



El Colegio de la Frontera Sur

Efecto del diplópodos *Messicobolus sp.* y la riqueza del mantillo sobre la descomposición en un bosque mesófilo de montaña en Chiapas, México

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

Por

Miguel Prado López

2009

*Para Pancho y Juana que con su apoyo incondicional me
siguen dando vida*

Agradecimientos.

A Alejandro por guiarme a través de preguntas que al responderlas derivaron en la culminación de éste trabajo y por hacer de la distancia un instrumento para impulsarme a ser crítico y propositivo.

A Lily, Licha, Paco y Nena por ser los mejores compañeros de viaje que la vida dispuso para mí.

A Manuel Girón por su franca amistad y por enseñarme los senderos del Huitepec.

A Mario y Miguel porque aportaron su experiencia y consejos que me hicieron reflexionar y repensar.

A José Luis, Paula y Lorena por los comentarios y propuestas que enriquecieron sustancialmente esta investigación.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca.

Índice

| | |
|---|----|
| Resumen..... | 1 |
| Summary | 2 |
| 1. Introducción..... | 3 |
| 2. Antecedentes..... | 4 |
| 2.1 Diversidad vegetal y descomposición..... | 4 |
| 2.2 Descomposición de mezclas multiespecíficas de hojas..... | 7 |
| 3. Objetivo..... | 12 |
| 3.1 Objetivos particulares..... | 12 |
| 4. Métodos..... | 13 |
| 4.1 Sitio de estudio..... | 13 |
| 4.2 Experimento de descomposición de hojarasca..... | 16 |
| 4.3 Análisis de laboratorio..... | 18 |
| 4.4 Respiración Microbiana..... | 19 |
| 4.5 Análisis estadísticos..... | 20 |
| 5. Resultados..... | 22 |
| 5.1 Consumo de Mantillo..... | 22 |
| 5.2 Descomposición de hojas en tratamientos monoespecíficos..... | 23 |
| 5.3 Descomposición de hojas en tratamientos multiespecíficos..... | 25 |
| 5.4 Comportamiento no aditivo..... | 28 |

| | |
|--|----|
| 6. Discusión..... | 33 |
| 6.1 Tratamientos monoespecíficos..... | 34 |
| 6.2 Efecto de la riqueza de especies..... | 35 |
| 6.3 Efecto de la identidad de las hojas..... | 36 |
| 6.4 Efecto de la fauna..... | 39 |
| 7. Conclusiones..... | 41 |
| 8. Literatura citada..... | 44 |

Índice de Tablas

| | |
|---|----|
| Tabla 1. Combinaciones de hojas de las cuatro especies de árboles..... | 18 |
| Tabla 2. Calidad de las hojas de las cuatro especies de árboles estudiados..... | 23 |
| Tabla 3. Porcentaje promedio de pérdida de biomasa..... | 24 |
| Tabla 4. Resumen de ANDEVA con dos criterios de clasificación de pérdida de biomasa (Fauna / Riqueza y Fauna / Identidad) | 26 |
| Tabla 5. Resumen de ANDEVA con dos criterios de clasificación de comportamiento no aditivo (Fauna / Riqueza y Fauna / Identidad)..... | 29 |

Índice de Figuras

| | |
|--|----|
| Figura 1. Sitio de estudio..... | 15 |
| Figura 2. Diferencias de pérdida de biomasa entre tratamientos agrupados por número de especies..... | 27 |

| | |
|--|----|
| Figura 3. Diferencias entre valores observados y esperados en hojas de cada especie de árbol..... | 31 |
| Figura 4. Diferencias entre valores observados y esperados en tratamientos agrupados por número de especies..... | 32 |

Efecto del diplópodo *Messicobollus sp.* y la riqueza del mantillo sobre la descomposición en un bosque mesófilo en Chiapas, México

Resumen

La pérdida de especies en los bosques mesófilos de montaña puede tener efectos negativos sobre la estabilidad y funcionamiento de estos ecosistemas. Sin embargo, los efectos de la diversidad sobre la descomposición se han confirmado en pocos estudios. En la mayoría de éstos, sólo se evalúa la pérdida de biomasa de hojas en mezclas sin incluir la presencia de macrofauna; elemento que puede tener fuerte influencia sobre los efectos de la diversidad durante la descomposición. En este estudio se probó la hipótesis de que los diplópodos (macrofauna del suelo) a través del consumo de hojas determina los efectos de la diversidad del mantillo sobre la descomposición en un bosque mesófilo de montaña. Para esto se utilizaron microcosmos en condiciones de laboratorio para manipular la diversidad de hojas del mantillo en un gradiente de tratamientos monoespecíficos hasta mezclas de cuatro especies de hojas y la presencia de una especie de Diplópodo (*Messicobolus sp.*). Los diplópodos son determinantes en las tasas de descomposición pero se rechazó la hipótesis de que los diplópodos regulen la descomposición a través de la modificación de la composición y riqueza del mantillo. Se encontró que el incremento de la riqueza de hojas no necesariamente provoca un aumento en la pérdida de biomasa de las hojas si no que provoca una disminución de ésta y la desaparición de los efectos no aditivos. La identidad de las especies de hojas, la riqueza y la presencia de macrofauna son determinantes en la predicción de los efectos de la diversidad sobre la descomposición en bosques mesófilos.

Palabras Clave: *Ecología del suelo, Efectos no aditivos, Función de la biodiversidad, Macrofauna del suelo, Mezcla de hojas.*

Summary

Effects of diplopod *Messicobolus sp.* and leaf litter richness above decomposition in a cloud forest in Chiapas, México.

The loss of species in mountain cloud forests may have negative effects on the stability and functioning of these ecosystems. However, the effects of diversity on decomposition were confirmed in few studies. In most of these, only evaluates the loss of leaf biomass in mixtures not including the macrofauna; element that can have strong influence on the effects of diversity during decomposition. In this study tested the hypothesis that the diplopod (soil macrofauna) determines the effects of litter diversity on decomposition in a cloud forest through the consumption of leaves. To this were used in laboratory microcosms to manipulate the diversity of leaf litter in a gradient of monospecific treatments to mixtures of four species of leaves and the presence of a species of diplopod (*Messicobolus sp.*). The diplopod are determinants of decomposition rates but rejected the hypothesis that diplopod regulate decomposition through changes in the composition and richness of the leaf litter mixtures. It was found that increasing the richness of leaves do not necessarily cause an increase in the loss of biomass of leaves that unless it causes a decrease and disappearance of non-additive effects. The identity of the species of leaves, richness and the presence of soil macrofauna are crucial in predicting the effects of diversity on decomposition in cloud forests

Key words: *Ecosystem functioning, Leaf litter mixtures, Macrofauna, nonadditive effects, Soil ecology.*

1. INTRODUCCIÓN

Los estudios sobre descomposición de la materia orgánica en bosques se han intensificado en las últimas décadas, paralelamente con el renacido interés sobre el funcionamiento de la biodiversidad (Wardle y Lavelle 1997). Buena parte de estas investigaciones se han orientado a describir los efectos de las características intrínsecas de las hojas sobre los efectos de la diversidad durante la descomposición (Hunter *et al.* 2003), mientras que el papel de la fauna del suelo durante este proceso, y en particular de los detritívoros, ha sido menos estudiado (Wardle *et al.* 2004, Prescott 2005). Una premisa importante de estas investigaciones es que los materiales vegetales monoespecíficos y multiespecíficos (*i.e.*, involucran varias especies) se descomponen de forma diferente, indicando con ello una posible vía de intervención de la diversidad vegetal en el funcionamiento del ecosistema. En si, este efecto se produciría porque cuando materiales diversos se descomponen mezclados puede haber interacciones sinérgicas y/o antagónicas entre ellos, debido a su diferente composición química (e.g. Wardle *et al.* 1997, Gartner y Cardon 2004, Hättenschwiller y Gasser 2005), entre otras posibles razones (ver Prescott 2005). Por ejemplo, la presencia de especies con más calidad (variación en el contenido de elementos químicos) para los degradadores podría favorecer la velocidad de descomposición del conjunto (Tiunov 2009). En la presente investigación se abordan los efectos de la diversidad del manillo durante la descomposición comparando la pérdida de biomasa de agregados monoespecíficos y multiespecíficos de hojas de cuatro especies de árboles de bosque mesófilo de montaña, en ambos casos considerando la presencia o ausencia de una especie de detritívoro, el diplópodo *Messicobolus* sp.

2. Antecedentes

2.1 Diversidad vegetal y descomposición

Los estudios para comprender el funcionamiento de la diversidad durante la descomposición son muy limitados. En estudios de este tipo, los ecosistemas tropicales, que son los que mayor diversidad albergan, son los menos representados (e.g., Montagnini *et al.* 1993, Álvarez-Sánchez 2001, Scherer-Lorenzen 2007). Además, en la mayoría de las investigaciones en las que se analiza el funcionamiento de la diversidad, se enfocan en el subsistema aéreo y sólo una minoría en el subsistema del suelo. En éstos últimos estudios, casi siempre se analizan los niveles tróficos por separado (Wardle *et al.* 2004). Sin embargo, en los ecosistemas, el subsistema aéreo establece interacciones complejas con el suelo que es necesario conocer a detalle (Chapman y Koch 2007). Ante la acelerada pérdida de biodiversidad de los bosques tropicales de montaña, existe la necesidad profundizar en el conocimiento de los efectos de la diversidad (o pérdida de ésta) durante la descomposición. La comprensión de estos procesos puede tener importantes implicaciones para la conservación y restauración de ecosistemas forestales con condiciones específicas (Nilsson *et al.* 1999, Davidson y Grieve 2006). Esto es en especial relevante en ecosistemas de distribución restringida que están severamente amenazados, como son los bosques mesófilos de montaña.

En México, los bosques mesófilos de montaña son los más diversos florísticamente y también los más amenazados (Ramírez-Marcial *et al.* 2001). En este tipo de ecosistemas, la pérdida de biodiversidad dirigida a determinadas especies es comúnmente provocada por actividades antropogénicas (González-Espinosa *et al.*

2009), o como consecuencia del cambio climático, como ha sido señalado por Schöpfer *et al.* (2005). En el caso de las actividades antropogénicas de la región actúan sobre la diversidad vegetal de los bosques por la extracción selectiva de encinos sobre otras especies, que son frecuentemente usados como combustible. En este contexto, es importante conocer el papel de la biodiversidad de las especies que componen la hojarasca en la descomposición para comprender las retroalimentaciones que se establecen entre el subsistema aéreo y los niveles tróficos del suelo (Ball *et al.* 2008), y para poder predecir o modelar el proceso de la descomposición con más precisión (Prescott 2005).

La descomposición de la materia orgánica en los ecosistemas terrestres resulta crítica para la disponibilidad y asimilación de nutrientes por parte de las plantas (Odum y de la Cruz 1963, Burton y Likens 1975, Álvarez-Sánchez 2001, Wardle *et al.* 2004). Esta descomposición determina la transformación de los materiales orgánicos en compuestos inorgánicos simples que pueden ser asimilados por la vegetación (Cadisch y Giller 1997, Lavelle y Spain 2001). El suelo forestal suele clasificarse en tres capas (*sensu* Álvarez-Sánchez y Naranjo-García 2003, Sayer 2006): (1) la parte más superficial o capa de mantillo que está compuesta de hojas, ramas, frutos, flores, raíces y restos de animales escasamente descompuestos; (2) la capa intermedia o de fermentación (o de mantillo fragmentado) que está compuesta de materiales en estado avanzado de descomposición pero que se reconocen a simple vista; y (3) la parte más profunda o capa de humus que se localiza justo encima del suelo mineral, y en la que los componentes del mantillo están ya transformados completamente en compuestos más simples.

