



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“Heterogeneidad Espacial y Dinámica de la descomposición de
hojarasca de cuatro especies abundantes en la Reserva
Ecológica del Pedregal de San Angel”

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

ANGELA ARANGO GALVÁN

DIRECTOR DE TESIS: DR. ZENÓN CANO SANTANA

2006



AGRADECIMIENTOS

Esta tesis ha sido posible gracias a la colaboración de muchas personas y no quisiera dejar de agradecerles todo su apoyo en estos años.

En especial quisiera dar las gracias al director de esta tesis, al Dr. Zenón Cano Santana, que con su esfuerzo, dedicación e *infinita paciencia* ha hecho realidad este trabajo, por haber puesto a mi alcance los conceptos de la Ecología, pero sobre todo, por haber aceptado este reto y por brindarme su valiosísima amistad.

Al Dr. Javier Álvarez Sánchez, al Dr. Efraín Tovar Sánchez, a la M. en C. Blanca Estela Mejía Recamier y a la M. en C. Guadalupe Barajas Guzmán, por compartir conmigo sus conocimientos y resolverme las dudas acerca del trabajo, por su ayuda y consejos a lo largo del desarrollo de esta tesis.

Al Dr. José Guadalupe Palacios Vargas y al Laboratorio de Microartropodos, en particular a M. en C. Blanca Estela Mejía Recamier y al M. en C. Leopoldo Querubín Cutz Pool, por las facilidades prestadas durante el trabajo de colecta e identificación de ácaros y colémbolos. Al M. en C. Rafael Gaviño Rojas por su ayuda en la identificación de pseudoescorpiones hallados en el material colectado.

A Carmina Martínez (gracias por toda su ayuda en la estadística y por su gran amistad), Dulce Figueroa, Edgar Camacho, Efraín Tovar, Iván Castellanos, Oswaldo Núñez y Víctor López por su invaluable colaboración en el trabajo de campo. A Yuriana por resolverme muchas dudas del trabajo y por darme ánimos para seguir con este proyecto

y a Marco Antonio Romero por auxiliarme en el mundo de la computación. A todos

MUCHAS GRACIAS

A todos los miembros del Laboratorio de Ecología, por facilitarme la infraestructura necesaria para la realización de esta tesis y por permitirme convivir con ellos durante esta etapa.

A los compañeros de todos los días: a René Cerritos, por alentarme a seguir adelante en mi trabajo y por sus buenos consejos, a Eduardo Pérez, por sus comentarios jocosos y la jocosidad que lo caracteriza (¡Que cosssa!); a Dulce, Liz y Gaby, por convertirse en mis excelentes amigas y por un siempre ¡sí se puede!; a Julio, Iván (peinadito), Oswaldo, Irene, Paty, Silvia, Yuriana, Hugo, Diego, Marco Antonio, Wendy y Ricardo (espero no olvidar a nadie), por compartir los momentos amenos, por darme ánimos en los momentos críticos y por hacer agradable mi estancia en el laboratorio todos estos años.

A los amigos que estuvieron conmigo durante la carrera. A Gabriel, Giovanni, Adrián, Alfredo (Arbolito), Bernardo, Edmundo, Ofelia, Gabriel García, Henry, Julieta, Marcela, gracias por la convivencia.

A Daphne por ser tan buena amiga y por no olvidarse de mí aun estando tan lejos.

El desarrollo de esta tesis ha sido posible gracias al apoyo del Departamento de Ecología y Recursos Naturales.

