del tiempo de duración del experimento con el pico más alto a los 30 días, en las hojas de *F. yoponensis* con abertura de 1 mm presentó unos cuantos individuos en el día 40 y ni siquiera los ácaros fueron un grupo abundante, en tanto que en la malla de 6 mm se registro un aumento a partir del los 30 días.

5) Redes tróficas. Finalmente se construyeron diagramas de la red alimenticia para la fauna a través del tiempo para los 8 tratamientos (Figs. 18-25), siguiendo los hábitos alimenticios de cada grupo y, en donde hay tres niveles de consumidores. El primero de ellos corresponde a los grupos que hacen uso directo de la hojarasca, el segundo esta conformado por los que hacen un uso indirecto de las hojas a través del consumo de bacterias y hongos y, en el tercer nivel están los carnívoros. Se encontró que las hojas de *Ficus yoponensis* para los primeros 10 días en el ambiente de selva con la abertura de malla de 1 mm habían perdido el 32% del peso seco original (ver Fig. 2), encontrándose sobre ellas 7 organismos de 3 grupos taxonómicos distintos pertenecientes a los niveles tróficos 2 y 3 (Fig. 18); en tanto que la fracción foliar de *N. ambigens*, para el mismo tiempo y ambiente había perdido solamente el 8% del peso seco original (ver Fig. 2). Sin embargo, el número de individuos registrados fue

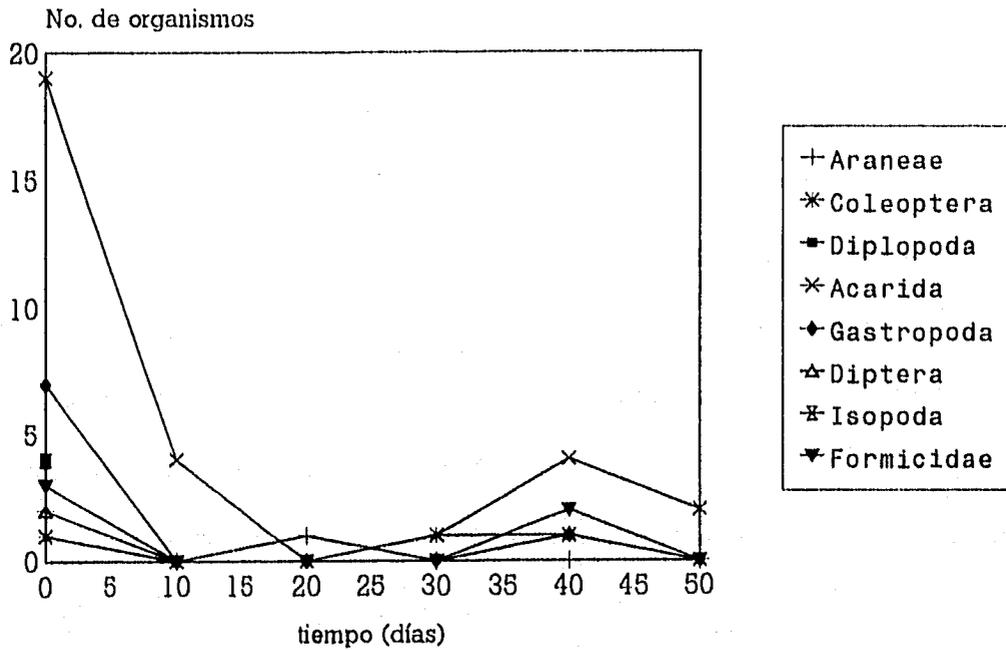


Figura 14. Variación temporal de la fauna en las hojas en descomposición de *F. yoponensis* en el ambiente de vegetación secundaria con una abertura de malla de 1 mm. Los grupos con densidades < 2 no se presentan.

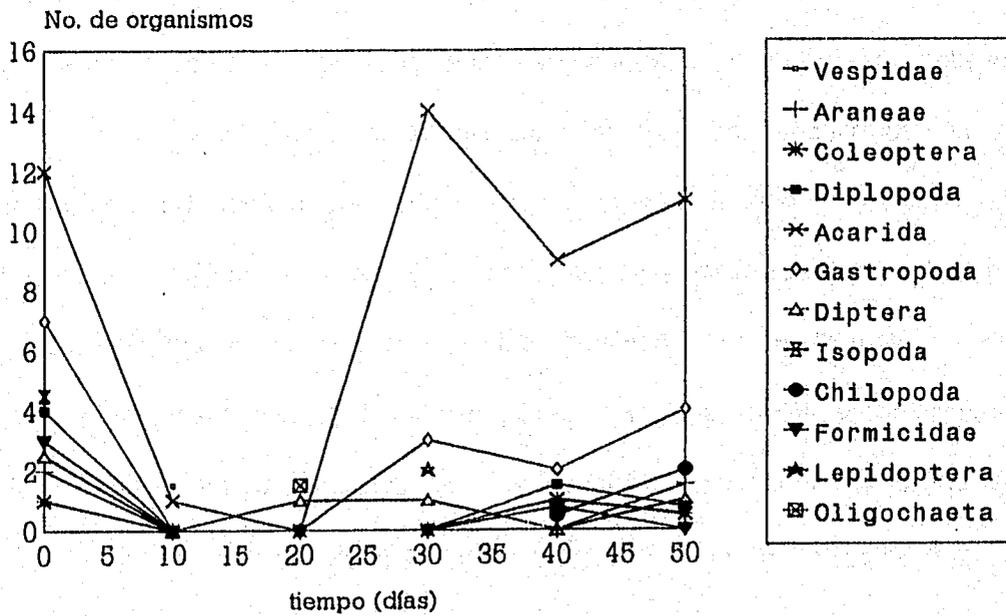


Figura 15. Variación temporal de la fauna en las hojas en descomposición de *F. yoponensis* en el ambiente de vegetación secundaria con una abertura de malla de 6 mm. Los grupos con densidades < 2 no se presentan.

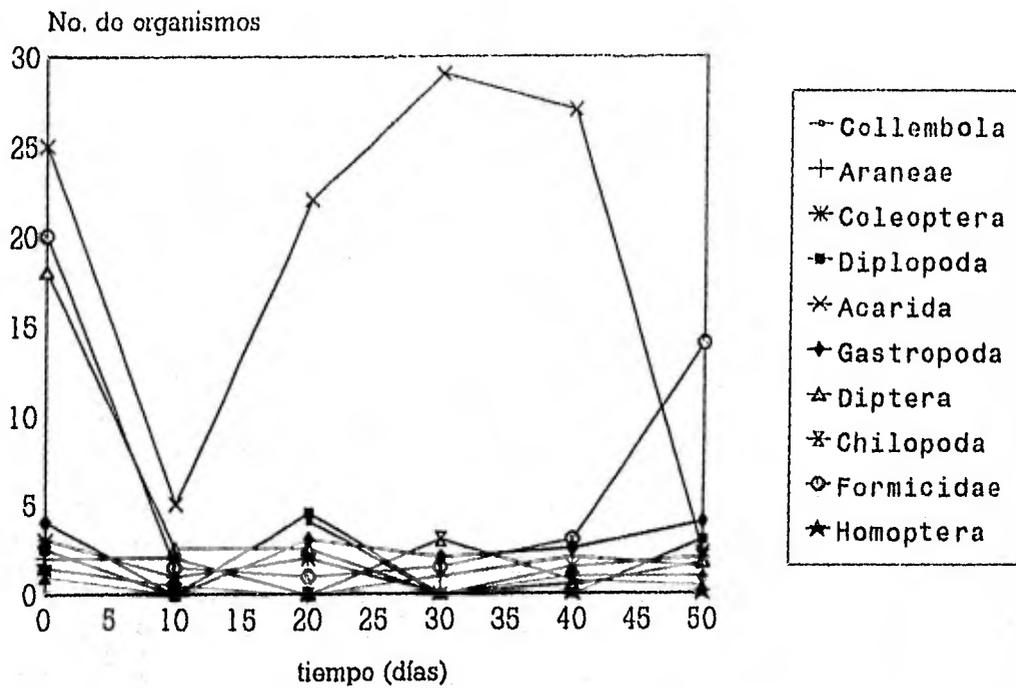


Figura 16. Variación temporal de la fauna en las hojas en descomposición de *N. ambigens* en el ambiente de vegetación secundaria con una abertura de malla de 1 mm. Los grupos con densidades < 2 no se presentan.

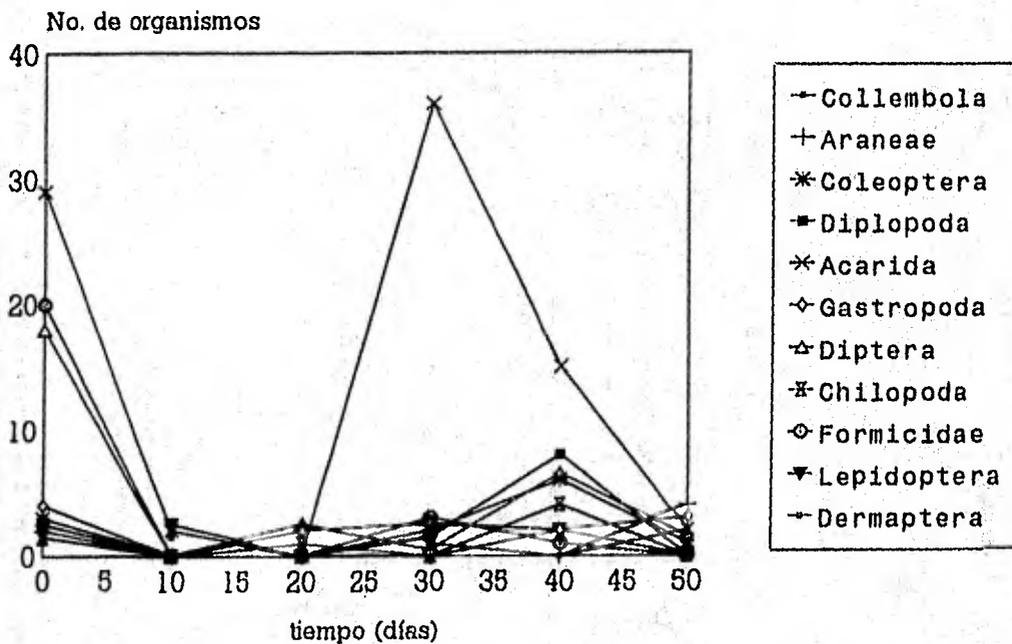


Figura 17. Variación temporal de la fauna en las hojas en descomposición de *N. ambigens* en el ambiente de vegetación secundaria en abertura de malla de 6 mm. Los grupos con densidades < 2 no se presentan.