Las características del mantillo (dureza, composición química, contenidos fenólicos y cantidad de taninos) afectan directamente la descomposición (Hättenschwiler *et al.* 2005) y al almacenamiento de nutrientes en el suelo, y a través de estos procesos, el mantillo también puede condicionar al subsistema aéreo favoreciendo o dificultando el crecimiento vegetal (Ball *et al.* 2008). A su vez, el subsistema aéreo regula la descomposición a través de la producción primaria del ecosistema ya que es la principal fuente de materia y energía para dicho proceso (Cadisch y Giller 1997). En el caso de los ecosistemas de bosque mesófilo de montaña del sur de México, el aporte vegetal al mantillo en forma de hojas puede ser entre 50% y 90% del total acumulado anualmente (Williams-Linera y Tolome 1996, Lavelle y Spain 2001, Rocha-Loredo y Ramírez-Marcial 2009), y el resto son flores, frutos o material leñoso.

Por lo general, dos terceras partes del mantillo forestal corresponden a materiales más blandos y de mayor calidad que suelen descomponerse durante el primer año. Mientras que, la otra tercera parte, sigue un proceso más lento que puede prolongarse por varios años como todo el material leñoso (Álvarez-Sánchez y Naranjo-García 2003). Además de la calidad del mantillo, que se refiere a la relación C/N y el porcentaje de K contenido en las hojas (Heal *et al.*, 1997), las diferentes velocidades de descomposición están condicionados por factores como el clima, el tipo de sustrato mineral, el tamaño de los materiales, y las características de la fauna del suelo (Gunarson *et al.* 1988, Couteaux M. *et al.* 1995, Aerts 1997, Lavelle y Spain 2001, Berg y McLaugherty 2003, Tiunov 2009). Estos elementos determinan las características de los cuatro procesos que conforman la descomposición; a saber, la lixiviación,

fragmentación, humificación y mineralización. La lixiviación (i.e., lavado y arrastre de compuestos solubles en agua), y la fragmentación (i.e., rompimiento físico, o disminución del tamaño de los componentes del mantillo), son los procesos iniciales y ocurren de forma rápida (Singh y Gupta 1977). Mientras que la mineralización y la humificación son dos procesos más lentos y antagónicos que dependen de la microbiota del suelo (Paul *et al.* 2000, Coleman *et al.* 2004). La mineralización es la transformación de nutrientes y otros compuestos orgánicos a compuestos inorgánicos simples, asimilables para las plantas. La humificación es la transformación de moléculas orgánicas a compuestos también orgánicos y estables que son resistentes a la descomposición (Lavelle *et al.* 1993). Se ha encontrado que la mineralización y la humificación están fuertemente influenciadas por la presencia de macrofauna durante la descomposición (Cárcamo *et al.* 2000). De esta manera, en los sustratos sin fauna se favorece en mayor medida la mineralización, mientras que en presencia de fauna se propicia la humificación por la generación de heces (Setälä y Huhta 1991, Lavelle *et al.* 1993).

2.2 Descomposición de mezclas multiespecíficas de hojas

Se ha observado que cuando las hojas de una especie se descomponen aisladas pueden tener comportamientos distintos que cuando se descomponen mezcladas con otras especies (Wardle *et al.* 1997, Hunter *et al.* 2003). Esto sugiere una conexión entre la riqueza de especies de la comunidad vegetal y el proceso de descomposición (Wardle *et al.* 1997, Hector *et al.* 2000, Gartner y Cardon 2004, Hättenschwiller *et al.* 2005). No obstante hay estudios que sugieren que la diversidad vegetal podría no tener

efectos sobre la descomposición (Chapman *et al.* 1988, Blair *et al.* 1990, Wardle *et al.* 1997), o que, si los tiene, serían más bien una consecuencia indirecta de las características intrínsecas de las especies vegetales involucradas y de las diferentes calidades de las hojas que aportan (Salamanca *et al.* 1998, Cárcamo *et al.* 2000, Hoorens *et al.* 2003, Smith y Bradford 2003, Hättenschwiler y Gasser 2005, Swan y Palmer 2006, Lecerf 2007, Harguindeguy *et al.* 2008).

Existen varios mecanismos hipotéticos mediante los cuales las hojas de distintas especies pueden interactuar (i.e., mostrar comportamiento no aditivo) para modificar el proceso de descomposición. La interacción entre especies es reconocida cuando hojas de una especie de árbol estimulan o disminuyen la descomposición de otras hojas con las que está en contacto. Si hay una estimulación de la pérdida de biomasa en las mezclas se llama sinergia, si hay una disminución de la pérdida de biomasa de las hojas en una mezcla entonces es una interacción antagónica. Flyes y Flyes (1993) sustentan la hipótesis de las diferencias de composición química de las hojas entre especies. Esta propuesta establece que las hojas de mayor calidad aportan compuestos químicos que facilitan la descomposición de las hojas con menor calidad (Salamanca *et al.* 1988, McTierman *et al.* 1997, Wardle y Lavelle 1997, Hättenschwiler *et al.* 2005, Schimel y Hättenschwiler 2007). En estos casos la calidad de las hojas de acuerdo con Heal *et al.* (1997), está determinada por la relación Carbono (C) / Nitrógeno (N) y el porcentaje de Potasio (K) contenido en las hojas. De esta manera, las hojas de rápida descomposición tienen una relación C/N < 20, un contenido de N > 2.5%, y de K > 1%. De acuerdo con Gunarson *et al.* (1988) y Tiunov (2009), esta transferencia de compuestos estaría regulada por los microorganismos a través de la

utilización diferencial de las hojas de acuerdo a su composición química. Además, sería altamente dependiente del tamaño y la calidad de las hojas involucradas. Más aún, de acuerdo a las condiciones de tamaño y calidad de los fragmentos de hojas en descomposición, la transferencia de compuestos puede actuar como transporte activo o como difusión pasiva. En hojas sin fragmentar, se observa mayormente el transporte activo, mientras que cuando las hojas están altamente fragmentadas suele predominar la difusión pasiva.

En el transporte activo se mueven preferentemente nutrientes entre hojas de mayor calidad a las de menor calidad, y no compuestos inhibidores. En consecuencia, se incrementa la descomposición de las hojas de menor calidad. Por su parte, la difusión pasiva está provocada en las hojas altamente fragmentadas y es regulada por la acción microbiana. La difusión pasiva puede producir inhibición-estimulación simultánea del crecimiento microbiano. Esto es debido a que el intercambio entre hojas es tanto de nutrientes como de compuestos inhibidores como los fenoles (McArthur *et al.* 1994, Hättenschwiller y Vitousek 2000).

En los casos de las mezclas de hojas altamente fragmentadas, la descomposición puede ser retardada, acelerada o no afectada (Gunarson 1988, Tiunov 2009). De ésta manera, las características químicas (Berg y McLaugherty 2003, Smith y Bradford 2003) y el nivel de fragmentación de la hojarasca (Gunarson 1988, Tiunov 2009), determinan el comportamiento aditivo o no aditivo durante la descomposición en mezclas de hojas.

Como se mencionó anteriormente el tamaño de los componentes del mantillo puede tener grandes consecuencias en los efectos de la diversidad de la mezcla de

hojas durante la descomposición. En estos casos la presencia de detritívoros como los diplópodos juega un papel crucial en la fragmentación del mantillo (Seastedt y Crossley 1984, Dangerfield y Milner 1996, Cárcamo *et al* 2000, Hättenschwiler y Gasser 2005). Aunque sus efectos últimos sobre la descomposición son aún poco conocidos (Cárcamo *et al* 2000, Hunter *et al.* 2003, Hättenschwiler y Gasser 2005, Prescott 2005, Schädler y Brandl 2005, Wardle 2006). Los diplópodos, y especialmente los pertenecientes al género *Messicobolus* (Messicobolidae), son los macro-degradadores más abundantes y con más biomasa en el bosque mesófilo de montaña en la EBH (Morón-Ríos y Huerta-Lwanga 2006, y observaciones preparatorias del presente estudio realizadas en el verano del 2007 en una parcela de 430 m²). En una parcela de 1,960 m² en la que se recolectaron 167 individuos de *Messicobolus*, se encontró que casi todos (96%) estaban entre 2 y 8 cm de profundidad del mantillo, con un peso promedio individual de 3.5 ± 1.094 g (de, n = 90) (datos no publicados); una distribución que reforzó la impresión inicial de que este grupo resulta clave para la descomposición de la hojarasca, y se decidió seleccionarlo para el experimento. Durante su alimentación, los diplópodos pueden fragmentar directamente las hojas y sustratos más resistentes y mezclarlos con sus movimientos dentro del matillo (Gunarson 1988, Lavelle y Spain 2001, Bardgett 2005). Esto puede tener consecuencias importantes para la descomposición en bosques tropicales, dado que entre un 30% y un 40% del mantillo total procesado en un año lo es gracias a la actividad de los diplópodos (Dangerfield 1994, Álvarez-Sánchez 2001). Las preferencias de consumo en la macrofauna no siempre se comportan de la misma manera. Por ejemplo, Cárcamo *et al.* (2000) y Hättenschwiler y Gasser (2005) señalaron que los diplópodos tienen preferencias por hojas de especies de alta calidad, mientras que Seeber *et al.* (2006)

señalo que la macrofauna prefiere hojas de baja calidad como las usadas en este estudio. En este estudio se prueba la hipótesis de que los diplópodos regulan la función de la diversidad sobre la descomposición por selección del sustrato.

Por otro lado, los diplópodos también pueden tener importantes efectos indirectos sobre la descomposición. Por ejemplo, a través de sus heces –incrementan la lixiviación y liberación de compuestos orgánicos, y también enriquecen con ellas el suelo con microorganismos degradadores que viven en simbiosis en su aparato digestivo aportándoles enzimas necesarias para la digestión; o promoviendo inicialmente una mayor actividad bacteriana debido a la más rápida liberación de carbono que tiene lugar cuando se fragmentan los materiales vegetales; o también, más tarde, limitando esa misma actividad bacteriana por la liberación de inhibidores solubles en agua como los polifenoles (Gunarson *et al.* 1988, Cárcamo *et al.* 2000, Hättenschwiler y Vitousek 2000, Hättenschwiler y Brestscher 2001, Lavelle y Spain 2001, Hättenschwiler *et al.* 2005). Otros efectos indirectos podrían derivarse de la alternación misma de la diversidad del mantillo, dado que hojas de diferentes especies suelen ser consumidas por los diplópodos de forma diferencial, lo que puede reducir la diversidad del mantillo y, en consecuencia, los posibles efectos de dicha diversidad sobre la descomposición (Cárcamo *et al.* 2000, Hunter 2003, Hättenschwiler y Gasser 2005, Hättenschwiler *et al.* 2005, Schädler y Brandl 2005).

Las investigaciones realizadas hasta la fecha sugieren que los detritívoros, y más concretamente los diplópodos, pueden influir tanto en la dirección como en la magnitud de los cambios químicos del mantillo, así como interaccionar con los efectos de la diversidad del mismo sobre la descomposición (Hunter *et al.* 2003). El entendimiento de

estos procesos y sus consecuencias para la descomposición y el ciclo de nutrientes pueden tener importantes implicaciones para la conservación y restauración de ecosistemas forestales (Nilsson *et al.* 1999, Davidson y Grieve 2006).