A la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, UNAM

A mi familia

En lo personal, debo agradecer a mi familia. Primero a mis padres por la confianza que siempre han depositado en mí, por el apoyo y gran amor que siempre me han demostrado y lo más importante por enseñarme a ser mejor persona cada día, sin ustedes este logro no hubiera sido posible. **LOS QUIERO MUCHO.**

A mis hermanas. A Claudia por estar conmigo siempre que la he necesitado desde antes de nacer y aún del otro lado del charco, que bueno que ya estas de vuelta. A Gaby por enseñarme lo que es la nobleza y siempre tener palabras bonitas para esas situaciones difíciles. A Luis por el gran interés puesto en este trabajo y por todo su apoyo. A Frida y Camila (mis nenucas) que llegaron para iluminar mi vida

GRACIAS

RESUMEN

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Descomposición	1
1.2. Fauna edáfica	7
1.3. Sucesión degradativa	11
1.4. Importancia del estudio	11
2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	14
3. SITIO DE ESTUDIO	16
3.1. Localización y origen	16
3.2. Heterogeneidad ambiental	17
3.3. Biota y fauna	18
3.4. Clima y estacionalidad	18
3.5. Precipitación y temperatura	19
3.6. Vegetación y especies dominantes	20
3.7. Incendios	20
4. SISTEMA DE ESTUDIO.....	21
4.1. <i>Buddleia cordata</i> Kunth.....	21
4.2. <i>Dahlia coccinea</i> Cav	22
4.3. <i>Muhlenbergia robusta</i> Hitchc	24
4.4. <i>Verbesina virgata</i> Cav.....	26
5. MÉTODOS	28
5.1. Colectas de material	28
5.2. Descomposición del material mixto	28

5.3. Descomposición del material monoespecífico	30
5.4. Procesamiento de las muestras y extracción de la fauna	30
5.5. Análisis estadístico	31
6. RESULTADOS.....	34
6.1. Descomposición y fauna del suelo del material mixto	34
6.1.1. <i>Descomposición del material mixto</i>	34
6.1.2. <i>Fauna edáfica del material mixto</i>	36
6.2. Descomposición y fauna edáfica del material uniespecífico	44
6.2.1. <i>Descomposición del material uniespecífico</i>	44
6.2.2. <i>Fauna edáfica del material uniespecífico</i>	46
7. DISCUSIÓN	57
7.1. Descomposición	57
7.2. Fauna edáfica	60
8. CONCLUSIONES	65
LITERATURA CITADA	67

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Descomposición

La reducción de la materia orgánica muerta de la vegetación y de los animales en sus constituyentes químicos elementales y a través del cual se transfieren nutrientes al suelo se le denomina *descomposición* (Singh y Gupta, 1977; Golley, 1983; Waring y Schlesinger, 1985). La descomposición está determinada por interacciones entre tres componentes: (a) los organismos edáficos, (b) los parámetros físicos (clima y mineralogía del material parental), y (c) la calidad del recurso, factores que actúan a diferentes escalas, dependiendo del ecosistema en donde se este llevando a cabo el proceso (Lavelle *et al.*, 1993). Este proceso puede ser dividido en dos fases simultáneas que son fundamentales: (a) la *mineralización* y la *humificación* de la lignina, la celulosa y otros componentes por la microbiota edáfica, y (b) la *lixiviación* de los componentes solubles (como los azúcares) (Côteaux *et al.*, 1995). Asimismo, la descomposición pasa por dos etapas: una *temprana*, en la cual las condiciones climáticas y las concentraciones de los nutrientes solubles determinan una pérdida exponencial, la cual es producto de la lixiviación de las sustancias más solubles, mientras que en la etapa *tardía* ocurre el fraccionamiento de las moléculas de estructura química más compleja por parte de los desintegradores (bacterias y hongos principalmente) y en donde la lignina determina en gran medida la velocidad de la descomposición (Berg y Staaf, 1980; La Caro y Rudd, 1985; Babbar y Ewel, 1989).