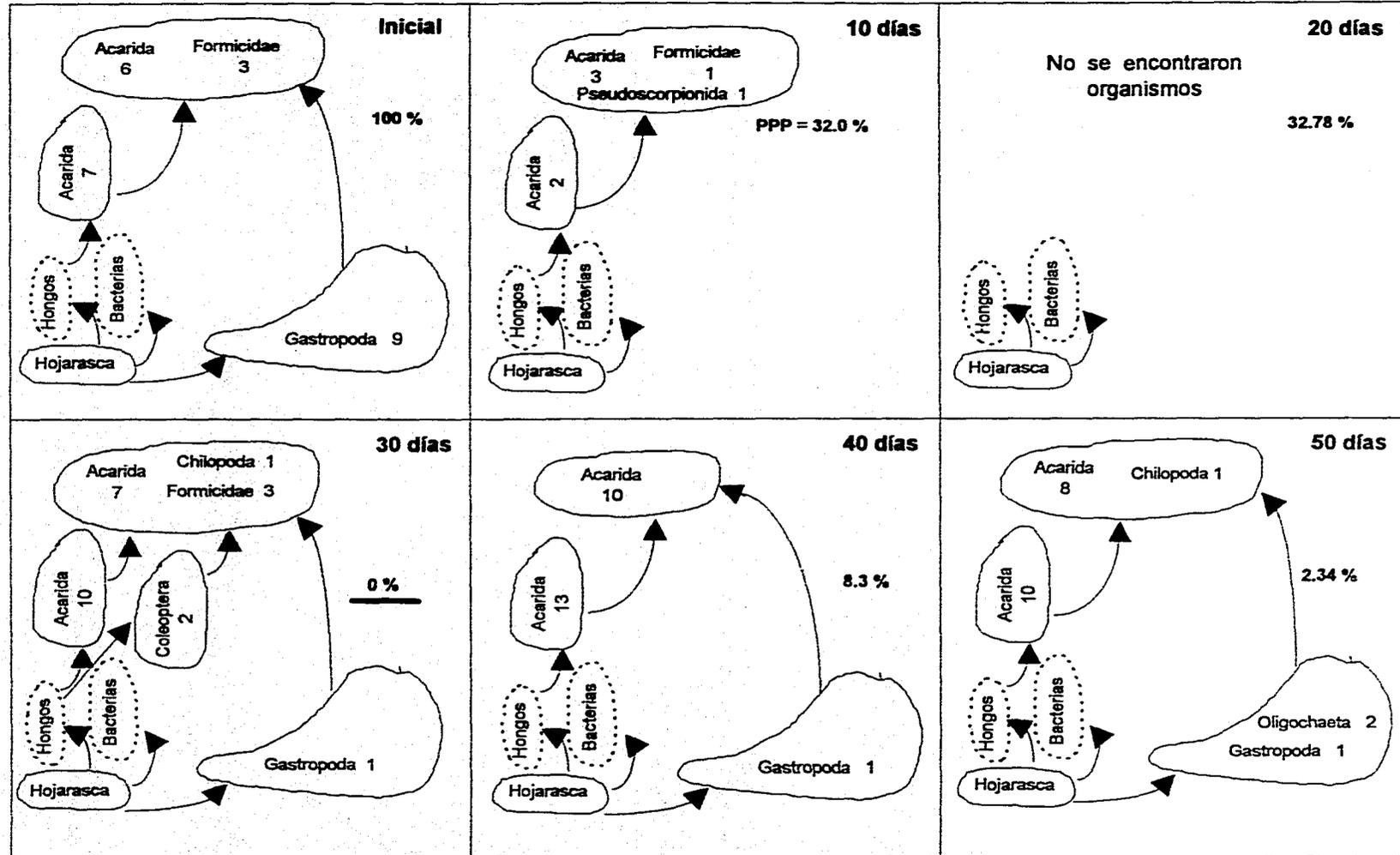


Figura 18. Red trófica a través del tiempo correspondiente a *Ficus voponensis* con abertura de malla de 1 mm en el ambiente de selva. PPP = porcentaje de peso perdido respecto al tiempo anterior. El número junto a los taxa corresponde a la cantidad de organismos registrados. Las flechas señalan la dirección del flujo de energía.

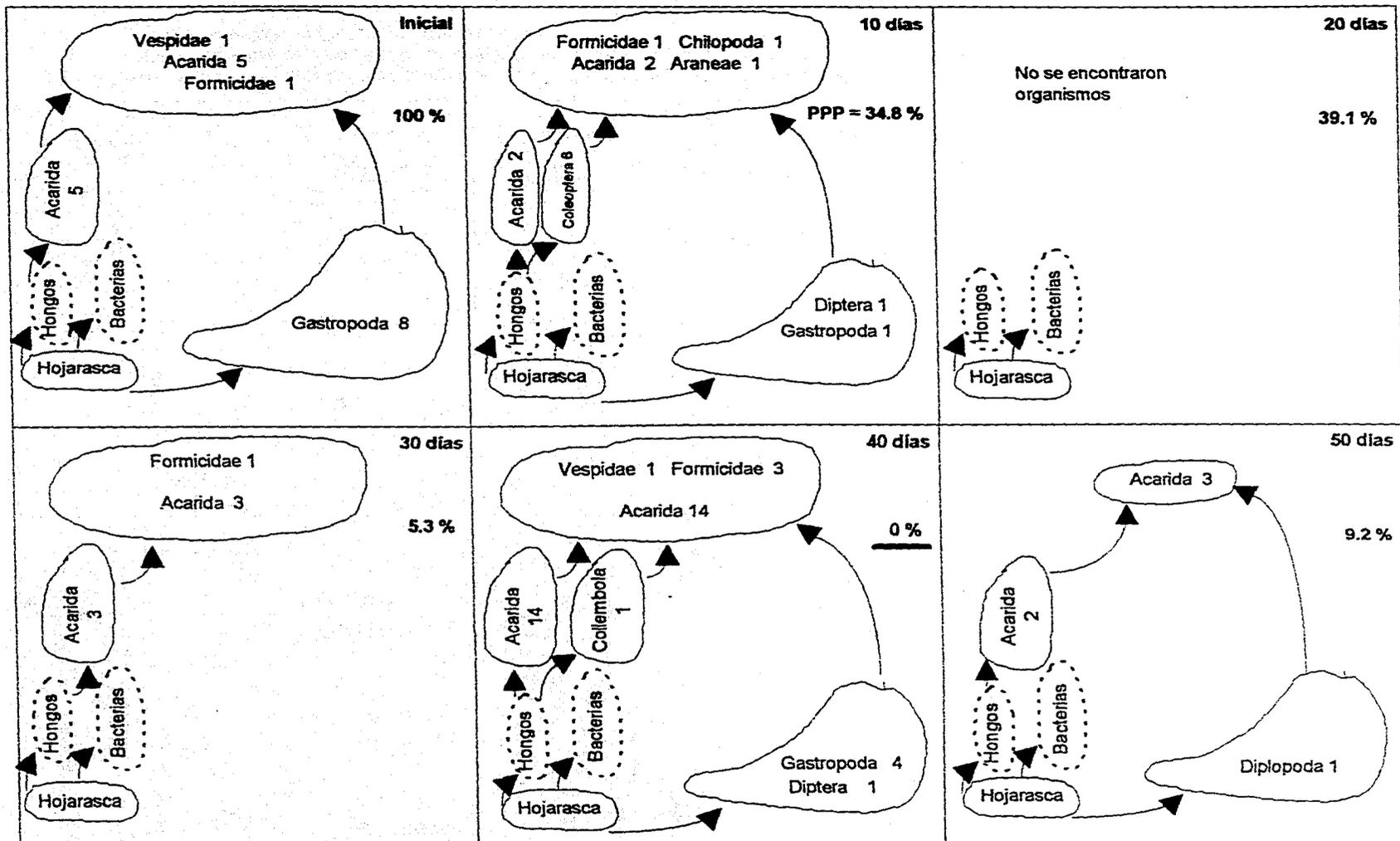


Figura 19. Red trófica a través del tiempo correspondiente a *Ficus voponensis* con abertura de malla de 6 mm en el ambiente de selva. PPP = porcentaje de peso perdido respecto al tiempo anterior. El número junto a los taxa corresponde a la cantidad de organismos registrados. Las flechas señalan la dirección del flujo de energía.