3. Objetivo

- Determinar el efecto del diplópodo *Messicobolus* sp. sobre la descomposición de las hojas de cuatro especies de árboles en tratamientos monoespecíficos y en mezclas.

Objetivos particulares

1. Determinar el efecto del diplópodo *Messicobolus* sp. sobre las interacciones que se establecen entre mezclas de hojas de diferentes especies y sobre la riqueza de dichas mezclas.
2. Identificar las interacciones que se establecen durante la descomposición de mezclas de hojas de las cuatro especies de árboles más abundantes de la Estación Biológica Cerro del Huitepec.
3. Determinar el efecto de la riqueza de hojas del mantillo sobre el proceso de descomposición.

4. MÉTODOS

4.1 Sitio de estudio

La Estación Biológica Cerro del Huitepec (EBH) (16° 44' 38" N y 92° 40' 15" O) es una reserva privada de 136 ha ubicada en la parte NE del cerro Huitepec, en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas (Figura 1). Forma parte de un cono cinerítico con altitudes desde los 2,230 m hasta los 2,710 m, con laderas muy inclinadas con pendientes de 40-60%. El clima es subhúmedo templado con abundantes lluvias en verano. La precipitación media anual es de 1,300 mm, y la temperatura media anual oscila entre 14° C y 15° C (García 1988). Los suelos tienen un pH entre 5.2 y 5.5, contenidos de carbono de 5.1 - 5.3% y nitrógeno total de 0.4 - 0.6% (Luna-Cozar 2005), y son de tipo cambisol vértico y gléyico, con tonos café oscuros y negros en las capas más altas, y con colores anaranjados o rojos por debajo de los 50 cm de profundidad (Mera-Ovado 1989). La profundidad promedio del mantillo es de 11 cm y varía entre 4 cm y 23 cm. La humedad del mantillo en el sitio de estudio varía espacialmente y de acuerdo a la época del año siendo de un 35% en la estación seca y superando el 75% en la estación de lluvias (datos no publicados).

El bosque mesófilo de montaña, o bosque de niebla, es el ecosistema florísticamente más diverso de México, y uno de los más amenazados por los cambios de uso del suelo (Ramírez-Marcial *et al.* 2001). La EBH incluye uno de los últimos remanentes de bosque de niebla de la región central de Los Altos de Chiapas (Figura 1), contiene el 32% de la riqueza florística registrada para dicha región (Ramírez Marcial *et al.* 1998), y ha sido identificada por la Comisión Nacional para el

Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) como un área prioritaria para la conservación (Arriaga *et al.* 2000). Este bosque se distribuye entre los 2,400 m y 2,700 m e incluye unas 125 especies de plantas vasculares. Los principales componentes del bosque son, *Quercus laurina* y *Q. crassifolia*, especies que llegan a alcanzar de 30 m a 35 m de altura en el dosel, y *Clethra chiapensis*, *Persea americana* y *Styrax Magnus*, de entre 20 m y 25 m del subdosel (Ramírez-Marcial *et al.* 1998).

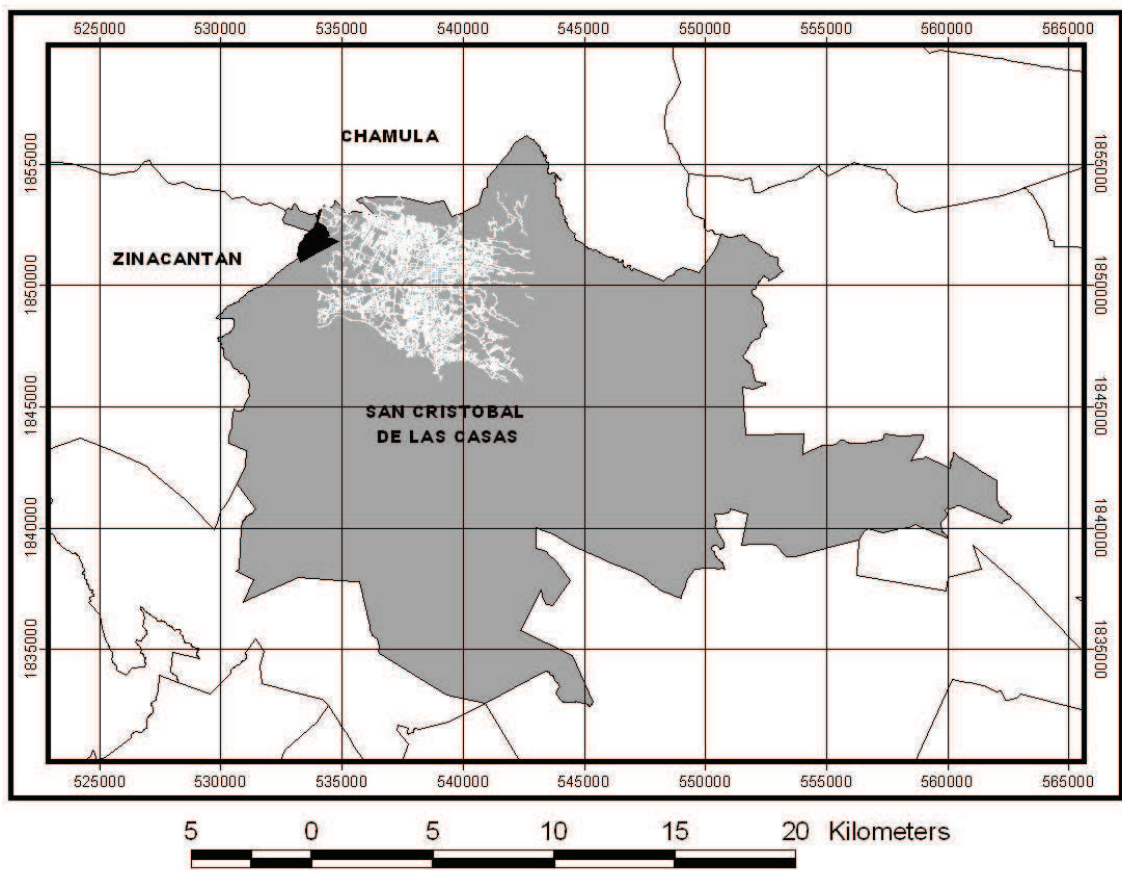
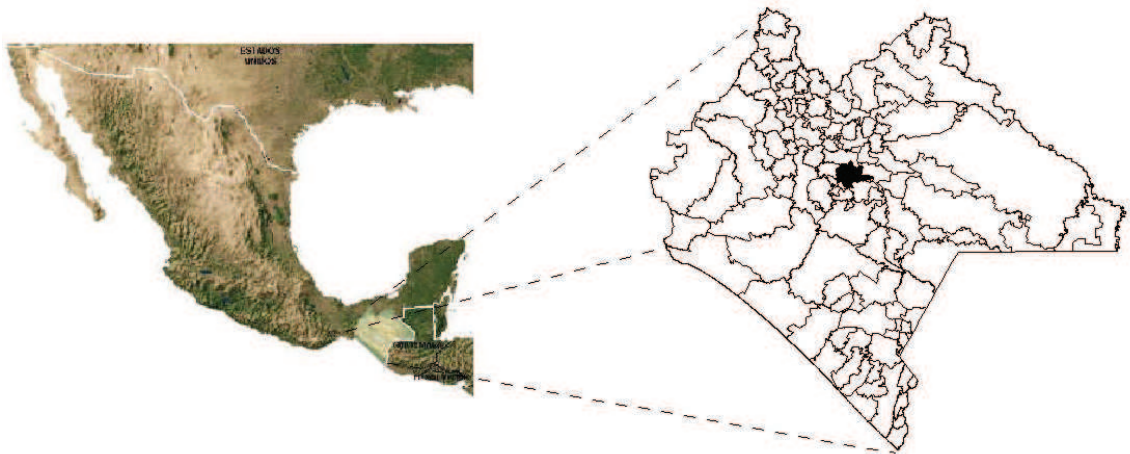


Figura. 1. Localización de la Estación Biológica Cerro del Huitepec y los límites de municipios colindantes en Los Altos de Chiapas. Mapa por E. Valencia, LAIGE-ECOSUR.

4.2 Experimento de descomposición de hojarasca

Para el presente estudio, se realizó un experimento en condiciones de laboratorio, y se utilizaron hojas de las cuatro especies de árboles más abundantes del bosque sucesional intermedio del bosque mesófilo de la EBH; a saber, *Quercus crassifolia*, *Q. laurina*, *Styrax magnus* y *Clethra chiapensis* (Ramírez Marcial *et al.* 1998). La hojarasca de distintas especies puede presentar comportamientos diferentes conforme se suceden las etapas de la descomposición por ejemplo cuando comienza la descomposición es más rápida y se desacelera con el tiempo (Hättenschwiler y Prescott 2000, Gasser 2005), se estableció un estado de descomposición homogéneo para todas las especies. Para esto, las hojas de las cuatro especies se colectaron a 5 cm de profundidad, que está antes de la capa humificada de suelo mineralizado. Fueron seleccionadas las hojas del mantillo que era fácil reconocer a simple vista la especie a la que pertenecían. Se evitó usar hojas recién caídas, ya que los diplópodos no son capaces de ingerir éstas (Gunarson *et al.* 1988, pers. obs.).

Los diplópodos se colectaron entre julio y agosto de 2007 en el bosque mesófilo de la EBH. Se eligieron individuos con un peso inicial de $2.0 - 5.8 \pm 1.94$ g. Antes del experimento los diplópodos se mantuvieron durante 15 días alimentados con mantillo original del bosque mesófilo de donde fueron colectados para asegurar que estuvieran aclimatados. Después de 15 días de aclimatación, los organismos se pesaron y el mantillo original se reemplazó por 20 g de una mezcla de hojas de acuerdo a la categoría correspondiente al diseño del experimento (Tabla 1). Para efectos de este trabajo la diversidad será considerada como la riqueza de hojas presentes en cada tipo de mezcla con un diplópodo de una única morfoespecie del género *Messicobolus*. Cada

15 días entre diciembre de 2007 y abril de 2008, se cambió la mezcla de hojas (nueve ocasiones). Los 20g de hojas suministrados fue equivalente a 10% de la producción promedio mensual por metro cuadrado en un bosque de encino de Los Altos de Chiapas que presenta condiciones similares al de la EBH (Rocha-Loredo 2009). Cada tratamiento se colocó en un recipiente de plástico de un litro de capacidad (0.12 m de diámetro y 0.13 m de altura) cubierto con malla de nylon con abertura de 0.5 mm. Un diplópodo por tratamiento fue alimentado cada 15 días bajo el arreglo de 14 mezclas de hojas de las especies seleccionadas. Los tratamientos monoespecíficos proporcionan los valores esperados de pérdida de biomasa para cada una de las especies cuando se descomponen de forma aislada. Las mezclas son los tratamientos donde se combinan dos, tres o cuatro especies (Tabla 1). Cada uno de los 14 tratamientos tuvo seis repeticiones y dos niveles, uno con diplópodo y otro sin diplópodo, lo que resultó en un total de 168 recipientes (Tabla 1). También se diseñó un tratamiento (Tratamiento 15) en el cual se alimentaba a los diplópodos cada 15 días con 20 g de mantillo original del bosque mesófilo donde fueron colectados, sin determinar el número de especies de la hojarasca que pudo haber contenido. Este tratamiento consta de seis repeticiones con diplópodos y seis repeticiones sin diplópodos. Este tratamiento sirvió para estimar las tasas de consumo del mantillo original del sitio.