La descomposición es un proceso inverso al de producción primaria; en este sentido, la fijación de biomasa efectuada por los autótrofos se revierte dentro

del ecosistema por la descomposición. En este proceso, la mineralización denota la liberación de componentes inorgánicos, tales como el CO₂, el agua, el amonio y el calcio, entre otros (Waring y Schlesinger, 1985). El mantillo actúa como un sistema de entradas de material de la vegetación presente, así como de salidas de nutrientes del suelo a las raíces (Ewel, 1976; Xuluc-Tolosa *et al.*, 2002). Cuando estos nutrientes están siendo extraídos constantemente por las plantas o por la lixiviación, la velocidad con que reponga esta pérdida es un factor esencial para la regulación de la productividad (Babbar y Ewel, 1989). Los suelos desérticos, por ejemplo, son generalmente pobres en materia orgánica y nutrientes en comparación con otros ecosistemas (Kemp *et al.*, 2003), por lo tanto, en estos sitios el mantillo constituye un importante reservorio de nutrientes (Santos y Whitford, 1981). En general la fracturación de la hojarasca es ocasionada por procesos abióticos (mecánicos o químicos), así como por procesos bióticos asociados a la actividad microbiana y de la fauna (Kurihara y Kikkawa, 1986). El fraccionamiento ocurre tanto en materiales derivados de flores hasta en troncos de grandes árboles triturándolos en piezas cada vez más pequeñas (Smith y Bradford, 2003).

La descomposición constituye un aspecto vital en la regulación de los flujos de materia y energía dentro de los procesos dinámicos de los ecosistemas (Barajas y Álvarez, 2003) y se puede dividir en cuatro fases (Álvarez-Sánchez, 2001):

1) *Trituración*, esto es, el fraccionamiento de los tejidos.

2) *Lixiviación*, caracterizada por, la pérdida de los compuestos solubles por corrientes de agua.

3) *Catabolismo* (mineralización), que denota la transformación realizada por hongos y bacterias de los compuestos orgánicos a su forma inorgánica, así los nutrientes son liberados al sistema y utilizados por la vegetación.

4) *Humificación*, que implica la neoformación de compuestos orgánicos de alto peso molecular.

Asimismo, los factores que afectan la descomposición son: (1) la calidad del sustrato, (2) el ambiente físico (i.e., la humedad, la precipitación y la temperatura), (3) el ambiente químico (i.e., el pH, la salinidad, los minerales presentes), y (4) la comunidad de desintegradores (Golley, 1983; Swift y Anderson, 1989; Henegan *et al.*, 1998). Estos factores están incluidos en el modelo jerárquico propuesto por Lavelle *et al.* (1993), quienes proponen que todos estos procesos interactúan entre sí dando como resultado después de muchos procesos intermedios las sustancias que se integran finalmente al suelo. El peso que tiene cada uno de estos factores varía entre ecosistemas, por ejemplo, en los bosques tropicales la humedad no constituye un factor limitante, y la calidad de la hojarasca se presenta como un factor determinante del proceso; en otras partes del mundo la intensidad y la duración de la descomposición es limitada por las largas temporadas de sequía y la prevalencia de bajas temperaturas, como por ejemplo en los bosques de pino de Suecia central. En los trópicos húmedos, las condiciones de temperatura y humedad son las óptimas para que se genere una actividad biológica activa, aunque esto puede tener sus variantes, ya que también pueden presentarse

largas temporadas de sequía. Por otro lado, en los ecosistemas áridos las tasas de descomposición no siempre están relacionadas con la razón C:N o el contenido de lignina, aunque sí es reconocida la importancia de los factores físico-químicos en estos ambientes (Gallo *et al.*, 2006), donde la variabilidad intra e interanual de la precipitación y su relación con la actividad de los desintegradores son los principales reguladores de la descomposición en este tipo de ecosistemas (Vargas *et al.*, 2006).

La **calidad del sustrato** puede ser definida como la susceptibilidad del recurso a ser degradado (Gómez, 2002) siendo éste un regulador que prevalece aún bajo condiciones climáticas favorables (i.e., hábitats húmedos y cálidos) (González y Seastedt, 2001).