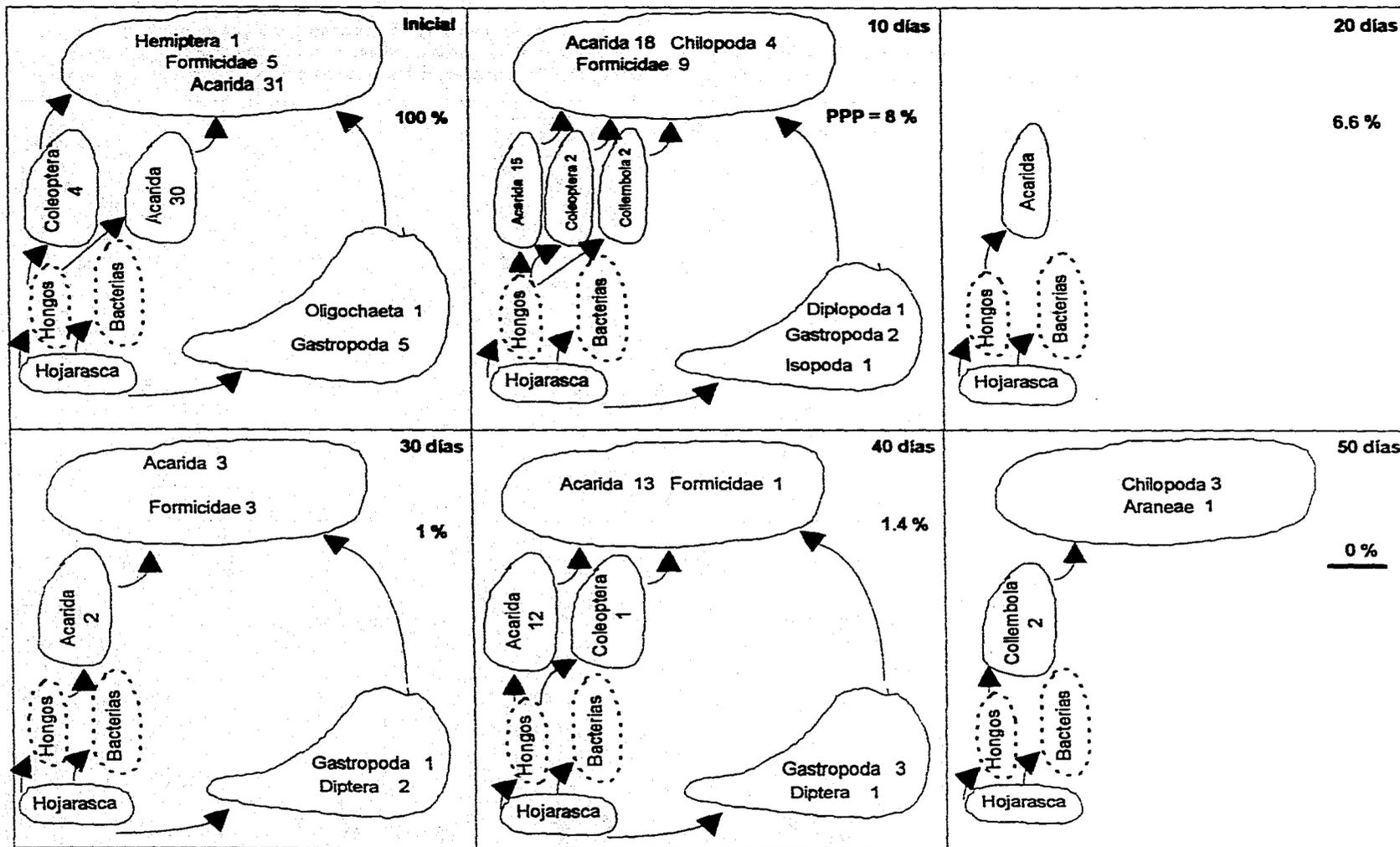


Figura 20. Red trófica a través del tiempo correspondiente a *Nectandra ambigens* con abertura de malla de 1 mm en el ambiente de selva.
 PPP = porcentaje de peso perdido respecto al tiempo anterior. El número junto a los taxa corresponde a la cantidad de organismos registrados.
 Las fechas señalan la dirección del flujo de energía.

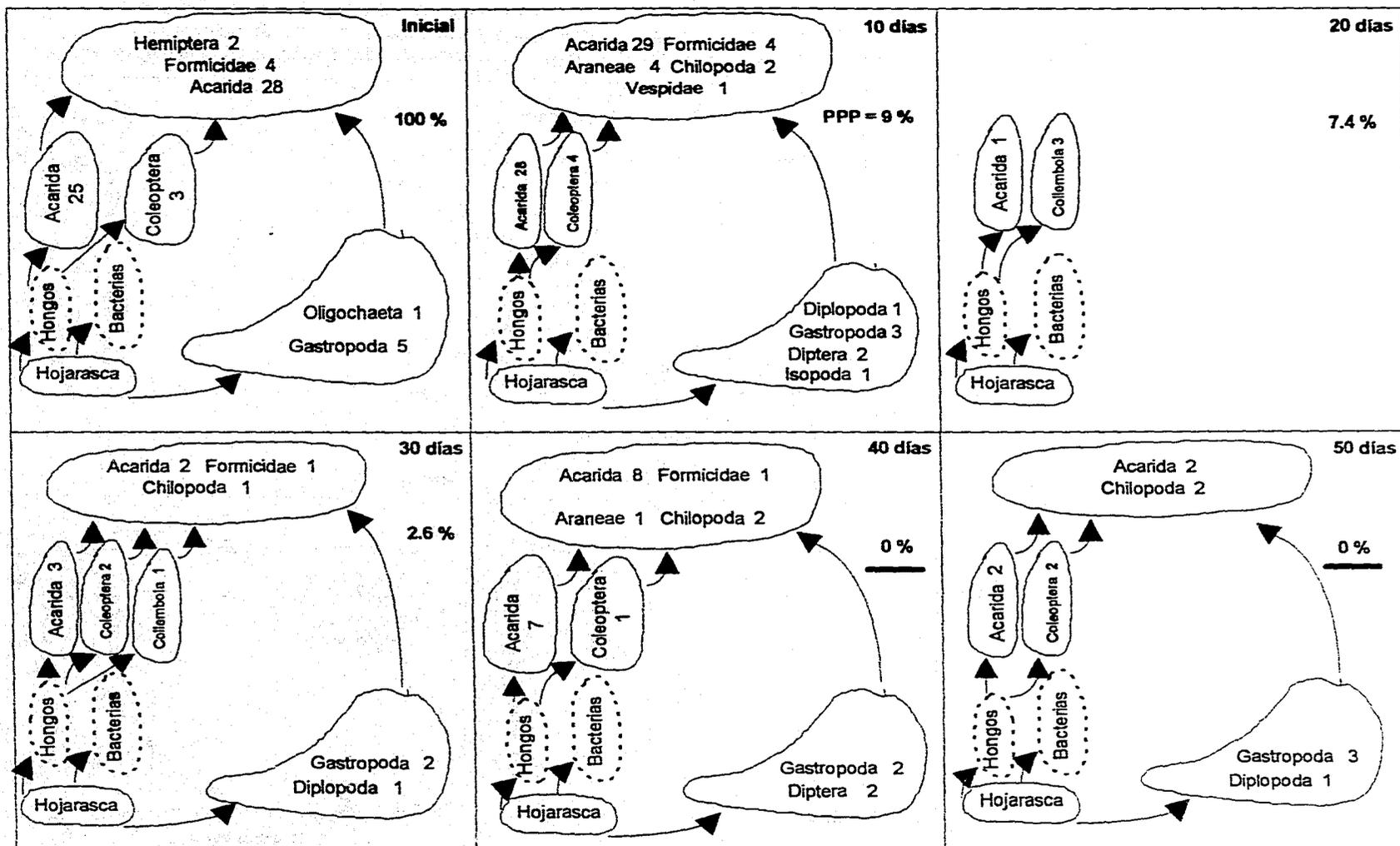


Figura 21. Red trófica a través del tiempo correspondiente a *Nectandra ambigens* con abertura de malla de 6 mm en el ambiente de selva. PPP = porcentaje de peso perdido respecto al tiempo anterior. El número junto a los taxa corresponde a la cantidad de organismos registrados. Las flechas señalan la dirección del flujo de energía.

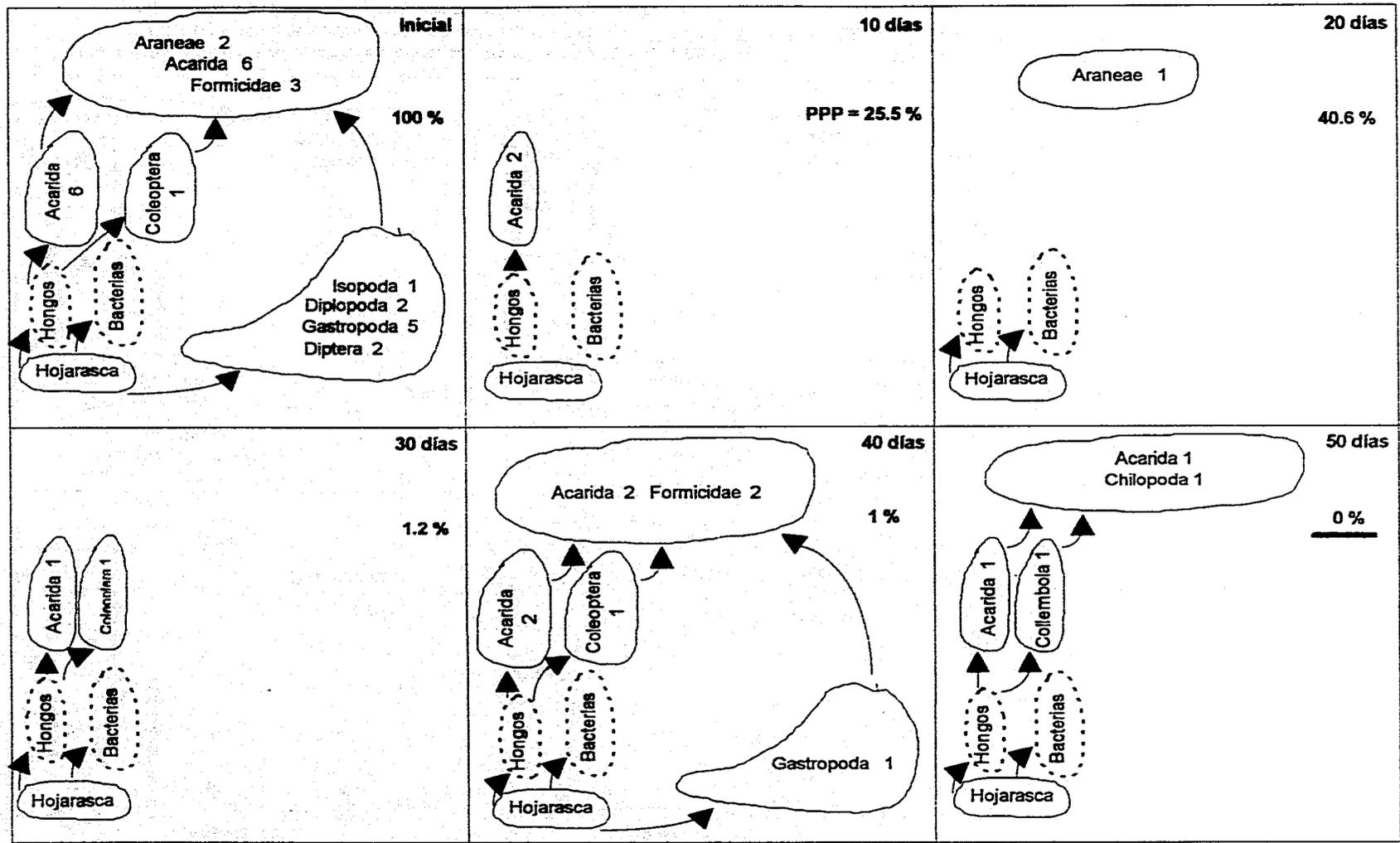


Figura 22. Red trófica a través del tiempo correspondiente a *Ficus voponensis* con abertura de malla de 1 mm en el ambiente de vegetación secundaria. PPP = porcentaje de peso perdido respecto al tiempo anterior. El número junto a los taxa corresponde a la cantidad de organismos registrados. Las flechas señalan la dirección del flujo de energía.