Tabla 1. En total se organizaron a4 combinaciones de hojas de las cuatro especies de árboles seleccionadas (Qc.=*Quercus crassifolia*, Ql.=*Quercus laurina*, Sm.=*Styrax magnus* y Cch.= *Clethra chiapensis*). El nivel de riqueza indica el número de especies de las hojas contenidas en la mezcla. Cantidad de biomasa se refiere a la proporción de biomasa suministrada de hojarasca de cada especie por tratamiento cada 15 días (g).

| Nivel de riqueza | Cantidad de biomasa (g) | Combinaciones |
|------------------|-------------------------|--|
| 1 | 20 | Qc. vs Ql. vs Sm. vs Cch. |
| 2 | 10 | Qc. vs Ql. / Qc. vs Sm. / Qc. vs Cch. / Ql. vs Sm. / Ql. vs Cch. / Sm. vs Cch. |
| 3 | 6.6 | Qc. vs Ql. vs Sm. / Qc. vs Ql. vs Cch. / Qc. vs Sm. vs Cch. |
| 4 | 5 | Qc. vs Ql. vs Sm. vs Cch. |

4.3 Análisis de laboratorio

A lo largo del experimento se tomaron cinco muestras de heces de los diplópodos de cada tratamiento, para determinar su actividad microbiana. En otras cinco muestras se determinó el contenido y cantidad de nutrimentos (Calcio, Fósforo, Magnesio, Potasio, Carbono y Nitrógeno) y taninos en las hojas de cada una de las cuatro especies de árboles que se utilizaron en el experimento. Todos los análisis se llevaron a cabo en los laboratorios de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), con excepción de la determinación de Carbono y Nitrógeno, que se efectuó en el Laboratorio de Bromatología, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Yucatán.

La determinación de Potasio, Magnesio y Calcio se llevó a cabo por el método de espectrofotometría de absorción atómica de flama (Inorganic Analyses 1993) y la de P se obtuvo mediante el método de solubilización de P por digestión con HNO₃/HClO₄. La determinación de taninos condensables se hizo mediante una curva de cinco puntos de calibración con catequina como estándar y lectura en espectrofotómetro UV/Vis a 500 nm. La determinación de lignina fue por oxidación con permanganato de potasio y filtración con crisol Gooch y la de celulosa mediante incineración a 550° C / 2 horas en mufla calibrada (Van Soest 1994). Finalmente para la determinación de C y N, las muestras fueron analizadas con un autoanalizador Leco CN2000.

4.4 Respiración microbiana

La respiración microbiana en heces de diplópodos se analizó cada 15 días. En cada caso, se tomaron tres muestras de 3 ± 0.1 g de peso húmedo (79% humedad) que luego fueron incubadas a una temperatura de 24° C durante tres días. La producción de CO₂ se midió según el método propuesto por Alef (1995); cada 24 horas a partir de la fecha inicial de incubación y a lo largo los tres días que se dejó transcurrir este proceso. Se utilizaron frascos con tapa de rosca en los que en el fondo se colocaron las heces y un frasco menor sin tapa con 10 ml de NaOH (0.05 M), que funcionó como trampa para adsorber el CO₂ producido por la actividad microbiana de las heces (Alef 1995). Se colocaron también cinco frascos con NaOH, pero sin heces, como grupo testigo para determinar el CO₂ ambiental que no es producido por la actividad microbiana. Después de 24 horas el carbonato contenido en los 10 ml de NaOH fue precipitado con 0.3 ml de

BaCl (0.5 M), mientras que el exceso de NaOH fue titulado con HCl a 0.05 M empleando fenoftaleína como indicador.

Los resultados de contenido de CO₂ fueron obtenidos a partir de la siguiente fórmula (ver Alef 1995):

$$CO_2(sw)/t = 1.1(vo - v)/dwt$$

donde *sw* es el peso seco en gramos de la muestra de heces analizada; *t* son las horas de incubación; *vo* y *v* corresponden a las cantidades (en ml) de HCl usadas para titular los blancos y las muestras, respectivamente; *dwt* es igual al peso seco de 1 g de heces en húmedo; y 1.1 es un factor de conversión (1 ml 0.05 M de NaOH = 1.1 mg CO₂).

4.5 Análisis estadísticos

Los datos acumulados durante los 135 días que duró el experimento fueron utilizados para obtener valores promedio de pérdida de biomasa de hojas (peso húmedo) de cada especie de árbol. Estos promedios, expresados en porcentaje respecto al valor de biomasa inicial, se transformaron con raíz cuadrada con lo cual se cumplieron los supuestos paramétricos del análisis de varianza (ANDEVA; Sokal y Rohlf 1981). Para detectar comportamientos aditivos o no aditivos (interacciones) en la descomposición de las especies de hojas en mezclas, se comparó la pérdida de biomasa de cada especie cuando estuvo en tratamientos monoespecíficos y cuando estuvo en mezclas. Para esto, se usó la prueba del signo de Wilcoxon donde los valores se consideraron diferentes a una $P < 0.05$. Los valores esperados en las mezclas de dos hojas se obtuvieron mediante la ecuación:

$$\text{Valor Esperado} = (0.5E_1 + 0.5E_2)$$

Y los valores esperados para las mezclas con hojas de más de dos especies se obtuvieron mediante la ecuación:

$$\text{Valor Observado} = (E_1 + E_2 + \dots + E_n) / N$$

Donde N es el número de especies de hojas presentes en la mezcla y cada término E representa la pérdida de biomasa de las hojas de una especie cuando se descompone aislada de otras especies. Luego se compararon éstos valores esperados con los valores reales observados en las mezclas experimentales según Wardle *et al.* (1997).

Para determinar el efecto de la diversidad sobre la descomposición se usó ANDEVAs de dos vías o criterios de clasificación donde se evaluó el efecto de la riqueza y la composición de las mezclas sobre la descomposición con el efecto fauna (presencia/ausencia de diplópodo). El factor riqueza está compuesto de las mezclas con hojas agrupadas por número de especies. También se usó ANDEVA con dos criterios de clasificación para determinar el efecto de la presencia de cada una de las especies de hojas al descomponerse en las mezclas, para lo que se analizaron los tratamientos agrupados por la presencia de hojas de cada especie en particular, independientemente del número e identidad de las otras especies presentes en las mezclas. Para los ANDEVAs se aceptaron o se rechazaron las diferencias de medias con 95% de confiabilidad seguidos de la prueba *a posteriori* de DMS para identificar la variación entre medias (Sokal y Rohlf 1981). Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando SPSS-v15.0.

5. Resultados

5.1 Consumo de mantillo

La pérdida de biomasa del mantillo original del bosque en un periodo de 135 días fue en promedio de 7% en tratamientos sin fauna y de 30% de los tratamientos con fauna.

Esto equivale a que el mantillo perdió un 300% más de biomasa en presencia de diplópodos. El consumo promedio de mantillo por diplópodo por día fue 12% del peso vivo del diplópodo. Por otra parte, en cuanto a la actividad microbiana en las heces producidas en los tratamientos con mezclas, no varió entre las diferentes condiciones de mezclas de hojas consumidas por los diplópodos ($F_{4, 74}=0.93$, $P=0.53$). Las hojas de las cuatro especies de árboles usadas para los experimentos (las más abundantes en la EBH) son un grupo de lenta descomposición (Tabla 2) ya que presentan valores fuera de los niveles indicados por Heal *et al* (1997) para especies de rápida descomposición.

Tabla 2. Calidad de las hojas de las cuatro especies de árboles estudiados. Los valores corresponden al contenido de sustancias químicas en una muestra para cada especie.

| Especie | Taninos (mg) | P | K | Ca | Mg | Lignina | Celulosa | C | N | C / N | Lignina / N |
|-----------------------|--------------|-------|------|------|------|---------|----------|-------|------|-------|-------------|
| <i>Q. crassifolia</i> | 0.00122 | 0.021 | 0.27 | 1.58 | 0.17 | 70.40 | 16.57 | 42.16 | 0.99 | 42.58 | 71.11 |
| <i>Q. laurina</i> | 0.00162 | 0.051 | 0.17 | 1.97 | 0.19 | 55.77 | 11.14 | 42.18 | 1.51 | 27.93 | 36.93 |
| <i>S. magnus</i> | 0.00120 | 0.066 | 0.17 | 1.75 | 0.20 | 80.96 | 12.00 | 42.00 | 1.77 | 23.72 | 45.74 |
| <i>C. chiapensis</i> | 0.00108 | 0.055 | 0.29 | 1.74 | 0.32 | 85.02 | 11.76 | 40.43 | 1.35 | 29.94 | 62.97 |

5.2 Descomposición de hojas en tratamientos monoespecíficos

Dentro del factor especie, las hojas de *Q. laurina* fueron las que tuvieron menor pérdida de biomasa (7%) de acuerdo a la prueba de Tukey (Tabla 3). En tratamientos monoespecíficos la interacción entre factores (Especie de las hojas y presencia de fauna) no fue significativa ($F_{3,48}=0.46$, $P=0.71$) (Tabla 4). El factor fauna por sí solo fue determinante en la pérdida de biomasa de las hojas ($F_{1,48}=61.17$, $P<0.05$) y el factor especie fue marginalmente significativo ($F_{3,48}=2.77.16$, $P=0.05$) (Tabla 5).

Tabla 3. Porcentaje promedio de pérdida de biomasa al cabo de 135 días en muestras de hojarasca de cuatro especies de árboles que son dominantes en el bosque mesófilo de montaña de la EBH (n = 90). Los valores sobre la diagonal (negritas) indican el valor esperado en tratamientos monoespecíficos. (*) Aumento significativo en la pérdida de biomasa con respecto al valor esperado (comportamiento aditivo). Las columnas del 11 al 14 indican los tratamientos con mezclas de más de dos especies, los datos por arriba y por debajo de la diagonal representan el porcentaje de pérdida de biomasa de las hojas de cada especie cuando estuvo en combinación con hojas de las especies enlistadas en el renglón de encabezado (Ver detalle en la Tabla1).

| ESPECIE | MEZCLAS | | | | | | | |
|-----------------------|-----------------------|-------------------|------------------|----------------------|-----|-----|-----|-----|
| | <i>Q. crassifolia</i> | <i>Q. laurina</i> | <i>S. magnus</i> | <i>C. chiapensis</i> | T11 | T12 | T13 | T14 |
| Con Diplópodo | | | | | | | | |
| <i>Q. crassifolia</i> | 35 | 37 | 33 | 46 | 26 | 32 | 27 | 22 |
| <i>Q. laurina</i> | 33 | 28 | 39 | 37 | 33 | 30 | | 25 |
| <i>S. magnus</i> | 31 | 37 | 38 | 33 | 32 | | 30 | 35 |
| <i>C. chiapensis</i> | 45 | 40 | 93 | 40 | | 33 | 39 | 37 |
| Sin Diplópodo | | | | | | | | |
| <i>Q. crassifolia</i> | 16 | 14 | 26* | 18 | 16 | 11 | 10 | 12 |
| <i>Q. laurina</i> | 10 | 7 | 25* | 25* | 13* | 17* | | 11 |
| <i>S. magnus</i> | 17* | 20* | 12 | 8 | 7 | | 14 | 15 |
| <i>C. chiapensis</i> | 23* | 23* | 76* | 13 | | 21 | 19 | 16 |

5.3 Descomposición de hojas en mezclas multiespecíficas

La media de la tasa diaria de pérdida de biomasa no varió entre los tratamientos agrupados por número de especies (riqueza) ($F_{3, 48}=2.34$, $P=0.09$); pero sí varió con la presencia de fauna ($F_{1, 48}=59.41$, $P<0.05$). El modelo explicó más del 40% de las diferencias de la pérdida de biomasa (Tabla 4). Sin embargo se identificó la tendencia de menor pérdida de biomasa cuando aumenta la riqueza. Tampoco hubo interacción entre los factores principales ($F_{3, 48}=0.12$, $P=0.95$) (Fauna/Riqueza). También se hizo contrastes con las mezclas agrupadas por el número de especies: mezclas de hojas con 2 vs. 3, 2 vs. 4 y 3 vs. 4 especies. En todas las comparaciones hubo efecto significativo de la presencia de fauna sobre la pérdida de biomasa (Tabla 4). Por otro lado, sólo el grupo de mezclas de hojas de dos especies tuvieron mayor pérdida de biomasa que los grupos de mezclas con hojas de tres y cuatro especies, que resultaron tener pérdidas de biomasa similares (Tabla 4, Figura 2).