La calidad del sustrato depende directamente de la especie vegetal que aporta la hojarasca y su forma de vida, por ejemplo, las hojas jóvenes o tiernas suelen ser generalmente más lábiles y más fácilmente lixiviables que la hojas duras o viejas (Babbar y Ewel, 1989). Este factor es muy importante en cualquier etapa de la descomposición, ya que la deficiencia de nutrientes puede repercutir en la actividad microbiana la cual, a su vez, limita la liberación de éstos (Lavelle *et al.*, 1993). Los polisacáridos (celulosa, hemicelulosa, lignina y pectina) son los principales componentes de la pared celular de las plantas y también representan una barrera para la colonización de los desintegradores, aunque también constituyen el principal recurso de energía para ellos (La Caro y Rudd, 1985). La calidad del sustrato está determinada por: (1) fracciones de carbón solubles (azúcares), (2) fracciones de carbono no solubles tales como la lignina y los

taninos (componentes resistentes a la descomposición), (3) la razón de la lignina con la concentración de nutrientes, (4) la concentración de los componentes fenólicos (Shaw y Harte, 2001) y (5) el contenido de fósforo, calcio y carbohidratos (incluyendo la celulosa) (Meentemeyer, 1978). Generalmente, la hojarasca fresca contiene un bajo contenido de macronutrientes, (i.e., nitrógeno, fósforo y azufre) los cuales frenan las tasas de descomposición (Berg, 2000). Asimismo, presenta altas concentraciones de lignina lo cual ocasiona una disminución en la velocidad de descomposición (Waring y Schlesinger, 1985; Palm y Sánchez, 1990; Kavvadias *et al.*, 2001), y este parámetro es un buen indicador para estimar las tasas de descomposición (Murphy *et al.*, 1998). A pesar de que la calidad de la hojarasca en ciertas zonas es una variable importante y esencial para la medición de las tasas de descomposición, ésta no puede ser utilizada para las regiones áridas ya que depende de las condiciones climáticas locales (Murphy *et al.*, 1998).

Las variaciones en el **ambiente físico** pueden afectar las tasas de descomposición siendo ésta muy baja en las zonas secas y frías (Côteaux *et al.*, 1995; González y Seastedt, 2001). Cuando existe una baja precipitación tanto la producción primaria como la descomposición se reducen provocando una baja acumulación de detritus, debido principalmente a la poca entrada de materiales orgánicos al suelo (Austin, 2002). De hecho, el efecto que tiene la sequía sobre la descomposición depende del estado y composición química de los órganos de las plantas que caen al suelo (Kemp *et al.*, 2003). En contraste, bajo el clima húmedo y cálido de las regiones tropicales se presentan altos niveles de descomposición (Álvarez-Sánchez, 2001), mientras que en el trópico seco (i.e., Jalisco, México) el

proceso de descomposición se lleva a cabo prácticamente sólo en la estación lluviosa (Martínez-Yrizar 1984).

En muchos ecosistemas estacionales a principios de la estación de lluvias ocurre una lixiviación inicial asociada a una rápida descomposición de la hojarasca, lo cual resulta en la liberación de los nutrientes más lábiles (Swift y Anderson, 1989; Moretto y Distel, 2003). Esto provoca que en los ecosistemas tropicales lluviosos la tasa de descomposición de materia orgánica sea más alta que en otros tipos de ecosistemas (Waring y Schlesinger, 1985; Tabla 1.1). De hecho, en bosques tropicales se producen cerca de $5 \text{ ton ha}^{-1}\text{año}^{-1}$ y la conversión a humus de esta cantidad de materia ocurre en un intervalo de 30 a 50% por año (Golley, 1983).

El **ambiente químico** que involucra los factores edáficos tienen una influencia sobre el patrón de descomposición (Kemp *et al.*, 2003). Swift y Anderson (1989) mencionan dos vías: las directas y las indirectas. Las primeras ocurren cuando los factores físicos del ambiente edáfico afectan las tasas de descomposición del material orgánico enterrado. Estos factores pueden ser el pH del suelo, su contenido de materia orgánica, el contenido de nutrientes y sus características físicas (porosidad, textura, capacidad de retener agua, etc). El contenido de arcilla mineral, en particular, puede limitar directamente la descomposición, ya que reviste al sustrato orgánico y forma así una barrera entre éste y los organismos (Lavelle *et al.*, 1993).