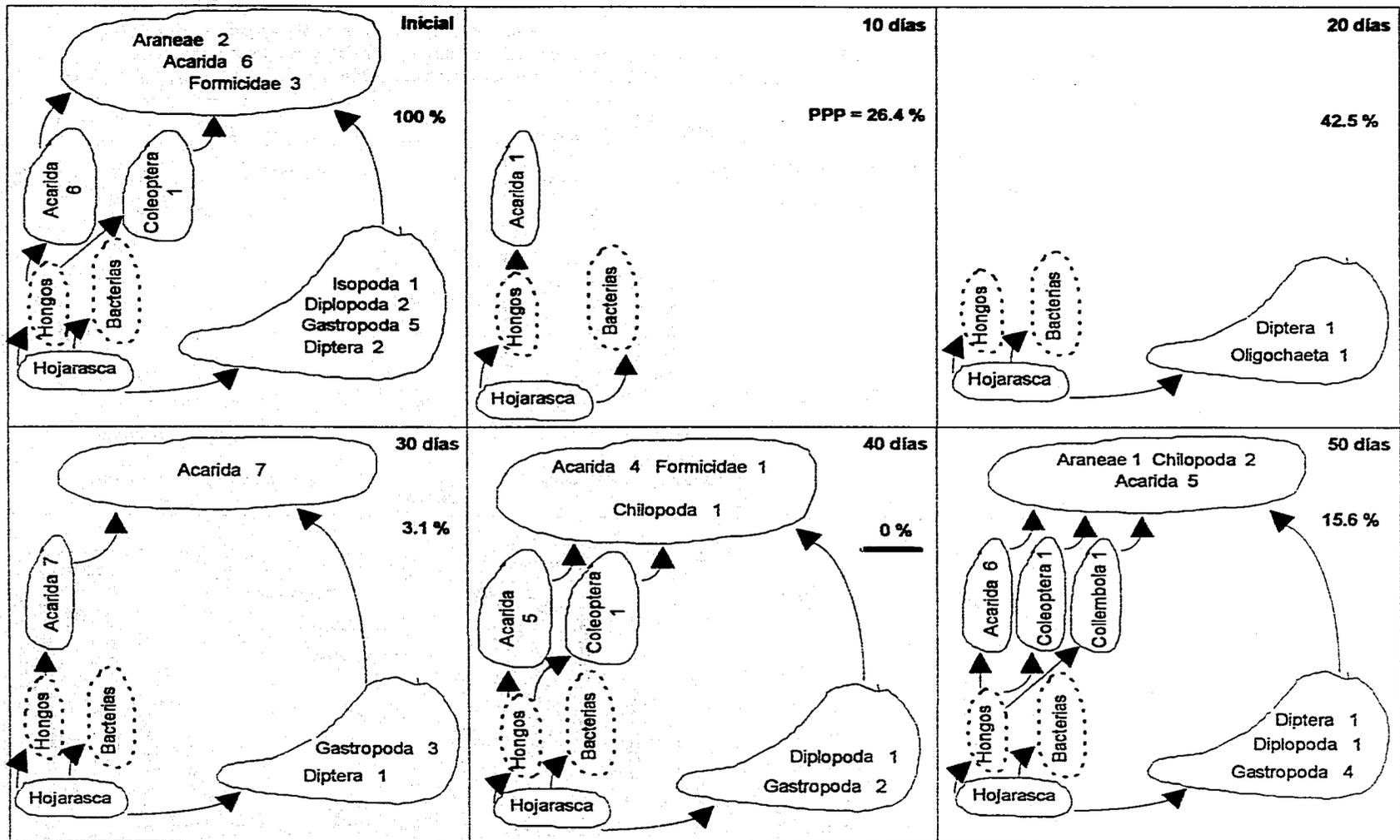


Figura 23. Red trófica a través del tiempo correspondiente a *Ficus voponensis* con abertura de malla de 6 mm en el ambiente de vegetación secundaria. PPP = porcentaje de peso perdido respecto al tiempo anterior. El número junto a los taxa corresponde a la cantidad de organismos registrados. Las fechas señalan la dirección del flujo de energía.

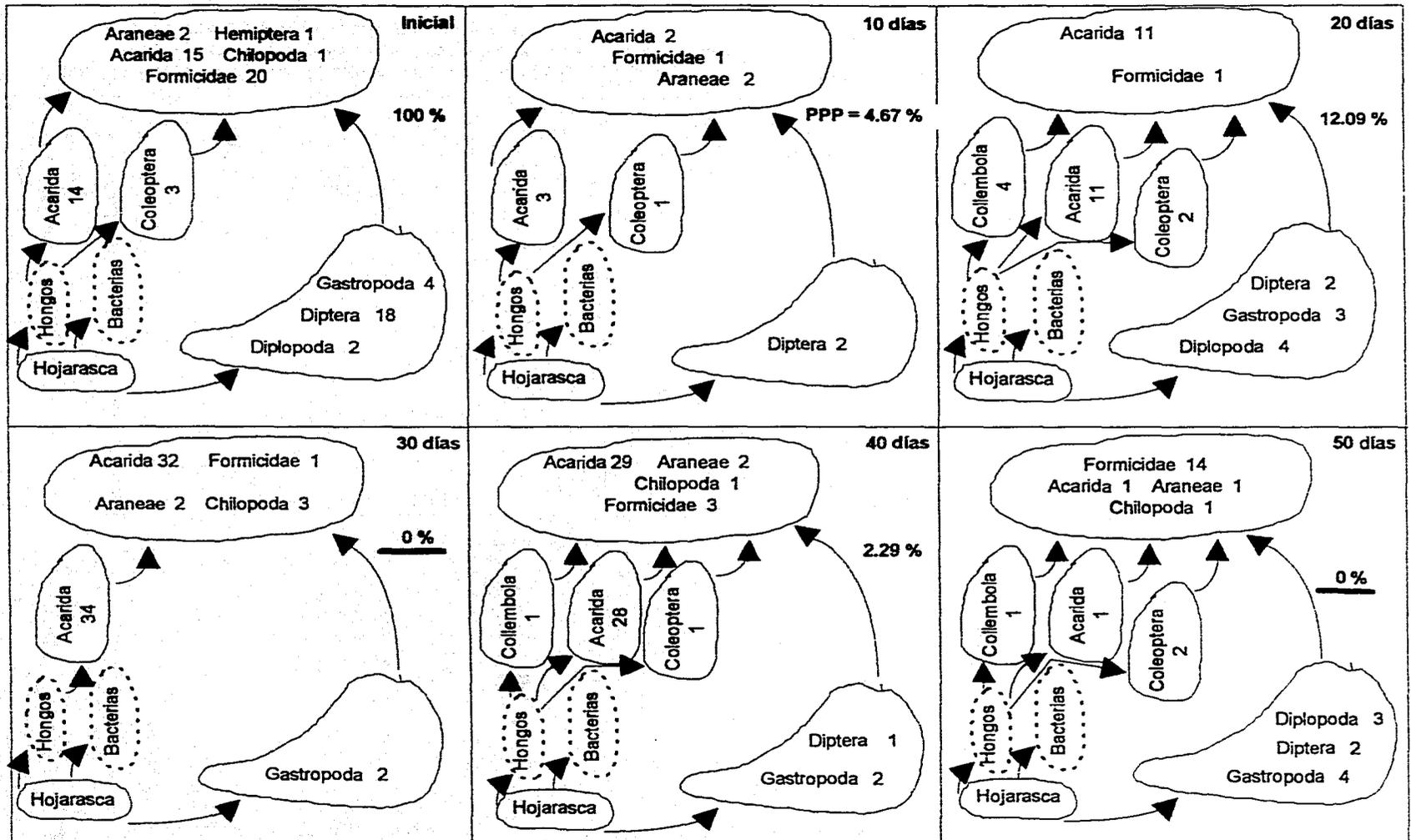


Figura 24. Red trófica a través del tiempo correspondiente a *Nectandra ambigens* con apertura de malla de 1 mm en el ambiente de vegetación secundaria. PPP = porcentaje de peso perdido respecto al tiempo anterior. El número junto a los taxa corresponde a la cantidad de organismos registrados. Las flechas señalan la dirección del flujo de energía.