Posteriormente, se agruparon las medias de pérdida de biomasa de las hojas de cada especie y se comparó entre especies vegetales, usando después la prueba de Bonferroni (Sokal y Rohlf 1981). Se encontró que sí hubo diferencias significativas de pérdida de biomasa determinadas por la identidad de las especies ($F_{3, 300}=5.67$, $P<0.05$). En estos casos las hojas de *C. chiapensis* son las que presentaron mayor pérdida de biomasa con respecto al resto de las hojas de las otras especies. Pero no hubo interacción significativa entre la presencia de fauna y la identidad de las hojas ($F_{3, 300}=0.85$, $P=0.47$). Por lo cual, la identidad de las especies si influye o determina las tasas de pérdida de biomasa del mantillo (Tabla 5).

Tabla 4. Estimaciones de Análisis de Varianza (ANDEVA) con dos criterios de clasificación que muestra el efecto de Fauna y Riqueza en la sobre la pérdida de biomasa. Se determinaron diferencias cuando $P < 0.05$.

| | Fuente | gl | SC | CM | F | P |
|-------------------------|---------------|-----|----------|-------|--------|-------|
| Especies aisladas | Fauna | 1 | 68.66 | 68.66 | 61.17 | <0.05 |
| | Especie | 3 | 9.33 | 3.11 | 2.77 | 0.054 |
| | Fauna/Especie | 3 | 1.54 | 0.51 | 0.46 | 0.712 |
| | Total | 48 | 1,127.20 | | | |
| Dos vs Tres vs Cuatro | Fauna | 1 | 42.14 | 42.14 | 59.41 | <0.05 |
| | Riqueza | 2 | 4.94 | 1.64 | 2.34 | 0.088 |
| | Fauna/Riqueza | 2 | 0.22 | 0.08 | 0.12 | 0.949 |
| | Total | 48 | 1,221.89 | | | |
| Dos vs Tres especies | Fauna | 1 | 86.02 | 86.02 | 151.82 | <0.05 |
| | Riqueza | 1 | 12.44 | 12.44 | 21.95 | <0.05 |
| | Fauna/Riqueza | 1 | 0.21 | 0.21 | 0.38 | 0.54 |
| | Total | 108 | 2996.50 | | | |
| Dos vs Cuatro especies | Fauna | 1 | 35.25 | 35.25 | 57.27 | <0.05 |
| | Riqueza | 1 | 7.09 | 7.09 | 11.52 | <0.05 |
| | Fauna/Riqueza | 1 | 0.19 | 0.19 | 0.31 | 0.58 |
| | Total | 84 | 2,438.92 | | | |
| Tres vs Cuatro especies | Fauna | 1 | 27.78 | 27.78 | 46.53 | <0.05 |
| | Riqueza | 1 | 0.11 | 0.11 | 0.18 | 0.67 |
| | Fauna/Riqueza | 1 | 0.02 | 0.02 | 0.03 | 0.87 |
| | Total | 48 | 1,083.05 | | | |

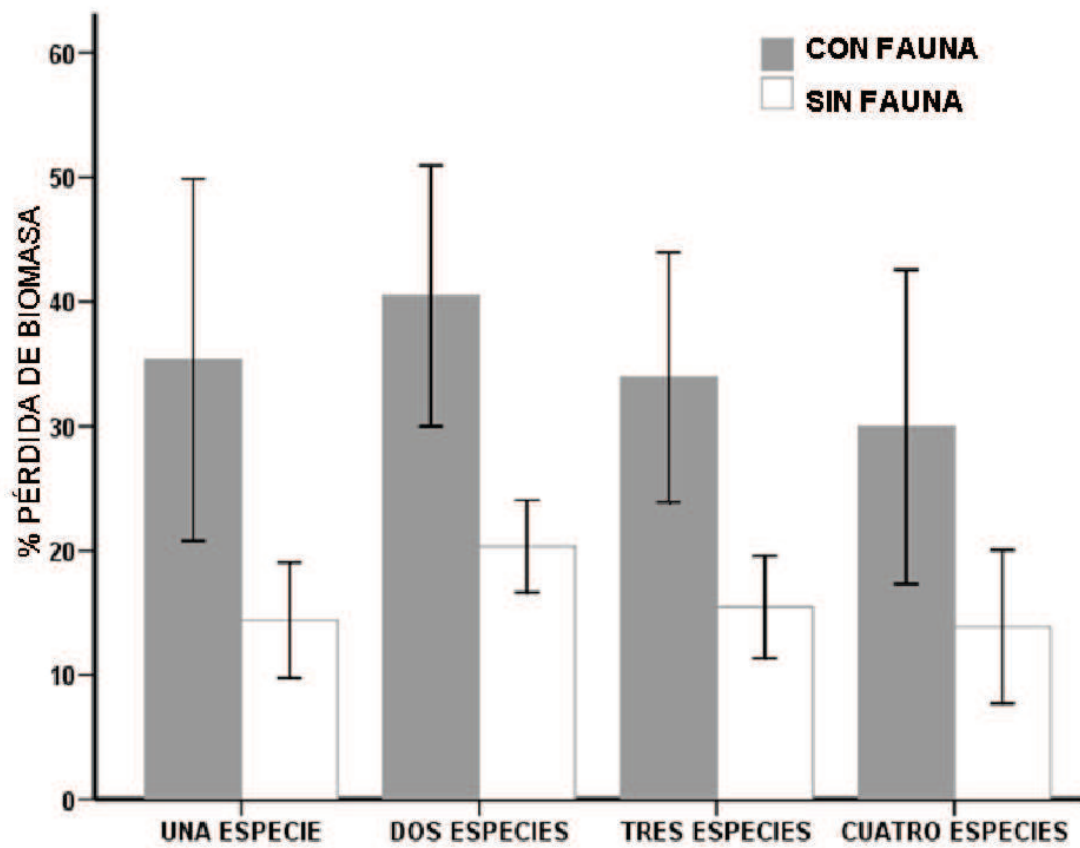


Figura 2. Comparación de pérdida de biomasa de los tratamientos agrupados por número de especies con diplópodos y sin diplópodos. Las barras representan intervalos de confianza a 95 % (n = 54).

5.4 Comportamiento no aditivo

La riqueza de especies de árboles tuvo efecto sobre la manifestación del comportamiento no aditivo ($F_{3, 36}=18.00$, $P<0.05$; Tabla 5), al igual que la presencia de fauna (diplópodo) ($F_{1, 36}=8.00$, $P<0.01$). También hubo interacción significativa entre la presencia de fauna y la riqueza ($F_{2, 36}=8.00$, $P<0.01$). Aquí el grupo de mezclas de hojas con dos especies son las que presentaron comportamiento no aditivo, mientras que las mezclas de hojas con tres y cuatro especies presentaron solamente comportamiento aditivo. Se encontró que en ausencia de diplópodo es donde se manifestaron los casos de comportamiento no aditivo. En las mezclas con fauna, las hojas de las cuatro especies presentaron interacciones nulas (comportamiento de descomposición aditivo) (Tabla 3). En los tratamientos sin fauna el 40% de las mezclas presentaron interacciones sinérgicas (comportamiento de descomposición no aditivo) y el resto interacciones nulas. Ninguna de las mezclas de especies de hojas presentó interacciones antagónicas (Tabla 3).

Tabla 5. Resumen de ANDEVA con dos criterios de clasificación que muestra el efecto Fauna y Riqueza o Identidad sobre la manifestación del comportamiento no aditivo. Se establecieron diferencias a una $P < 0.05$. *Qc.* = *Quercus crassifolia*, *Ql.* = *Quercus laurina*, *Sm.* = *Styrax magnus*, *Cch.* = *Clethra chiapensis*

| | Fuente | gl | SC | CM | F | P |
|----------------------------------|---------------|-----|-------|------|-------|-------|
| Dos x Tres x Cuatro | Fauna | 1 | 0.44 | 0.44 | 8.00 | 0.008 |
| | Riqueza | 2 | 2.00 | 1.00 | 18.00 | <0.05 |
| | Fauna/Riqueza | 2 | 0.89 | 0.44 | 8.00 | 0.002 |
| | Total | 36 | 54.00 | | | |
| <i>Qc. vs Ql. vs Sm. vs Cch.</i> | Fauna | 1 | 8.00 | 8.00 | 52.26 | <0.05 |
| | Especie | 3 | 1.08 | 0.36 | 2.34 | 0.07 |
| | Fauna/Especie | 3 | 1.25 | 0.42 | 2.72 | 0.04 |
| | Total | 300 | 5.16 | | | |

Por otra parte, no hubo variación de la identidad de las hojas que componen una mezcla sobre la manifestación de los efectos no aditivos ($F_{3, 300}=2.34$, $P=0.07$). Sin embargo, sí se observó interacción significativa entre la identidad de las especies y la presencia de fauna (Tabla 5). Esto indica que la manifestación del efecto no aditivo depende de la especie de las hojas en presencia o ausencia de fauna. Para comprobar esto, se comparó el comportamiento de descomposición en presencia de fauna y en su ausencia, por separado entre especies. Se encontró que en presencia de fauna sólo las hojas de *S. magnus* fueron las que presentaron comportamiento no aditivo ($F_{3, 149}=4.304$, $P < 0.01$). El resto de las especies sólo tuvieron comportamiento no aditivo en ausencia de fauna. En los tratamientos sin fauna se encontró que las hojas de *Q. crassifolia* y *S. magnus* son las que presentaron menor número de mezclas con comportamiento no aditivo (Figura 3). En cambio las hojas de *Q. laurina* y *C. chiapensis* son las que presentaron mayor número de mezclas con comportamiento no aditivo (Figura 3, Tabla 5).