El ambiente químico afecta de manera indirecta la composición de la comunidad desintegradora ya que ésta depende de las características físicas del

suelo, la temperatura y la calidad del recurso que se integra al mismo y varía según el tipo y las características de descomposición.

Por último, la **fauna desintegradora** del suelo tiene un papel importante en el proceso de descomposición fragmentando la hojarasca de mayor tamaño en pequeñas piezas (Setälä *et al.*, 1998) e incorporando la materia orgánica al suelo, el cual provee una mejor área de contacto entre los residuos orgánicos y el ambiente del mismo (Vestergaard *et al.*, 2001). Dentro de la fauna edáfica más importante se encuentran: colémbolos, ácaros, lombrices de tierra, termitas y larvas de insectos holometábolos, entre otros (Swift *et al.*, 1979; Golley, 1983).

1.2 Fauna edáfica

La estructura de la comunidad de organismos desintegradores se ve afectada por variaciones en las características físicas del suelo, como el contenido de arcilla, la porosidad y la capacidad de mantener la humedad (Swift y Anderson, 1989). En los ambientes semiáridos la abundancia de la fauna del suelo depende del contenido de carbono orgánico del suelo y de su textura (Koukoura *et al.*, 2003), y la densidad de éstos está directamente correlacionada con la acumulación de la hojarasca en la superficie (Santos y Whitford, 1981). La calidad de recursos del suelo y la composición de organismos pueden jugar un papel secundario en el proceso de descomposición, ya que en ambientes que sufren inundaciones y sequías pueden estos mismos factores los que se constituyen como los reguladores principales del proceso de descomposición (Lavelle *et al.*, 1993).

Los hongos y las bacterias transforman y liberan los constituyentes básicos a sus formas inorgánicas los cuales serán consumidos y absorbidos por los organismos (Golley, 1983; Waring y Schlesinger, 1985).

El tamaño del cuerpo de la fauna detritívora provee una buena clasificación funcional porque se correlaciona con tasas metabólicas, el tiempo de generación, la densidad poblacional y el tamaño de la comida (Bradford *et al.*, 2002).

Los organismos desintegradores pueden dividirse según el tamaño de su cuerpo en *microfauna* (< 2 mm) a donde pertenecen protozoarios, nemátodos, rotíferos, tardígrados, colémbolos y ácaros pequeños; la *mesofauna* (2 a 10 mm) dentro del cual encontramos diversos grupos como Nematoda, Enchytraeidae, Acari, Collembola y larvas de Diptera, y la *macrofauna* (> 10 mm) que engloba organismos de mayor tamaño como Oligochaeta, Gastropoda, Crustacea, Diplopoda, Orthoptera, entre otros grupos (Swift *et al.*, 1979; Golley, 1983).

Otra manera de clasificarlos es según sus hábitos alimenticios, los cuales pueden ser (Brown *et al.*, 2001): (a) *geófagos*, los cuales ingieren suelo y se alimentan principalmente de la materia orgánica; (b) *detritívoros*, que son organismos se alimentan de material vegetal o animal en distintos grados de descomposición; (c) *fitófagos* y *rizófagos* que se alimentan de plantas vivas; (d) *depredadores*, que son organismos que se alimentan de otros animales; y (e) *omnívoros* que ingieren todo tipo de alimento (vegetal o animal).

Los desintegradores tienen un papel determinante en la mineralización de la MOM (Materia Orgánica Muerta) y, por tanto, en la adquisición de los nutrientes

por parte de las plantas y en la productividad primaria (Sulkava y Huhta, 1998; Craag y Bardgett, 2001; Bradford *et al.*, 2002).

Aunque la importancia relativa de la microfauna, la mesofauna y la macrofauna en las comunidades terrestres presenta variaciones a lo largo del gradiente latitudinal, siendo la microfauna más importante en los suelos orgánicos del bosque boreal, la tundra y el desierto polar mientras que, en el bosque tropical, las praderas y el bosque templado tienen mayor importancia la macrofauna y la mesofauna, en ese orden (Begon *et al.*, 1996).