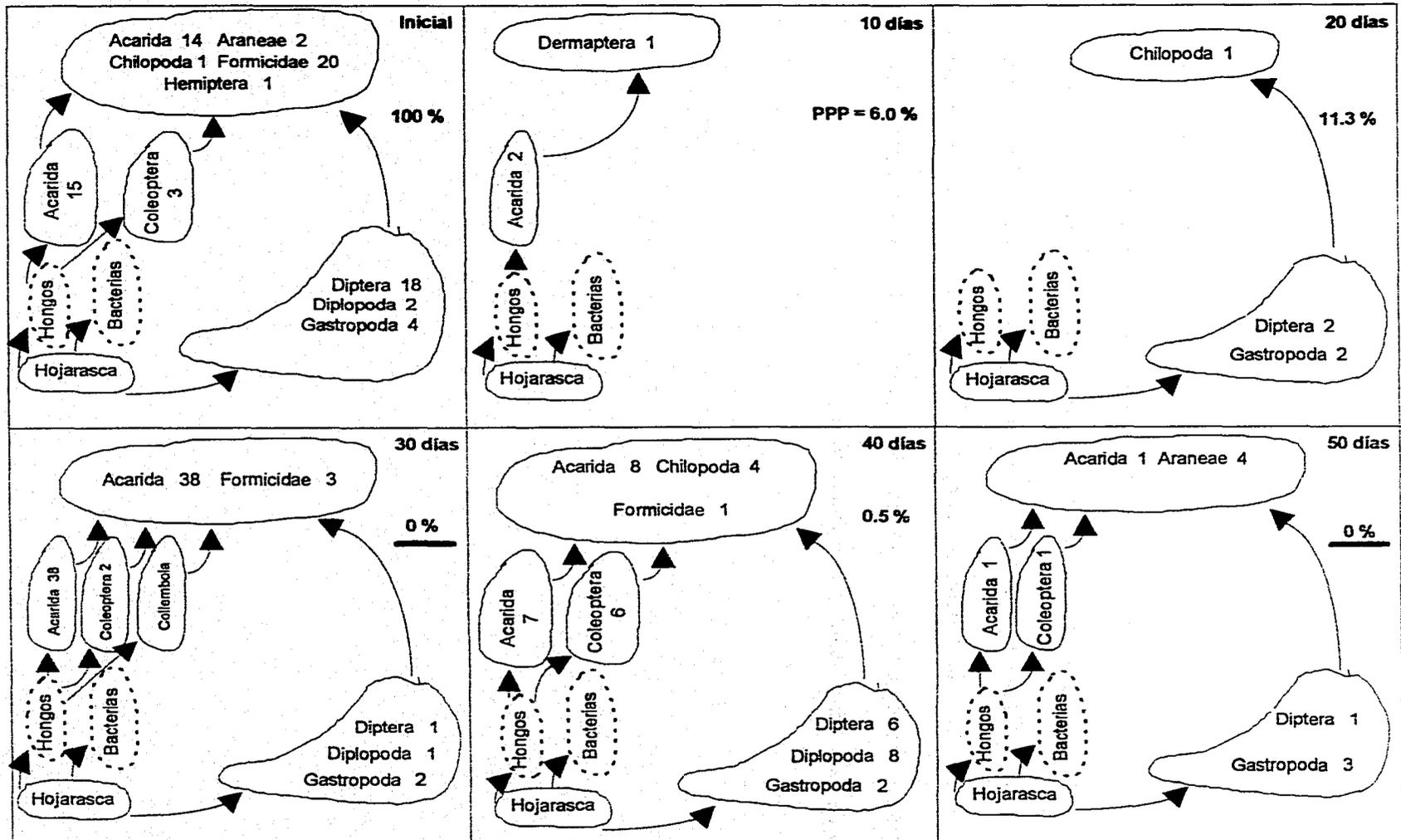


Figura 25. Red trófica a través del tiempo correspondiente a *Nectandra ambigens* con abertura de malla de 6 mm en el ambiente de vegetación secundaria. PPP = porcentaje de peso perdido respecto al tiempo anterior. El número junto a los taxa corresponde a la cantidad de organismos registrados. Las flechas señalan la dirección del flujo de energía.

de 54 pertenecientes a 9 grupos taxonómicos diferentes (Fig.20). Es importante mencionar que en general y para este tiempo en específico las hojas de *F. yoponensis* no presentaron individuos en el primer nivel trófico; de manera que la red alimenticia sobre la fracción foliar de esta especie se encuentra menos estructurada que en *N. ambigens* (Figs. 18 a 21). En el ambiente de vegetación secundaria *F. yoponensis* pierde una gran cantidad de peso al igual que en la selva y, el número de individuos que se asentaron sobre sus hojas fue bajo, de manera que la estructura trófica es muy sencilla sobre todo en la abertura de malla de 1 mm (Fig. 22). También es notorio en estos esquemas que no hay una sucesión de grupos de la fauna conforme avanza el proceso de descomposición de la fracción foliar.

VII. DISCUSION .

A) Descomposición de la fracción foliar.

La calidad de la hojarasca es uno de los determinantes más importante en la tasa de descomposición y la incorporación de la materia orgánica al suelo. La calidad puede definirse en términos del carbono y la disponibilidad de nutrientes para los desintegradores, así como de los compuestos que inhiban a los organismos o a la actividad de las enzimas (Singh & Gupta 1977, Swift *et al.* 1979). Así pues, las diferencias en la tasa de descomposición de la fracción foliar de la hojarasca podrían ser atribuibles principalmente a los diferentes constituyentes químicos de las hojas de las especies.

Las diferencias en la tasa de descomposición entre *Ficus yoponensis* y *Nectandra ambigens* podrían deberse a la calidad de la fracción foliar, ya que a pesar de que no hay diferencias en el contenido de nitrógeno y concentración de azúcares, y de que el fósforo es mayor en *N. ambigens*, probablemente la presencia de metabolitos secundarios (Osuna, datos no publicados) estaría determinando la menor velocidad de la pérdida de peso. En muchas especies el nitrógeno se encuentra atrapado en los complejos proteína-tanino (Lavelle *et al.* 1995) y tal vez así se encuentra gran parte del nitrógeno de *N. ambigens*.

Ficus yoponensis perdió el 70% su peso en los primeros 20 días y, debido a que se encontraron pocos organismos en sus hojas en el estudio de descomposición, es

posible que la lixiviación de sus compuestos más solubles determinarán principalmente la pérdida de peso, ya que los cationes K, Ca, Mg y Na parecen estar más fuertemente influenciados por el lixiviado (Vitousek 1982, Vitousek *et al.* 1995) y, en segundo lugar está el efecto de los microorganismos (bacterias y hongos), ya que si éstos hubieran sido muy abundantes tendríamos como resultado la formación de una red trófica compleja, ya que habría suficientes recursos para los organismos del segundo nivel trófico, como por ejemplo colémbolos y ácaros, entre otros, ya que éstos se alimentan principalmente de hongos (Cepeda-Pizarro & Campusano 1991, Palacios-Vargas & Gómez-Anaya 1994); lo que a su vez favorecería la entrada de los organismos del siguiente nivel (Heal & Dighton 1985). Sin embargo, no debemos perder de vista que el patrón de distribución de la gran mayoría de los organismos del suelo es agregado, además de que presentan una movilidad importante entre los distintos microambientes a lo largo del día, lo que seguramente influyó en alguna medida en los resultados que se obtuvieron. Como la pérdida de peso no fue del 100% y la tasa de descomposición disminuyó notablemente en las últimas colectas, esto podría deberse al aumento relativo en el porcentaje de compuestos como flavonoides y terpenos no volátiles (Osuna, datos no publicados). Los resultados con esta especie parecen indicar que las hojas se descomponen tan rápidamente que la fauna del suelo no alcanza a tener un efecto importante en la velocidad de descomposición. Aunque, esta idea tendría que corroborarse experimentalmente manejando densidades distintas de algunos grupos de desintegradores y, observar su efecto en la descomposición de la hojarasca.

Nectandra ambigens en las primeras dos colectas disminuyó su peso a través de la pérdida del 90% de sus azúcares (Osuna, datos no publicados) y otros compuestos solubles. Los resultados encontrados, sugieren que probablemente los microorganismos, la fauna del suelo y la lixiviación contribuyeron en la descomposición en esta primera fase y, se propone ese orden debido a la gran cantidad de organismos encontrados en las hojas y, a que éstas últimas son esclerófilas y por tanto resistentes a la lixiviación. La marcada reducción en la pérdida de peso después de los primeros 20 días puede ser atribuible a incrementos en términos relativos de los constituyentes insolubles, siendo estos compuestos de alto peso molecular y resistentes a la biodegradación por lo que su desintegración es muy lenta (King & Heath 1967). Osuna (datos no publicados) encontró que la concentración de taninos, flavonoides y terpenos no volátiles aumentan considerablemente (en las primeras etapas) durante la descomposición de las hojas de esta especie. Los taninos son sustancias que protegen al protoplasto contra la desecación, putrefacción y destrucción por microorganismos y animales (Esau 1959), en tanto que los terpenos son sustancias que defienden a la planta a consecuencia de una herida o de una infección por hongos (Davies *et al.* 1969), disminuyen también la digestibilidad de las hojas, o bien, tienen toxicidad sobre algunos microorganismos desintegradores.

Así pues, se considera que los factores que determinaron la pérdida de peso en las hojas de *Ficus yaponensis* y *Nectandra ambigens* son los mismos (lixiviación, microorganismos y fauna desintegradora), pero actúan con diferente intensidad sobre el proceso para cada una de las especies durante la etapa estudiada, lo cual está en

relación directa con las características intrínsecas de las hojas. La intensidad de estos factores es posible que cambie conforme avanza la descomposición, ya que las condiciones climáticas cambian según la estación del año, lo cual repercute en la lixiviación y el crecimiento de las poblaciones de desintegradores.

B) Fauna.

La composición de los grupos de animales (faunísticos) difiere escasamente entre los diferentes ambientes y tratamientos. Además, la diversidad fue mayor en el ambiente de vegetación secundaria, lo cual concuerda con la propuesta de Oliver (1981) acerca de que el máximo en diversidad se alcanza antes de llegar a la etapa final en el proceso de sucesión, idea que fue propuesta para la masa vegetal, pero que con estos resultados parece también ser aplicable a la fauna del suelo. El no haber encontrado una sucesión de grupos de la fauna del suelo a lo largo de la descomposición, nos lleva a pensar que en este sistema la fauna asociada a las hojas de *Nectandra ambigens* y *Ficus yoponensis* se comporta de manera generalista respecto a la calidad de los recursos consumidos a través del tiempo (al menos en el tiempo de duración del experimento), resultado que concuerda con los trabajos sobre artrópodos reportados por Usher *et al.* (1982) y Visser (1985). Sin embargo, tiene que considerarse el nivel de identificación que se trabajó con la fauna, ya que es muy general, e incluso a nivel de familia los hábitos alimenticios cambian (p. ej.: Formicidae). Por lo que es probable que estas interpretaciones acerca de la sucesión

y de ser generalistas cambien si el nivel de identificación fuese más específico. Aunque, lo más interesante es que las diferencias encontradas en la densidad y estructuración de la red trófica de la fauna del suelo (las cuales fueron mayores en *N. ambigens*) parecen estar determinadas por la velocidad de la tasa de descomposición y por las características de la hojarasca de las especies estudiadas. Se desconoce si la fauna tiene una preferencia por las hojas de *N. ambigens* en donde los recursos son difíciles de obtener, o bien, si se asientan sobre ella simplemente porque es más abundante y permanece más tiempo disponible en el piso del sistema. Para obtener más información sobre esta idea sería necesario realizar estudios sobre los microorganismos asociados: bacterias, actinomicetos y hongos, ya que se ha observado que su densidad sobre las hojas está en función de la calidad del recurso (Cornejo *et al.* 1994), así como experimentos de apetecibilidad y análisis químico de las excretas de la fauna.