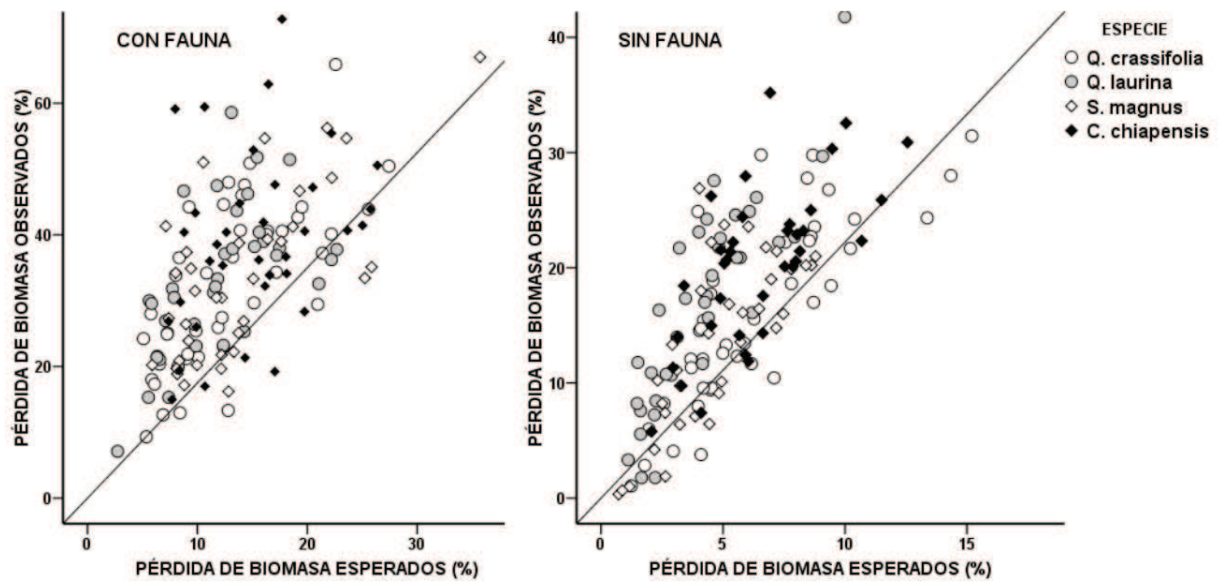


Figura. 3. Pérdida de biomasa observada (mezclas) en función de los valores esperados cuando las hojas de las especies se descompusieron aisladas. Los valores observados y esperados son iguales a lo largo de la línea 1:1. La desviación de ésta línea indica los efectos de la identidad de las hojas de cada una de las cuatro especies sobre la descomposición. La escala de comparación es diferente entre gráficas.

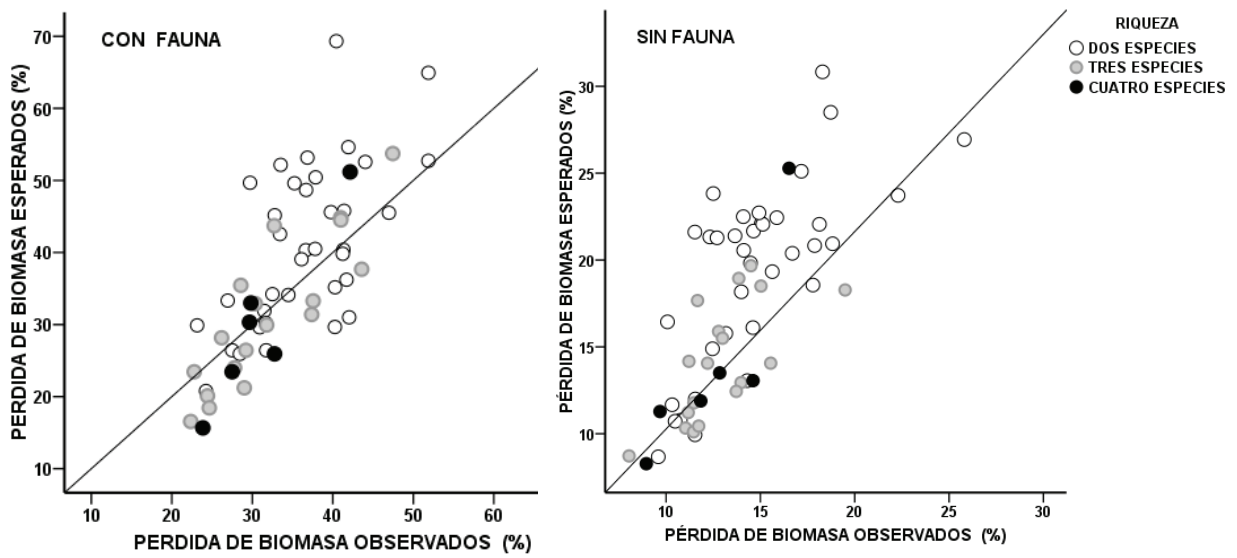


Figura 4. Pérdida de biomasa observada (mezclas) en función de los valores esperados. Se muestran los valores para todas las mezclas que se observaron. Los valores observados y esperados son iguales a lo largo de la línea 1:1. Debido a las diferencias de pérdida de biomasa entre los tratamientos con fauna y sin fauna, las escalas son diferentes entre gráficas.

6. DISCUSIÓN

Los efectos de la diversidad sobre la descomposición se han confirmado en pocos estudios y esto fomenta la incertidumbre de cómo la pérdida de especies tiene efectos negativos sobre la estabilidad y funcionamiento de los ecosistemas. Se encontraron algunos efectos de la diversidad sobre la descomposición en presencia y en ausencia de fauna. Patrones que podrían manifestarse en los ecosistemas tropicales como el bosque mesófilo de montaña. Por ejemplo los diplópodos son determinantes de la descomposición pero se rechazó la hipótesis de que éstos regulen la descomposición a través de la modificación de la composición y riqueza del mantillo. También el aumento de la diversidad de hojas no necesariamente provoca un aumento en la pérdida de biomasa de las hojas si no que provoca una disminución de la pérdida de biomasa y la desaparición de los efectos no aditivos. En resumen la identidad de las especies de hojas, la riqueza y la presencia de macrofauna son determinantes en la predicción de los efectos de la diversidad sobre la descomposición en bosques mesófilos.

Los resultados no apoyan la hipótesis de que las diferencias en la calidad de las hojas, establecida por Heal *et al.* 1997 sean las que producen las interacciones entre hojas ya que se encontró que aún entre hojas de calidad similar, como las que se usaron en nuestro estudio, se generan interacciones entre hojas. Esto de acuerdo con los parámetros establecidos por Heal *et al.* (1997).

La actividad microbiana en las heces de los diplópodos también evidencia esta condición de homogeneidad de composición química asociada a una descomposición lenta. De acuerdo con Gunarson (1988), la actividad microbiana en sustratos muy fragmentados (como las heces) está relacionada con la composición química de las hojas. No se encontraron diferencias en la actividad microbiana de las heces en tratamientos monoespecíficos. Sin embargo, aunque las hojas incluyen un grupo de lenta descomposición, se identifican interacciones y diferencias en el comportamiento de descomposición en las mezclas.

6.1 Tratamientos monoespecíficos

En estos tratamientos no interviene el factor riqueza, por lo que el total de la pérdida de biomasa de las hojas se atribuyó a dos de los factores analizados. Por un lado, el comportamiento de descomposición individual de las hojas de cada especie, y por otro la actividad de degradación de los diplópodos. Esta última incrementa la pérdida de biomasa por la fragmentación del sustrato no ingerido (Hättenschwiler *et al.* 2005) y por la adición de microorganismos a través de las heces (Cárcamo *et al.* 2000). La pérdida de biomasa de las hojas siguió el mismo comportamiento en presencia y en ausencia de fauna debido a la ausencia de una interacción entre los factores principales (Especie y Fauna). En este estudio se encontró que las hojas de *Q. laurina* son las que perdieron menos biomasa (7%) con respecto a las hojas de *Q. crassifolia*, *S. Magnus* y *C. chiapensis*. Aunque se observaron diferencias marginales de pérdida de biomasa entre la identidad de las hojas, no se encontró selección de consumo de los diplópodos por ninguna de las cuatro especies de hojas. El análisis a profundidad de las características

químicas de las hojas que se estudiaron podría ayudar a entender los mecanismos que provocan las diferencias de pérdida de biomasa en hojas cuando están aisladas aun cuando presentan características químicas similares entre especies.

Las preferencias de consumo en la macrofauna no siempre se comportan de la misma manera. Por ejemplo, Cárcamo *et al.* (2000) y Hättenschwiler y Gasser (2005) señalaron que los diplópodos tienen preferencias por hojas de especies de alta calidad, mientras que Seeber *et al.* (2006) señaló que la macrofauna prefiere hojas de baja calidad como las usadas en este estudio. Así, el impacto de *Messicobolus sp.* sobre los efectos de la diversidad del mantillo durante la descomposición es diferente al registrado por Cárcamo *et al.* (2000), quien reporta que los diplópodos aceleran principalmente la pérdida de biomasa de especies de baja calidad potencialmente acumulables en el mantillo. En este estudio se encontró que los diplópodos participan en la fragmentación de las hojas independientemente de las especies presentes. En estas condiciones los diplópodos pueden ser generalistas en contraste con algunos lugares donde puede haber una elección más pronunciada como la reportada en estudios como Cárcamo *et al.* (2000) y Hättenschwiler y Gasser (2005).

6.2 Efecto de la riqueza

Los efectos de la diversidad del sustrato sobre la descomposición de los materiales que lo forman han sido poco claros en estudios previos (Chapman *et al.* 1988, Blair *et al.* 1990, Wardle *et al.* 1997, Hector *et al.* 2000). En este estudio no se encontró un efecto positivo del aumento de la diversidad sobre la pérdida de biomasa ni tampoco sobre la manifestación del efecto no aditivo. Por el contrario, se observó que a medida que

aumenta la diversidad, la tasa de pérdida de biomasa disminuye, y los efectos no aditivos desaparecen. En cuanto al comportamiento no aditivo, sólo las mezclas con hojas de dos especies lo manifestaron, y además fue diferente con y sin fauna. Este estudio confirma y soporta que el aumento en la riqueza de especies de plantas no necesariamente tenga un efecto positivo sobre la descomposición (Chapman *et al.* 1988, Blair *et al.* 1990, Wardle *et al.* 1997, Schädler y Barndl 2005, Swan y Palmer 2006). Es posible explicar este tipo de comportamiento por una menor selectividad del sustrato por los microorganismos a medida que aumenta la diversidad (Taylor *et al.* 2007). En mezclas con hojas de dos especies parecen promoverse interacciones favorables para la descomposición en mayor grado que en las mezclas con tres o cuatro especies.

6.3 Efecto de la identidad de las hojas

Las hojas de las especies incluidas en este estudio fueron diferentes en sus tasas de descomposición. Las hojas de *C. chiapensis* se descomponen con mayor rapidez que las hojas de *Q. crassifolia*, *Q. laurina* y *S. magnus* (se dice que se descompone más rápido porque en el mismo tiempo *C. chiapensis* perdió más biomasa). Además, las mezclas con hojas de *C. chiapensis* y las otras especies presentan pérdidas de biomasa similares entre sí, mientras que las mezclas con hojas de *Q. crassifolia*, *Q. laurina* y *S. magnus*, respectivamente, sí presentaron diferencias en sus pérdidas de biomasa. Esto sugiere que la presencia de *C. chiapensis* facilita la pérdida de biomasa de las hojas de otras especies junto a las que se descomponen, y como consecuencia se homogeniza la descomposición de las mezclas que la contienen. También se encontró

un efecto de la identidad de los componentes del sustrato sobre la descomposición en las mezclas con hojas de dos especies. En estas mezclas, la combinación de *Q. crassifolia* con *Q. laurina* mostró menor pérdida de biomasa, posiblemente debido a la presencia de sustancias químicas (polifenoles solubles) en las especies del género *Quercus* que disminuyen la actividad microbiana (McArthur *et al.* 1994, Seeber *et al.* 2006). La presencia de hojas de *Quercus* spp. afecta el comportamiento individual de descomposición de las especies junto a las que se descomponen. Este efecto parece ser más agudo cuando se descomponen juntas especies del mismo género *Quercus*. Esto ha sido reportado para otras especies del género *Quercus* por McArthur *et al.* (1994) y Seeber *et al.* (2006).