La distribución mundial de la fauna edáfica está limitada por diferentes factores: la temperatura en zonas frías, por la competencia de comida en zonas tropicales y por la humedad en las zonas áridas (Côteaux *et al.*, 1995). Una disminución en la temperatura, por ejemplo, puede ocasionar una reducción en la actividad de los desintegradores (Álvarez-Sánchez y Becerra, 1996), asimismo la sequía y la hojarasca caliente puede excluir a los organismos (Wiegert, 1974).

Las diferencias en la fenología de la caída de las hojas afectan las oportunidades de colonización inicial, debido a que imperan diferentes condiciones ambientales, lo cual determina la composición de la microflora y fauna que se desarrollará (Swift y Anderson, 1989; Álvarez-Sánchez y Becerra, 1996).

Tabla 1.1. Constantes de descomposición de hojarasca (k) asociada a diferentes ambientes. Modificado de Waring y Schlesinger (1985).

Tipo de Vegetación	Especie (s)	k (año ⁻¹) *	Referencia
Bosque templado	<i>Pinus ponderosa</i>	-0.009	Martínez-Yrizar (1980)
Selva alta perennifolia	<i>Ficus yoponensis</i>	-0.022	Gómez-Valencia (2002)
	<i>Nectandra ambigens</i>	-0.002	
	<i>Poulsenia armata</i>	-0.013	
	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	-0.002	
Bosque boreal	<i>Populus balsamífera</i>	-0.28	Lousier y Parkinson (1976)
Tierra baja del Mediterráneo	<i>Salvia mellifera</i>	-0.04	Schlesinger y Hasey (1981)
Bosque boreal	<i>Betula papyrifera</i>	-0.46	Van-Cleve (1971)
Bosque boreal	<i>Acer saccharum</i>	-0.51	Gosz <i>et al.</i> (1973)
Bosque templado	<i>Quercus prinus</i>	-0.61	Cromack y Monk (1975)
Bosque tropical lluvioso	<i>Parashorea</i>	-0.69	Anderson <i>et al.</i> (1988)
Tierra baja del Mediterráneo	<i>Eucalyptus</i> spp.	-0.94	Spech (1981)
Bosque tropical lluvioso	<i>Pentaclethra macroloba</i>	-2.77	Gessel <i>et al.</i> (1981)
Matorral xerófilo	<i>Aspidosperma</i> sp. 25%	-0.095	Torres <i>et al.</i> (2005)
	<i>Zizyphus mistol</i> 25%		
	<i>Celtis</i> sp. 25%		
	<i>Mimozgyanthus c.arinatus</i> 10%		
	<i>Geoffroea decorticans</i> 5%		
	<i>Prosopis</i> sp. 5%		
Popal	<i>Acacia</i> sp. 5%	-0.002 a -0.008	Maldonado (2004)
	<i>Echinochloa pyramidalis</i>		
	<i>Sagittaria lancifolia</i>		
	<i>Typha domingensis</i>		
	<i>Acrostichum aureum</i>		
Desierto sonoreño	<i>Hymenocallis littoralis</i>	-1.35	Núñez-Quevedo 1998
	<i>Encelia farinosa</i>		
	<i>Oleña tesota</i>		
	<i>Jatropha cardiophylla</i>		
	<i>Croton sonora</i>		
	<i>Jatropha cordata</i>		

* k es una constante de descomposición $X_t / X_0 = e^{-kt}$ donde X_0 es el porcentaje de peso seco remanente inicial, X_t es el porcentaje de peso remanente en el tiempo t .

1.3. Sucesión degradativa

La sucesión de las comunidades de organismos desintegradores está estrechamente relacionada con el estado de descomposición del material vegetal y con la estacionalidad (Santos y Whitford, 1981); habitualmente diferentes especies aparecen y desaparecen unas tras otras a medida que la degradación de la materia orgánica agota ciertos recursos y convierte otros en disponibles (Begon *et al.*, 1996).