Lo que sí parece claro, es que la variedad en la calidad de los recursos que entran al sistema suelo trae como resultado una gama amplia de asociaciones entre los microorganismos y la fauna del suelo, con lo que se condiciona la estructura de la cadena de desintegradores (Heal & Dighton 1985). Además habría que considerar que antes que la hoja muera ya se ha establecido sobre ella una población microbiana considerable. Algunos de estos organismos son parásitos e invaden los tejidos vivos, y otros son puramente superficiales y viven de sustancias exudadas o difundidas desde la hoja (Burges 1971). Asimismo, se considera que el tiempo de pérdida de peso de las hojas durante el proceso de descomposición influyó en la estructuración de la

red trófica de los organismos del suelo. Se podría formular la hipótesis de que en sistemas donde la mayor parte de la masa vegetal presentara tasas de descomposición altas, la red trófica de los organismos del suelo sería simple, en comparación con los sistemas vegetales con tasas de desintegración más lentas, para zonas con condiciones climáticas similares.

En la selva de Los Tuxtlas dos de las especies con frecuencia y densidades altas son *Nectandra ambigens* y *Pseudolmedia oxyphyllaria*, aportan el 36.2% de hojarasca, la cual ocurre durante todo el año teniendo su pico máximo durante la temporada de sequía (marzo-mayo) (Alvarez-Sánchez & Guevara 1993) y, sus hojas tardan aproximadamente 1 año en descomponerse (Alvarez-Sánchez & Becerra, en prensa); por lo que se espera que el sistema presente una red trófica compleja a nivel del suelo.

En cuanto a *Ficus yoponensis* y las especies que se descomponen rápidamente, como *Poulsenia armata*, su frecuencia y densidad son bajas y, aportan el 10% de caída de hojarasca, la cual ocurre primordialmente durante las épocas de sequía y nortes (Alvarez-Sánchez & Guevara 1993); por lo que cabría preguntarse: ¿Quién está aprovechando los recursos liberados a pulsos por éstas especies?. Una posible respuesta tendría que involucrar a la fenología del sistema, ya que precisamente la caída de hojarasca y el tiempo en que se liberan la gran mayoría de los nutrientes en estas especies coincide con el inicio de la floración y la fructificación (Alvarez-Sánchez & Becerra, en prensa). Es posible que en el sistema se den entradas de nutrientes a pulsos menos discretos que en sistemas más estacionales, los cuales coinciden con los eventos fenológicos ya mencionados (Lodge *et al.* 1994). Una vez que se tuviera

la respuesta correcta, se entendería el porqué de esta doble estrategia de la liberación de nutrientes en el sistema.

La contribución más importante de este trabajo va dirigida a que no sólo debe considerarse la calidad de la hojarasca como posible estructuradora de la red trófica de los organismos del suelo, sino que también debe tomarse en cuenta el tiempo de pérdida de peso, ya que por los resultados obtenidos el tiempo influyó más en dicha estructuración.

C) Consideraciones generales.

La gran diversidad de organismos involucrados en la descomposición en un área relativamente pequeña dificulta la construcción de modelos para explicar el funcionamiento de la comunidad de desintegradores, además de que muchos de ellos son omnívoros y no se les puede asignar un sólo nivel trófico; por ello la atribución de nichos diferenciados entre ellos se vuelve difícil (Beare *et al.* 1995). Además, los desintegradores parecen tener una capacidad funcional equivalente; es decir, en ausencia de ciertos grupos de organismos, otros adquieren una capacidad compensatoria, de manera que el proceso de descomposición no se interrumpe (Anderson & Swift 1983).

Por otro lado, el intervalo de escalas en cuanto al tamaño también es un problema, dado que van desde las colonias de bacterias microscópicas hasta la actividad de organismos aislados de la meso y macrofauna, lo cual incrementa el

riesgo de atribuir generalizaciones a una escala que no son aplicables a otra. También es importante hacer notar que la mayoría de los estudios están enfocados a un sólo grupo de organismos y, usualmente se concretan a describir el número y biomasa de los mismos, lo que ha traído como consecuencia que la actividad, función y relaciones de los microorganismos y animales del suelo aún no sean entendidas. Así pues, es urgente que los ecólogos simplifiquen los esquemas de clasificación para los organismos que intervienen en procesos funcionales y se cuantifique el papel de estos organismos por vías más simples. Conviene mencionar que la clasificación ecológica es más bien una clasificación de función que de especies como tales. Asimismo, es necesario considerar a los organismos en términos de su ecología funcional; es decir, el escaso desarrollo que tiene el estudio funcional de los desintegradores ha provocado que se estudien fundamentalmente desde el punto de vista taxonómico, realizándose pocos trabajos de productividad secundaria, sucesión de desintegradores, inmovilización de nutrientes y caracterización de los grupos de acuerdo a su función.

Existen numerosas relaciones simbióticas, sinérgicas y antagónicas entre los grupos de microorganismos y la fauna del suelo, al cual se añaden los efectos de el clima, las fuentes de nutrientes y otros factores biológicos, lo cual ocasiona que el suelo se convierte en una compleja red de interrelaciones bióticas y abióticas (Steubing 1970, Alexander 1971, Swift *et al.* 1979, Lavelle *et al.* 1995)

VIII. CONCLUSIONES

1. Se encontró que las hojas de *Ficus yoponensis* y *Nectandra ambigens* se descomponen a velocidades diferentes debido a sus características físico-químicas.
2. Se postula que probablemente en las primeras etapas *Ficus yoponensis* tenga una descomposición básicamente físico-química.
3. En *Nectandra ambigens* la pérdida de peso podría haber estado determinada por los microorganismos, la fauna desintegradora y la lixiviación.
4. Las hojas de *Nectandra ambigens* presentaron una mayor cantidad de organismos edáficos, lo que probablemente se debe a que la colonización de las hojas por parte de hongos y bacterias fue mucho más cuantiosa y prolongada que en las hojas de *Ficus yoponensis*.
5. La diversidad de la fauna del suelo registrada fue mayor en el ambiente de vegetación secundaria que en la zona de selva.
6. Se postula que además de la calidad de la hojarasca debe considerarse la velocidad de la tasa de descomposición como posible estructuradora de la red trófica de los organismos del suelo.

XI. LITERATURA CITADA.

ALEXANDER, M. 1971. *Microbial Ecology*. John Wiley & Sons Inc., New York.
511 pp.

ALVAREZ-SANCHEZ, J. 1984. Dinámica de la caída de hojarasca en una selva alta perennifolia: Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría. Fac. Ciencias, UNAM, México.
147 pp.

ALVAREZ-SANCHEZ, J. & R. BECERRA. (En prensa). Leaf decomposition in a Mexican tropical rain forest. *Biotropica*.

ALVAREZ-SANCHEZ, J. & S. GUEVARA. 1993. Litterfall dynamics in a Mexican lowland tropical rain forest. *Tropical Ecology* **34**:127-142.

ANDERSON, J. 1975. Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. *Animal Ecology* **44**:475-495.

ANDERSON, J., P. FLANAGAN, E. CASWELL, D. COLEMAN, E. CUEVAS, D. FRECKMAN, J. JONES, P. LAVELLE & P. VITOUSEK. 1989. Biological processes regulating organic matter dynamics in tropical soils. *En: Dynamics of Soil Organic Matter in Tropical Ecosystems*. D. Coleman, J. Malcolm & G. Vehara. (eds.).
Published by: NIFTAL Project Department of Agronomy and Soil Science College of

Tropical Agriculture and Human Resources. University of Hawaii, Honolulu, pp. 111-117.

ANDERSON, J., P. INESON & S. HUIH. 1983. Nitrogen and cation mobilization by soil fauna feeding on leaf litter and soil organic matter from deciduous woodlands. **Soil Biology and Biochemistry** 15:463-467.

ANDERSON, J. & M. SWIFT. 1983. Decomposition in tropical forest. *En: Tropical Rain Forests: Ecology and Management*. S. Sutton, T. Whitmore & A. Chadwick (eds.). Special Publication 2, British Ecological Society. Blackwell Scientific, Oxford, pp. 287-309.

BARNES, R. 1985. **Zoología de los Invertebrados**. Interamericana, México. 1155 pp.

BAROIS, I. & P. LAVALLE. 1986. Changes in respiration rate and some physicochemical properties of a tropical soil during transit through *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta). **Soil Biol. Biochem.** 18:539-541.

BAROIS, I. 1992. Mucus production and microbial activity in the gut of two species of *Amyntas* from cold and warm tropical climates. **Soil Biol. Biochem.** 24:1507-1510.

BAROIS, I., F. VILLALOBOS, C. FRAGOSO & C. GONZALEZ. 1992. Patterns of

soil macrofauna along an altitudinal gradient from tropical to temperate forests in Northeast México. *En: Advances in Management and Conservation of Soil Fauna*. G. Veeresh (ed.). pp. 829-835.

BEARE, H., C. COLEMAN, A. CROSSLEY, F. HENDRIX & P. ODUM. 1995. A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling. *Plant and Soil* 170:5-22.

BONGERS, F., J. POPMA, J. MEAVE DEL CASTILLO & J. CARABIAS. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74:55-80.

BORROR, D., D. DELONG & C. TRIPLEHORN. 1976. *An Introduction to the Study of Insects*. Holt, Rinehart and Winston, New York. 852 pp.

BRAY, J. & E. GORHAM. 1964. Litter production in forests of the world. *Adv. Ecol. Res.* 2:101-157.

BURGES, A. 1971. La descomposición de la materia orgánica en el suelo. *En: Biología del Suelo*. A. Burges (ed.). Omega, Barcelona, pp. 557-574.

CARABIAS, J. 1979. Análisis de la vegetación de la selva alta perennifolia y

comunidades derivadas de ésta en una zona cálida húmeda de México. Los Tuxtlas, Ver. Tesis profesional. Fac. Ciencias, UNAM, México. 132 pp.

CARTER, J., J. HEINONEN & J. de VRIES. Earthworms and water movement. **Pedobiologia** 23:395-397.

CEPEDA-PIZARRO, J. & C. CAMPUSANO. 1991. Ensayo sobre colonización de hojarasca de pasto salado (*Atriplex nummularia* Lindl) en descomposición por microartrópodos edáficos en 2 ambientes contrastantes del desierto costero chileno. **Folia Entomol. Mex.** 83: 153-162.