Por otra parte, se encontró evidencia para rechazar la hipótesis de que las hojas de diferentes especies determinan el desempeño de los diplópodos *Messicobolus*, que mostraron ser generalistas. Los recursos aportados por las especies arbóreas más abundantes en la EBH no parecen tener efecto sobre el desempeño de los diplópodos. Los tipos de dieta a los que fueron sometidos los diplópodos no presentaron relación con la variación de su peso vivo ($F_{14, 720}=1.42$, $P=0.138$), ni sobre la producción de heces ($F_{14, 89}=0.92$, $P=0.55$) a lo largo del experimento, lo que sugiere que los productores primarios afectan de manera escasa el desempeño de los detritívoros (diplópodos) en la EBH.

Se encontró que la identidad de las hojas no tiene efecto sobre la manifestación del comportamiento de descomposición no aditivo. Sin embargo, la interacción entre factores indica que la manifestación del efecto no aditivo es diferente entre las hojas de diferentes especies en presencia o ausencia de fauna. En estos casos sólo las hojas de

S. magnus presentaron comportamiento no aditivo en presencia de fauna. El resto de las especies mostraron comportamiento no aditivo sólo en ausencia de fauna, y sólo comportamiento aditivo y en presencia de fauna. En conjunto los resultados de este estudio confirman que hay especies de árboles cuyas hojas son determinantes de la descomposición en mezclas (Flyes y Flyes 2003). Las interacciones entre hojas de diferentes especies se manifiestan aún en mezclas de hojas con una composición química similar.

En este estudio no se encontró evidencia en favor de la hipótesis del efecto de las diferencias en la calidad de las hojas sobre la descomposición. Al igual que Hoorens (2000), las mezclas de composición química parecida presentan interacciones similares a las encontradas en mezclas con hojas de diferente composición química. De una u otra manera, los resultados sugieren que la identidad del sustrato regula los efectos de la diversidad sobre la descomposición, lo cual se reconoce como un mecanismo de regulación del mantillo sobre los degradadores. Estos resultados destacan también la dependencia de la presencia de ciertas especies para acelerar o disminuir la descomposición de otras. En éste contexto, la pérdida de biodiversidad dirigida a ciertas especies de árboles podría tener consecuencias sobre los procesos claves del ecosistema como la descomposición y el ciclo de nutrimentos a través de la modificación del comportamiento aditivo y no aditivo. Es importante tener en cuenta esta información para comprender la dinámica de descomposición en ecosistemas donde las especies del género *Quercus* son dominantes y preferidas para combustibles como en el sitio de estudio (Ramírez-Marcial *et al.* 2001, Aubad *et al.* 2008, Golicher *et al.* 2008, González-Espinosa *et al.* 2009). Como resultado de esta actividad se puede

ocasionar una pérdida de diversidad dirigida a ciertas especies de árboles que puede provocar cambios en los comportamientos aditivos y no aditivos.

6.4 Efecto de la fauna

Los resultados indican que la presencia o ausencia de diplópodos condiciona de forma determinante el proceso de descomposición de la hojarasca. Es decir, se observó que, en presencia de diplópodos, todas las mezclas multiespecíficas de hojas mostraron comportamientos aditivos; se descomponían igual que en los tratamientos monoespecíficos. Por el contrario, en ausencia de diplópodos, un 40% de las mezclas manifestaban una descomposición más rápida que en el caso de los tratamientos monoespecíficos, indicando la existencia de comportamientos no aditivos (Figura 4). Esto es, existieron interacciones sinérgicas entre hojas de diferentes especies (ver Gartner y Cardon 2004).

La ausencia de comportamiento no aditivo en los tratamientos con fauna se puede explicar a través de mecanismos que implican el tamaño de los fragmentos del sustrato. En las mezclas poco fragmentadas (tratamientos sin fauna), el mecanismo más común como impulsor del efecto no aditivo es el transporte activo de nutrientes que provoca aumento en la pérdida de biomasa entre las hojas (Weeraratna 1979, Wardle *et al.* 1997, Salamanca *et al.* 1998, Hättenschwiler y Gasser 2005, Tiunov 2009). Por lo tanto, es en los tratamientos sin fauna donde se presenta la pérdida de biomasa diferencial entre especies en una mezcla. En cambio en los tratamientos con fauna, el fraccionamiento de las hojas por la actividad mecánica de los diplópodos y la pulverización de las hojas en forma de heces contribuyen a la intensificación de la

difusión pasiva de nutrimentos y otros compuestos que pueden ser inhibidores de la descomposición. Debido a esto, probablemente se ocasiona la estimulación-inhibición del crecimiento microbiano y no se dan interacciones entre las hojas de diferentes especies (Tiunov 2009). El comportamiento aditivo también está afectado por la identidad de las hojas, pero sólo en ausencia de fauna. Las hojas de *Q. crassifolia* y *S. magnus* son las que presentan menor número de mezclas con comportamiento no aditivo. En cambio las hojas de *Q. laurina* y *C. chiapensis* son las que presentaron el mayor número de mezclas con comportamiento no aditivo, lo cual indicó que las interacciones entre hojas son posibles aún en mezclas de hojas de composición química similar.

Los resultados obtenidos permiten describir algunos aspectos del consumo de *Messicobolus sp.*, la especie de macrofauna más abundante y con mayor biomasa en el suelo de la EBH. Los valores de consumo diario de mantillo por diplópodo (12% de su peso vivo) coinciden con valores observados en otras especies de diplópodos de bosques de las regiones templadas (Dangerfield 1994, Cárcamo *et al.* 2000). Los resultados permiten establecer la importancia de los consumidores nativos de hojarasca dentro de la dinámica de nutrimentos de los bosques estudiados.

El presente estudio contribuye a entender la descomposición de manera más precisa que las investigaciones donde las hojas se descomponen solas, o en mezclas pero sin fauna. Además de identificar comportamientos de descomposición aditivo y no aditivo, se identificó a detalle las interacciones que originan este tipo de comportamiento. También se describe la respuesta de descomposición de hojas de las cuatro especies de árboles más abundantes en EBH en diferentes condiciones: cuando se

descomponen aisladas, cuando se descomponen en mezclas, en presencia y en ausencia de fauna. Con este estudio se contribuye al entendimiento del cómo la diversidad arbórea (y la pérdida de ésta) puede afectar el proceso de descomposición.

7. Conclusiones

Se rechazó la hipótesis de que los diplópodos regulan la descomposición a través de la modificación de la composición y riqueza del mantillo. Sin embargo, son un factor determinante en la pérdida de biomasa del mantillo y en la manifestación de los efectos de la diversidad durante la descomposición. Además, la presencia de fauna y el aumento en la riqueza de especies en las mezclas sin fauna producen una homogenización de la pérdida de biomasa entre mezclas lo cual hace más predecible la tasa de descomposición en ecosistemas de bosque mesófilo. El aumento de la riqueza provoca una disminución de la pérdida de biomasa de las hojas y la desaparición de los efectos no aditivos. La identidad de las especies de hojas, la riqueza y la presencia de macrofauna son determinantes en la predicción de los efectos de la diversidad sobre la descomposición en bosques mesófilos.

Hay factores ambientales que pueden tener efectos significativos en el proceso de descomposición. Para determinar la consecuencia del ambiente sobre estos efectos, es necesario reproducir éste tipo de estudios con hojas de las mismas especies de árboles pero en diferentes bosques de la región para evaluar la hipótesis de un efecto regional. El comportamiento no aditivo se presentó en ausencia de fauna, en mezclas de dos especies y es estimulado en mayor medida por las hojas de *Q. laurina* y *C. chiapensis*. Las predicciones de descomposición serán más precisas cuando se

incluyan mezclas de hojas de más de dos especies, la presencia de fauna y con hojas de *Q. crassifolia* y *S. magnus*. Con esto se demuestra que alterar la diversidad del mantillo por una parte y la presencia de fauna por otra tiene consecuencias sobresalientes en la descomposición de las cuatro especies más abundantes del bosque mesófilo.

Se necesitan más estudios en bosques tropicales de montaña para confirmar y relacionar cómo la diversidad interactúa con los procesos de descomposición y cual es el efecto de la constante pérdida de biodiversidad en éste tipo de ecosistemas. En base a las experiencias de nuestro estudio, recomendamos se considere las mezclas de hojas de diferentes especies, las características químicas de las hojas en diferentes estadios de descomposición y la presencia de la macrofauna del suelo como elemento determinante de los efectos de la diversidad durante la descomposición y la presencia de macrofauna del suelo como elementos que influyen en la descomposición del mantillo en bosques tropicales de montaña. Además recomendamos explorar otras características de las hojas a parte de las químicas que se relacionen con la manifestación de interacciones que se encontraron aún en hojas de composición química similar.

El experimento demostró que alterar la diversidad del mantillo, por una parte, y la presencia de fauna, por otra, puede tener consecuencias determinantes en la descomposición de las cuatro especies de árboles más abundantes del bosque mesófilo de montaña. Lo que supone dos importantes indicaciones del papel funcional de la diversidad en estos ecosistemas. A pesar de ello, el nivel de conocimiento sobre dicho papel sigue siendo limitado, dado que se desconoce hasta qué punto los

resultados de este estudio son generalizables al conjunto de las condiciones ambientales en que se desarrolla este tipo de vegetación (ver Lecerf 2007). Por lo cual, futuros estudios deben de considerar la interacción de las biotas con los procesos de descomposición, y evaluar el efecto de la constante pérdida de biodiversidad de los bosques mesófilos de montaña.

8. Literatura Citada

- Alef K. 1995. Soil respiration. pp. 214 -219. En: Alef K. y P. Nanniperi (Ed). *Methods in applied soil microbiology and biochemistry*. Academic Press (ed), Londres.
- Aerts R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* 79: 439-449.
- Álvarez-Sánchez J. 2001. Descomposición y ciclo de nutrientes en ecosistemas terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* 1: 11-27.
- Álvarez-Sánchez J. y Naranjo-García E. 2003. *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Primera edición. Instituto de Ecología, A. C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa. 288 p.
- Aubad J., Aragón P., Olalla-Tárraga M. Á. y Rodríguez M. Á. 2008. Illegal logging, landscape structure and the variation of tree species richness across North Andean forest remnants. *Forest Ecology and Management* 255: 1892-1899.
- Arriaga, L., J.M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coordinadores). 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México.
- Ball B. A., Hunter M. K., Kominovski J. S., Swan C. M. y Bradford M. A. 2008. Consequences of non-additive effects. *Journal of Ecology* 96: 303- 313.
- Bardgett R. D. 2005. *The biology of soil: a communities and ecosystem approach*. Primera edición. Oxford University Press. Oxford. 256 p.