Los organismos que comienzan el proceso de descomposición son las bacterias y algunos hongos (permaneciendo en el proceso hasta la degradación de los componentes más recalcitrantes), realizando el ablandamiento y digestión inicial de los tejidos de las hojas facilitando el ataque de los artrópodos que realizan la primera fracturación de la hojarasca mejorando la habilidad de la mesofauna para el fraccionamiento adicional (Begon *et al.*, 1996; Reynolds y Hunter, 2001).

1.4. Importancia del estudio

La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) está localizada al SO de la ciudad de México en un sustrato basáltico, producido por la erupción del volcán Xitle, ocurrida hace 2,000 años (Cano-Santana y Meave, 1996; Lenz, 1996). En ella se sostiene una comunidad vegetal sucesional que se ha caracterizado como un matorral xerófilo (Rzedowzki, 1978). Desde su origen, la REPSA ha estado afectada por actividades humanas lo cual ha derivado en frecuentes incendios que afectan su funcionamiento (Cano-Santana y Meave,

1996), pero de los cuales se recupera con notable rapidez (Cano-Santana y León-Rico, 1998), todo esto asociado a una baja tasa de descomposición y una alta tasa de caída de hojarasca, por lo que, ambos fenómenos son de interés para conocer el funcionamiento de la Reserva del Pedregal de San Ángel ya que están altamente vinculados con la generación y la propagación de éstos eventos.

Por otro lado, se sabe muy poco de la fauna desintegradora del suelo; como antecedente sólo se cuenta con el estudio de Palacios-Vargas (1981) sobre la colembofauna en donde reporta un listado de especies de éstos organismos que se encuentran en el suelo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel: *Mesaphorura krausbaueri*, *Onychiurus armatus*, *Onychiurus* cf. *folsoni*, *Xenilla* cf. *humicola*, *Tomocerus flavescens*, *Folsomides americanus*, *Folsomides angulares*, *Isotomurus* sp., *Orchesella* sp., *Entomobrya* sp., *Entomobrya* cf. *sinelloides*, *Pseudosinella* sp., *Seira* sp., *Janetschekbrya* sp., *Arrhopalites* sp., *Sminthurinus elegans* y *Sphyrotheca* sp.

Este trabajo pretende constituirse como una aportación al conocimiento de la descomposición de la REPSA siendo éste un proceso que integra al suelo de manera permanente nutrientes constituidos por elementos que se liberan de manera gradual y que mantienen al ecosistema.

A pesar de que la Reserva a sido estudiada en varios de sus procesos ecosistémicos y de ecología de comunidades (Soberón *et al.*, 1991; Cano-Santana, 1994b; Martínez-Orea, 2001; César-García, 2002) no se ha realizado ningún estudio referente a la caída de hojarasca ni a las tasas de descomposición.

La Reserva posee una heterogeneidad espacial importante constituida por sitios planos los cuales están expuestos a una mayor radiación solar y en donde podemos encontrar un estrato herbáceo compuesto principalmente de *Dahlia coccinea*, *Manfreda scabra* (= *M. brachystachya*), *Muhlenbergia robusta*, *Rynchelytrum repens* y *Tagetes* spp. (Cano-Santana, 1994a, Z. Cano-Santana, com. pers.) y sitios abruptos donde dominan grietas y hoyos los cuales son colonizados principalmente por arbustos altos y pequeños árboles de las especies *Buddleia cordata*, *B. parviflora* y *Dodonaea viscosa*, entre otras (Cano-Santana, 1994a). Estos sitios se caracterizan por tener una mayor humedad y una menor oscilación diurna de temperatura que los sitios planos (Cano-Santana, 1994a).

Arango-Galván, A. 2006. **Heterogeneidad Espacial y Dinámica de la descomposición de la hojarasca de cuatro especies abundantes en la Reserva Ecológica del Pedregal del San Ángel**. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 72 pp.