COLLINS, N. 1983. Termite populations and their role in litter removal in Malaysian rain forest. **En: Tropical Rain Forest: Ecology and Management**. S. Sutton, T. Whitmore & A. Chadwick (eds.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 311-326.

CORNEJO, F., A. VARELA & J. WRIGHT. 1994. Tropical forest litter decomposition under seasonal drought: nutrient release, fungi and bacteria. **Oikos** 70:183-190.

CORREA, C. 1981. Cuantificación de la producción de hojarasca en un bosque caducifolio de Xalapa, Veracruz. México. Tesis profesional. Fac. Ciencias, UNAM,

México. 42 pp.

CROSSLEY, D. 1977. The role of terrestrial saprophagous arthropods in forest soils: Current status of concepts. *En: The Role of Arthropods in Forest Ecosystems*. W. Mattson (ed.). Springer-Verlag, New York, pp. 49-56.

CYR, H., & M. PACE. 1993. Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. *Nature* **361**:148-150.

DAVIES, D., J. GIOVANELLI & T. REES. 1969. *Bioquímica Vegetal*. Omega, Barcelona. 504 pp.

DELOYA, C., M. MORON & J. LOBO. 1995. Coleoptera Lamellicornia (Macleay, 1819) del sur del estado de Morelos, México. *Acta Zool. Mex.* **65**:1-42.

EDWARDS, C. 1974. Macroarthropods. *En: Biology of Plant Litter Decomposition*. Vol.2. C. Dickinson & G. Pugh. (eds.). Academic Press, London. pp. 522-554.

EDWARDS, C. & G. HEATH. 1963. The role of soil animals in breakdown of leaf material. *En: Soil Organisms*. J. Docksen & J. Van Der Drift (eds.). North Holland, Amsterdam, pp. 76-84.

ESAU, K. 1959. **Anatomía Vegetal**. Omega, Barcelona. 729 pp.

ESTEBAN, R. 1986. Contenido mineral de la hojarasca en una selva baja caducifolia en la costa de Jalisco, México. Tesis profesional. ENEP-Zaragoza, UNAM, México. 49 pp.

ESTRADA, A., R. COATES-COATES & M. MARTINEZ-RAMOS. 1985. La Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas": un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. *En: Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. Vol. II. A. Gómez-Pompa & S. del Amo (eds.). INIREB Alhambra, México, pp. 379-393.

FITTKAU, E. & H. KLINGE. 1973. On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rainforest ecosystems. *Biotropica* 5:2-14.

FRAGOSO, C. 1989. Las lombrices de tierra de la Reserva El Cielo: Aspectos ecológicos y sistemáticos. *Biotam* 1:38-44.

FRAGOSO, C. 1990. Las lombrices de tierra (Oligochaeta, Annelida) de la Península de Yucatán. *En: Diversidad Biológica en Sian Ka'an, Quintana Roo, México*. J. Robinson & D. Navarro (eds.). pp. 151-154.

FRAGOSO, C. 1991. Two new species of the earthworm genus *Lavello-drilus* (Oligochaeta, Acanthodrilini) from tropical mexican rain forest. **Studies on Neotropical fauna and Environment.** 26:83-91.

FRAGOSO, C., W. JAMES & S. BORGES. 1995. Native earthworms of the North Neotropical Region: Current Status and Controversies. *En: Earthworm Ecology and Biogeography in North America.* Paul F. Hendrix (ed.). Lewis, Boca Raton, pp. 67-115.

FRAGOSO, C. & P. LAVELLE 1987. The earthworm community of a Mexican tropical rain forest (Chajui, Chiapas). *En: On Earthworms.* A. M. Bonvincini & P. Omodeo (eds.). Selected Symposia and Monographs U.Z.I. Mucchi, Modena, pp. 281-295.

GARCIA-ALDRETE, A. 1986. Fluctuaciones estacionales de los artrópodos de la hojarasca de la selva alta perennifolia en Los Tuxtlas, Ver. *En: Resúmenes XXI Congreso Nacional de Entomología.* Monterrey, Nuevo León, pp. 8-10.

GARCIA, E. 1964. **Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köeppen** (para Adaptarlo a las Condiciones de la República Mexicana.). OFFSET La-Rios, México. 71 pp.

GARCIA-PEREZ, J., W. MACKAY, D. GONZALEZ-VILLAREAL & R. CAMACHO-TRUJILLO. 1992. Estudio preliminar de la mirmecofauna del Parque Nacional Chipinque, Nuevo León, México y su distribución altitudinal. *Folia Entomol. Mex.* **86**:185-190.

GILBERT, J. & L. BOCOCK. 1962. Some methods of studying the disappearance and decomposition of leaf litter. *En: Progress in Soil Zoology*. Murphy, pp. 352-384.

GILLOT, C. 1980. *Entomology*. Plenum Press, New York. 729 pp.

GOLLEY, F. 1983. Decomposition. *En: Tropical Rain Forest Ecosystems*. F. Golley (ed.). Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam, pp. 157-166.

GONZALEZ-ITURBE, A. 1988. Contenido de nutrientes en la hojarasca de especies arbóreas de una selva alta perennifolia. Tesis profesional. Fac. Ciencias, UNAM, México. 74 pp.

HANLON, R. & J. ANDERSON. 1980. Influence of macroarthropod feeding activities on microflora in decomposing oak leaves. *Soil Biol. Biochem.* **12**:255-261.

HEAL, W. & J. DIGHTON. 1985. Resource quality and trophic structure in the soil system. *En: Ecological Interactions in Soil, Plants, Microbes and Animals*. A. Fitter,

D. Atkinson, D. Read & M. Usher (eds.). Blackwell Sci. Pub., Oxford, pp. 339-354.

HEATH, G. & H. KING. 1964. The palatability of litter to soil fauna. Proc. 8th Int. Congr. Soil. Sci. Bucharest. pp. 979-986.

HOLE, F. 1981. Effects of animals on soil. **Geoderma** 25:75-112.

HOLT, J. 1985. Acari and Collembola in the litter and soil of three north Queensland rainforest. **Aust. J. Ecol.** 10:57-65.

IBARRA, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver. Tesis profesional. Fac. Ciencias, UNAM, México. 264 pp.

INESON, P., M. LEONARD & J. ANDERSON. 1982. Effect of collembolan grazing upon nitrogen and cation leaching from decomposing leaf litter. **Soil Biol. Biochem.** 14:601-605.

INGHAM, E., D. COLEMAN & J. MOORE. 1989. An analysis of food-web structure and function in a shortgrass prairie, a mountain meadow and a lodgepole pine forest. **Biology and Fertility of Soils** 8:29-37.

JENSEN, V. 1974. Decomposition of Angiosperm tree leaf litter. **En: Biology of plant**

litter decomposition. Vol. 1. C. Dickinson & G. Pugh (eds.). Academic Press. USA.

JORDAN, F. 1984. Nutrient regime in the wet tropics: physical factors. *En: Physiological Ecology of Plants in the Wet Tropics.* E. Medina, H. Mooney & C. Vázquez-Yanez (eds.). Dr. W. Junk. Netherlands. pp. 3-12.

KING, H. & G. HEATH. 1967. The chemical analysis of small samples of leaf material and the relationships between the disappearance and composition of leaves. *Pedobiologia* 7:192-197.

KREBS, C. 1978. **Ecology, the Experimental Analysis of Distribution and Abundance.** 2a. ed., Harper International, New York, 678 pp.

KUHNELT, W. 1961. **Soll biology.** Faber and Faber, London, 397 pp.

LAL, R. 1987. **Tropical Ecology and Physical Edaphology.** John Wiley & Sons, London, 732 pp.

LAVELLE, P. 1984. The soil system in the humid tropics. *Biology International* 9: 2-17.

LAVELLE, P., E. BLANCHART, A. MARTIN, S. MARTIN, A. SPAIN, F. TOUTAIN,

I. BAROIS & R. SCHAEFER. 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: Application to soils of the humid tropics. **Biotropica** 25: 130-150.

LAVELLE, P. & B. KOHLMANN. 1984. Étude quantitative de la macrofaune du sol dans une forêt tropicale humide du Mexique (Bonampak, Chiapas). **Pedobiologia** 27: 377-393.

LAVELLE, P., C. LATTAUD, D. TRIGO & I. BAROIS. 1995. Mutualism and biodiversity in soils. **Plant and Soil** 170:23-33.

LAVELLE, P., E. MAURY & V. SERRANO. 1981. Estudio cuantitativo de la fauna del suelo en la Región de Laguna Verde, Veracruz. Época de lluvias. *En: Estudios Ecológicos en el Trópico Mexicano*. P. Reyes Castillo (ed.). Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Ver., pp. 71-105.

LEVINGS, S. & D. WINDSOR. 1982. Seasonal and annual variation in litter arthropod populations. *En: The Ecology of a Tropical Forest. Seasonal Rhythms and long-term changes*. E. Leigh, S. Raud & D. Windsor (eds.). Smithsonian Institution Press, USA. pp. 355-387.

LODGE, D., W. McDOWELL & C. McSWINEY. 1994. The importance of nutrient

pulses in tropical forests. *Trends Ecol. Evol.* 9:384-387.

LOT-HELGUERAS, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, pasado, presente y futuro. *En: Regeneración de selvas*. Vol. I. Gómez-Pompa, A., S. del Amo, C. Vázquez-Yanez & A. Butanda (eds.). INIREB CECSA, México, pp. 31-69.

MACFADYEN, A. 1963. *Animal Ecology: Aims and Methods*. Pitman, London, 344 pp.

MADGE, D. 1965. Litterfall and litter disappearance in a tropical forest. *Pedobiologia* 5:273-278.

MARQUEZ-LUNA, J. & J. NAVARRETE-HEREDIA. 1994. Especies de Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) asociadas a detritos de *Atta mexicana* (F. Smith) en dos localidades de Morelos, México. *Folia Entomol. Mex.* 91:31-46.

MARTINEZ, A. 1980. Tasas de descomposición de materia orgánica foliar de especies arbóreas de selvas en clima estacional. Tesis profesional. Fac. Ciencias, UNAM, México. 126 pp.

MARTINEZ, A. 1984. Procesos de producción y descomposición de hojarasca en selvas estacionales. Tesis Maestría. Fac. Ciencias, UNAM, México. 98 pp.