- Berg B., y McClaugherty C. 2003. Plant Litter: Decomposition, humus formation, carbon sequestration. Primera Edición. Springer. Alemania. 300p.
- Blair J. M., Parmelee R. W. y Beare M. H. 1990. Decay rates, nitrogen fluxes, and decomposer communities of single and mixed-species foliar litter. *Ecology* 71: 1976-1985.
- Burton T. M. y Likens G. E. 1975. Energy flow and nutrient cycling in salamander populations in the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire. *Ecology* 56: 1068-1080.
- Cadisich G. y Giller K. E. 1997. Driven by Nature: Plant litter and decomposition. Primera edición. CAB international. Londres. 432p.
- Cárcamo H. A., Abe T. A., Prescott C. E., Hollf F. B. y Chanway C. P. 2000. Influence of millipedes on litter decomposition, N mineralization, and microbial communities in a coastal forest in British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 817-826.
- Coleman D. C., Crossley D. A. y Hendrix P. F. 2004. Fundamentals of soil ecology. Segunda Edición. Elsevier Academic Press. San Diego. 205 p.
- Couteaux M., Bottner P. y Berg B. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in ecology and evolution* 10: 63-66.

- Chapman S. K., Wittaker J. B. y Heal O. W. 1988. Metabolic and faunal activity in litters of tree mixtures compared with pure stands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 24: 33 – 40.
- Chapman S. K. y Koch G. W. 2007. What type of diversity yields synergy during mixed litter decomposition in a natural forest ecosystem? *Plant and Soil* 299: 153-62.
- Dangerfield J. M. 1994. Ingestion of leaf litter by millipedes: The accuracy of laboratory estimates for prediction litter turnover in the field. *Pedobiologia* 38: 262-265.
- Dangerfield J. M. y Milner A. E. 1996. Millipede fecal pellet production in selected natural and managed habitats of southern Africa: Implications for Litter Dynamics. *Biotropica* 28: 113 -120.
- Davidson D. A. y Grieve I. C. 2006. Relationships between biodiversity and soil structure and function: Evidence from laboratory and field experiments. *Applied Soil Ecology* 33: 176-185.
- Fyles J. W. y Fyles I. H. 1993. Interaction of douglas-fir with red alder and salal foliage litter during decomposition. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 358-61.
- García E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Segunda Edición. Instituto de Geografía, UNAM. México. 246 p.
- Gartner T. B. y Cardon Z. G. 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* 104: 230-246.

- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Galindo-Jaimes L., Camacho-Cruz A., Golicher D., Cayuela L., Rey-Benayas J. M. 2009. Tendencia y proyecciones del uso del suelo y la diversidad florística en Los Altos de Chiapas, México. *Investigación Ambiental* 1: 40-53.
- Golicher D. J., Cayuela L., Alkemade J. R., González-Espinoza M. y Ramírez-Marcial N. 2008. Applying climatically associated species pools to the modelling of compositional change in tropical montane forests. *Global Ecology and Biogeography* 17: 262–273.
- Gunarson T., Sundin P., y Tunlid A. 1988. Importance of leaf litter fragmentation for bacterial ground. *Oikos* 52: 303-308.
- Harguindeguy N. P., Blundo C. M., Gurvich D. E., Díaz S. y Cuevas E. 2008. More than the sum of its parts? Assessing litter heterogeneity effects on the decomposition of litter mixtures through leaf chemistry. *Plant and Soil* 303: 151 - 159
- Hättenschwiler S. y Vitousek P.M. 2000. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution*. 15: 238-243
- Hättenschwiler S., y Brestscher D. 2001. Isopod effects on decomposition of litter produced under elevated CO₂, N deposition y different soil types. *Global Change Biology* 7:565-579.
- Hättenschwiler S., y Gasser P. 2005. Soil animals alter plant litter diversity effects on the decomposition. *PNAS* 102:1519-1524.

- Hättenschwiler S., Tiunov A. V., y S. Scheu. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. 36: 191-218.
- Heal O. W., Anderson J. M. y Swift M. J. 1997. Plant litter quality and decomposition: an historical overview. 3 - 32 pp. En: Cadisch G. y K. E. Giller (Ed). *Driven By nature: Plant litter quality and decomposition*. CAB International. Wallingford, Inglaterra.
- Hector A., Beale A. J., Minns A., Otway S. J. y Lawton J. H. 2000. Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment. *Oikos* 90: 357- 371
- Hoorens B., Aerts R. y Stroetenga M. 2003. Does initial litter chemistry explain litter mixture effects on decomposition? *Oecologia* 137: 578-586.
- Hunter M. D. Sina A, Pringle C. M. y Coleman D. C. 2003. Relative effects of macro invertebrates and habitat on the chemistry of litter during decomposition. *Pedobiologia* 47: 101-15.
- Lavelle, P y Spain A. V. 2001. *Soil ecology*. Primera edición. Kluwer Academic publishers. Nueva York. 264 p.
- Lavelle P., Blanchard E., Martín A. y S. Martín. 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: Application to Soils of the Humid Tropics. *Biotropica* 25: 130-150.

- Lecerf A., Risnoveanu G., Popescu C., Gessner M. O. y Chauvet E. 2007.
Decomposition of diverse litter mixtures in streams. *Ecology* 88: 219 - 227
- Luna-Cozar J. 2005. Distribución, abundancia y diversidad de Curculionidae (Insecta: Coleóptera) de hojarasca en La Reserva Huitepec, Chiapas, México. Tesis de maestría. El Colegio de la Frontera Sur.
- McArthur J. V., Aho J. M., Rader R. B., Mills G. L. 1994. Interspecific leaf interactions during decomposition in aquatic and floodplain ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 13: 57-67.
- McTierman K. B., Inerson P. y Coward P. 1997. Respiration and nutrient release from tree leaf litter mixtures. *Oikos* 78: 527- 538.
- Mera-Ovando L. M. 1989. Condiciones naturales para la producción. En: Parra Vázquez M. R. (Coord.). El subdesarrollo agrícola en Los Altos de Chiapas. Col. Cuadernos Univ. Serie Agronomía No. 18:1. UACH-CIES. México.
- Montagnini F., Ramstad K. y Sancho F. 1993. Litter fall, litter decomposition and the use of mulch of four indigenous tree species in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Agroforestry Systems* 23: 39-61.
- Morón-Ríos A. y Huerta-Lwanga E. 2006. Soil macro fauna of two successional evergreen cloud forest stages from the cerro Huitepec nature reserve, San Cristobal de Las Casas, Chiapas, México. *Interciencia* 31: 611-615.
- Nilsson M. C., Wardle D. A. y Dahlberg A. 1999. Effects of plant litter species composition and diversity on the boreal forest plant-soil system. *Oikos* 86: 16-26.

- Odum E. P. y De la Cruz A. A. 1963. Detritus as a major component of ecosystems. AIBS Bulletin 13: 39-40.
- Paul E. A., Jlug M. J. y Rues R. W. 2000. The determination of microbial biomass. 291-317 pp. En: Robertson G. P., D. C. Coleman, C. S. Bledsoe y P. Solins (Ed.). Standart soil methods for long-term ecological research. Oxford University Press Editors. Nueva York.
- Prescott C. E. 2005. Do rates of litter decomposition tell us anything we really need to know? Forest Ecology and Management 220: 66-74.
- Ramírez-Marcial N., Ochoa-Gaona S., González-Espinosa M. y Quintana Ascencio P. F. 1998. Análisis florístico y sucesional en la estación biológica Cerro del Huitepec, Chiapas, México. Acta Botánica Mexicana 44: 59-85.
- Ramírez-Marcial N., González-Espinosa M. y Williams-Linera, G. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forest in Chiapas, México. Forest Ecology and Management 154: 311 – 326.
- Rocha-Loredo A. y Ramírez-Marcial N. 2009. Producción y descomposición de hojarasca en diferentes condiciones sucesionales del bosque de pino-encino en Chiapas, México. Bol.Soc.Bot.Méx. 84: 1-12
- Salamanca E. F., Kaneko N. y Katagiri S. 1998. Effects of leaf litter mixtures on the decomposition of *Quercus serrata* y *Pinus densiflora* using field y laboratory microcosm methods. Ecological Engineering 10: 53-73.

- Sayer E. J. 2006. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews* 81: 1- 31
- Schädler M. y Brandl R. 2005. Do invertebrate decomposer affect the disappearance rate of litter mixtures? *Soil Biology y Biochemistry* 37: 329-337.
- Schäpfer F., Pfisterer A. B. y Schmit B. 2005. Non-random species extinction and plant production: implications for ecosystems functioning. *Journal of Applied Ecology* 42: 13-24
- Scherer-Lorenzen M., Bonilla J. L. y Potvin C. 2007. Tree species richness affects litter production and decomposition rates in a tropical biodiversity experiment. *Oikos* 116: 2108-2124.
- Schimel J. P. y Hättenschwiler S. 2007. Nitrogen transfer between decomposing leaves on different N status. *Soil Biology and Biochemistry* 39: 1428- 1436.
- Seastedt T. R. y Crossley D. A. Jr. 1984. The influence of arthropods on ecosystems. *BioScience* 34: 157-61.
- Seeber J., Scheu S. y Meyer E. 2006. Effects of macro-decomposers on litter decomposition and soil properties in alpine pastureland: A mesocosm experiment. *Applied Soil Ecology* 34: 168-75.
- Setälä H. y Huhta V. 1991. Soil fauna increase *Betula pendula* growth: laboratory experiments with coniferous forest floor. *Ecology* 72: 665-71
- Singh J. S. y Gupta S. R. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *The Botanical Review* 43: 449-528.

- Smith V. C. y Bradford M. A. 2003. Do non-additive effects on decomposition in litter-mix experiments result from differences in resource quality between litters? *Oikos* 102: 235-242.
- Sokal R. R., y Rohlf F. J. 1981. *Biometry: The principles y practice of statistics in biological research*. Segunda edición. W. H. Freeman and Co. Nueva York. 887 p.
- Swan C. M. y Palmer M. A. 2006. Preferential feeding by an aquatic consumer mediates non-additive decomposition of species leaf litter. *Oecologia* 149: 107–114.
- Taylor B. R., Mallaley C. y Cardon J. G. 2007. Limited evidence that mixing leaf litter accelerates decomposition or increases diversity of decomposers in streams of eastern Canada. *Hydrobiología* 592: 405– 422.
- Tiunov A. V. 2009. Particle size alters litter diversity effects on decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*. 41: 176-78.
- Van Soest P. J. 1994. *Nutritional Ecology of the ruminant*. Segunda edición. Cornell University Press. Nueva York. 374 p.
- Wardle, D. A., Bonner K. I. y Nicholson K. S. 1997. Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos* 79: 247-258.
- Wardle D. y Lavelle P. 1997. Linkages between soil biota, plant litter quality and decomposition. 107 – 124 pp En: Cadisch G. y K. E. Giller, (Eds.). *Driven by Nature. Plant litte quality and decomposition*. Cab International. Londres. 409 pp.

- Wardle D. A., Bardgett R. D., Klironomos J. N., Setälä H., Van der Putten H. W. y Wall D. H. 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304: 1629–1633.
- Wardle D. A. 2006. The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters* 9: 870-86.
- Weeraratna C. 1979. Pattern of nitrogen release during decomposition of some green manures in a tropical alluvial soil. *Plant and Soil* 53: 287-294.
- Williams-Linera G. y Tolome J. 1996. Litterfall, temperate and tropical dominant trees, and climate in a mexican lower montane forest. *Biotropica* 28: 649 – 656.