MARTINEZ, M. & E. MONTES DE OCA. 1994. Observaciones sobre algunos factores microambientales y el ciclo biológico de dos especies de escarabajos rodadores (Coleoptera, Scarabaeidae, *Canthon*). **Folia Entomol. Mex.** 91:47-59.

MATSUMOTO, T. 1976. The role of termites in an equatorial rain forest ecosystem of West Malaysia. I. Population density, biomass, carbon, nitrogen and calorific content and respiration rate. **Oecologia** 22:153-178.

MENDOZA-ARVISO, S. 1995. Los insectos colémbolos y la sucesión secundaria del bosque mesófilo de la reserva de la biosfera "El Cielo", Tamaulipas. Tesis profesional. ENEP-Iztacala, UNAM, México. 99 pp.

MORON, M. 1994. Fauna de Coleoptera Lamellicornia en las montañas del noreste de Hidalgo, México. **Acta Zool. Mex.** 63:7-59.

MUÑOZ-CRUZ, M. & J. ALVAREZ-SANCHEZ. (En prensa). Branch fall variation in space and over time in a Mexican tropical rain forest. **Brenesia**.

MURPHY, P. & A. LUGO. 1986. Ecology of tropical dry forests. **Annual Reviews of Ecology and Systematics** 17:67-88.

NEWELL, K. 1984. Interaction between two decomposer basidiomycetes and a

collembolan under Sitka spruce: grazing and its potential effects on fungal distribution and litter decomposition. **Soil Biol. Biochem.** 16:235-239.

ODUM, E. 1962. Relationships between structure and function in the ecosystem. **Japanese Jour. Ecol.** 12:108-118.

ODUM, E. 1963. **Ecology.** Holt, Rinehart and Winston, New York, 152 pp.

OLIVER, C. 1981. Forest development in North America following major disturbances. **Forest Ecology and Management** 3:153-168.

PADGETT, D. 1976. Leaf decomposition by fungi in a tropical rain forest stream. **Biotropica** 8:166-178.

PALACIOS-VARGAS, J. G. 1983. Catálogo de los colémbolos mexicanos. **An. Esc. Nac. Clenc. Biol., Méx.** 27:61-76.

PALACIOS-VARGAS, J. G. 1985. Microartrópodos del Popocatepetl (Aspectos ecológicos y biogeográficos de los ácaros oribátidos e insectos colémbolos). Tesis Doctoral. Fac. Ciencias. UNAM, México. 132 pp.

PALACIOS-VARGAS, J. G. & M. CASTILLO. 1992. Sucesión ecológica de

microartrópodos dentro de troncos en descomposición. **Boll. Soc. Mex. Entomol.** 11:23-30.

PALACIOS-VARGAS, J. G. & J. GOMEZ-ANAYA. 1993. Los Collembola (Hexapoda: Apterygota) de Chamela, Jalisco. México. (Distribución ecológica y claves). **Folia Entomol. Mex.** 89:1-34.

PALACIOS-VARGAS, J. G. & J. GOMEZ-ANAYA. 1994. Lista actualizada de colémbolos micetófilos de México (Hexapoda: Entognatha). **Folia Entomol. Mex.** 92:21-30.

PARLE, J. 1963. A microbiological study of earthworm casts. **Journal of General Microbiology** 31:13-22.

PETERSEN, H. & M. LUXTON. 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. **Oikos** 39:287-388.

PETRUSEWICZ, K. & A. MACFADYEN. 1970. Productivity of terrestrial animals: principles and methods. I.B.P. Handbook No. 14. Blackwell Sci. Pub., Oxford. 162 pp.

PLOWMAN, K. 1990. Forest-floor decomposers. *En: Australian Tropical Rainforest.* Webb & Kikkawa (eds.). CSIRO, Australia, pp. 98-104.

PURATA, S. 1986. Studies on secondary succession in Mexican Tropical Rain Forest. Tesis Doctoral. Institute of Ecological Botany, University of Uppsala, Sweden, 34 pp.

RAPOPORT, E. 1959. **Algunos Aspectos de la Biología de Suelos**. Ext. Cilt. Univ. Sur Bahía Blanca, Argentina, 23 pp.

REICHLER, E. 1977. The role of soil invertebrates in nutrient cycling. *En: Soil Organisms as Components of the Ecosystem*. Lohm & Persson (eds.). Proc. 6th. Int. Coll. Soil Zool. Bull. 25. pp. 145-156.

REINERS, A. 1983. Disturbance and basic properties of ecosystems energetics. *En: Disturbance and Ecosystems Components Response*. H. Mooney & M. Godrow (eds.). Ecological Studies 44. Springer-Verlag, Berlin, pp. 83-98.

RIVERA-CERVANTES, L. & M. MORON. 1992. La comunidad de coleópteros asociados al arbolado muerto en un bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán, Jalisco, México. *Folia Entomol. Mex.* 85:65-76.

SANCHEZ, G. & J. ALVAREZ-SANCHEZ. 1995. Litterfall in primary and secondary tropical forests of Mexico. *Tropical Ecology* 36:191-201.

SHAW, C., H. LUNDKVIST, A. MOLDENKE & J. BOYLE. 1991. The relationships

of soil fauna to long-term forest productivity in temperate and boreal ecosystems: processes and research strategies. *En: Long-term Field Trials to Assess Environmental Impacts of Harvesting*. W. Dyck & C. Mees (eds.). Florida. pp. 39-77.

SINGH, S. & S. GUPTA. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Bot. Rev.* 43:449-528.

STACHURSKI, A. & J. ZIMKA. 1976. Methods of studying forest ecosystems: microorganisms and saprophage consumption in the litter. *Ekol. Polska* 24:57-67.

STEEL, R. & J. TORRIE. 1988. *Bioestadística: principios y procedimientos*. McGraw-Hill, México, 622 pp.

STUEBING, L. 1970. Soil flora: studies of the number and activity of microorganisms woodland soils. *En: Analysis of Temperate Forest Ecosystems*. Ecological Studies 1. D. Reichle (ed.). Springer Verlag, Berlin, pp. 131-146.

SWIFT, M., O. HEAL & J. ANDERSON. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Studies in Ecology. No. 5. Univ. of California Press, San Francisco. 371 pp.

SWIFT, M. & J. ANDERSON. 1989. Decomposition. *En: Tropical Rain Forest Ecosystems*. (Ecosystems of the world, 14B). H. Lieth & M. Werger. (eds.). Elsevier,

Amsterdam, pp. 547-569.

SWIFT, M. & L. BODDY. 1984. Animal-microbial interactions in wood decomposition. *En: Invertebrate-microbial interactions*. J. Anderson, M. Rayner & H. Walton (eds.). British Micological Society Symposium 6. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 89-132.

TAYLOR, B. & D. PARKINSON. 1988. Annual differences in quality of leaf litter of aspen (*Populus tremuloides*) affecting rates of decomposition. *Can. J. Bot.* **66**:1940-1947.

THENG, B., K. TATE, P. SOLLINS, N. MORIS, N. NADKARNI & R. TATE III. 1989. Constituents of organic matter in temperate and tropical soils. *En: Dynamics of Soil Organic Matter in Tropical Ecosystems*. D. Coleman, J. Malcolm & G. Vehara. (eds.) Published by: NIFTAL Project Department of Agronomy and Soil Science College of Tropical Agriculture and Human Resources. University of Hawaii, Honolulu, pp. 5-33.

THOMPSON, M. & R. TROEH. 1982. *Los suelos y su fertilidad*. Reverté, Barcelona, 644 pp.

TIETEMA, A. & W. WESSEL. 1994. Microbial activity and leaching during initial oak

leaf litter decomposition. **Biol. Fert. Soils.** 18:49-54.

UNESCO. 1978. **Tropical Forest Ecosystems.** Nat. Resources Res. 14. pp. 241-270.

VALENZUELA-GONZALEZ, J., A. LOPEZ-MENDEZ & A. GARCIA-BALLINAS. 1994. Ciclo de actividad y aprovisionamiento de *Pachycondyla villosa* (Hymenoptera: Formicidae) en agroecosistemas cacaoteros del Soconusco, Chiapas, México. **Folia Entomol. Mex.** 91:9-21.

VILLALOBOS, F. 1990. Estudio preliminar sobre la abundancia y diversidad de los Collembola (Apterygota) de un bosque tropical del noreste de México. **Folia Entomol. Mex.** 80:5-29.

VILLALOBOS, F. & J. PALACIOS-VARGAS. 1986. Collembola de Chiapas, México. **Folia Entomol. Mex.** 67:3-12.

VISSER, S. 1985. Role of soil invertebrates in determining the composition of soil microbial communities. *En: Ecological Interactions in Soil: Plants, Microbes and Animals.* A. Fitter, D. Atkinson, D. Read & M. Usher (eds.). Blackwell Sci. Pub., Oxford, pp. 297-317.

VITOUSEK, P. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. **Am. Nat.** 119: 553-

572.

VITOUSEK, P., D. TURNER & K. KITAYAMA. 1995. Foliar nutrients during long-term soil development in Hawaiian Montane rain forest. *Ecology* 76:712-720.

VIZCAINO, M. 1983. Patrones temporales y espaciales de producción de hojarasca en una selva baja caducifolia en la costa de Jalisco, México. Tesis Maestría. Fac. Ciencias, UNAM. México. 137 pp.

WALLWORK, A. 1970. *Ecology of Soil Animals*. McGraw Hill, London, 283 pp.

WALLWORK, A. 1976. *The Distribution and Diversity of Soil Organisms*. Academic Press, London.

WIEGERT, R. 1974. Litterbag studies of microarthropod populations in tree south Carolina old fields. *Ecology* 55:94-102.

WIEGERT, R. & F. EVANS. 1964. Primary production and disappearance of dead vegetation on an old field in southeastern Michigan. *Ecology* 45:49-63.

WITKAMP, M. 1970. Aspects of soil microflora in a gamma-irradiated rain forest. *En: A tropical rain forest: a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico*

(Book 2). U S Atomic Energy Comm, pp. 29-33.

WITKAMP, M. 1971. Soils as components of ecosystems. **Annual Rev. Ecol. Syst.**
2:85-110.

WOOD, M. 1989. **Soil Biology**. Chapman and Hall, Inc., New York, 154 pp.