RESUMEN

La reducción de la materia orgánica muerta de la vegetación y de los animales en sus constituyentes químicos elementales y a través del cual se transfieren nutrientes al suelo se le denomina descomposición. La fauna edáfica desintegradora juega un papel importante en este proceso fragmentando la hojarasca de mayor tamaño en pequeñas piezas e incorporando la materia orgánica al suelo. En ecosistemas heterogéneos es importante conocer las diferencias en los procesos de descomposición. La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria, D.F. mantiene una vegetación de tipo matorral xerófilo que presenta sitios planos y abiertos, así como sitios abruptos y cerrados, la cual, aunque presenta 337 especies de plantas, sólo dominan unas pocas. Se evaluaron las diferencias en las tasas de descomposición de cuatro especies vegetales (*Buddleia cordata* Kunth, *Dahlia coccinea* Cav, *Muhlenbergia robusta* Hitchc y *Verbesina virgata* Cav) dominantes en la Reserva del Pedregal de San Ángel, distribuidos en sitios contrastantes (abiertos y cerrados). Para ello: a) Se midió el proceso de descomposición de hojarasca mixta compuesta por partes iguales de las cuatro especies en un diseño bifactorial (durante el año 2000): 2 tipos de malla (1.5 y 6 mm) $\times$ 2 tipos de sitio (abiertos y cerrados), b) se evaluó el proceso de descomposición cada seis meses durante un año de la hojarasca proveniente de una sola especie en un diseño multifactorial: cuatro especies $\times$ 2 tipos de sitio $\times$ 2 tipos de malla, y c) se estimó la tasa de caída de materiales muertos de las cuatro especies durante un año. En los ensayos de descomposición del material mixto, en general, se encontró que no hubo efecto significativo del tamaño de la malla ni del hábitat sobre la tasa de descomposición.

Al cabo de un año se descompuso el 51.1% del material reduciéndose en promedio 7.3% cada 45 días.

En el caso de las tasas de descomposición del material uniespecífico, *V. virgata*, fue la especie que se descompuso más rápidamente, en contraste con *B. cordata*, lo que puede explicar que fue en esta especie donde se encontró la mayor abundancia de organismos en comparación con *V. virgata*, siendo ésta la que presenta componentes de más fácil degradación; sin embargo, la composición de la comunidad de desintegradores varió significativamente entre especies, temporadas, tamaños de malla y hábitats.

La fracción remanente al finalizar el experimento de *B. cordata*, *D. coccinea* y *M. robusta* fue del 54% en promedio mientras que la de *V. virgata* fue tan solo del 21%.

Se contabilizaron un total de 16 grupos taxonómicos dentro de los cuales los grupos de ácaros y colémbolos prevalecieron en todas las colectas. Los ácaros dominaron tanto en los sitios cerrados como en los sitios abiertos y los holometábolos inmaduros estuvieron presentes en todas las colectas con abundancias muy bajas.

2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general de este trabajo es conocer la dinámica de la descomposición de la hojarasca en las cuatro especies vegetales más importantes de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA): *Buddleia cordata* (Loganiaceae), *Dahlia coccinea* (Asteraceae), *Muhlenbergia robusta* (Gramineae) y *Verbesina virgata* (Asteraceae).

Los objetivos particulares:

1. Evaluar el efecto de la fauna asociada a la hojarasca del suelo de la REPSA sobre la tasa de descomposición (microfauna vs. microfauna + mesofauna).
2. Conocer las diferencias en las tasas de descomposición entre sitios planos y abruptos de la Reserva.
3. Determinar la fauna desintegradora de la REPSA.
4. Conocer la variación estacional de la fauna desintegradora en el proceso de sucesión degradativa.

Las hipótesis derivadas de los objetivos anteriores son las siguientes:

1. Se espera encontrar diferencias en las tasas de descomposición de las cuatro especies vegetales ya que de acuerdo con la dureza de las hojas ésta podría variar en el siguiente orden: *Buddleia cordata* > *Dahlia coccinea* > *Verbesina virgata* > *Muhlenbergia robusta* (Mendoza y Tovar, 1996).

2. Se espera que la tasa de descomposición sea más alta con la intervención de la macrofuna, ya que ésta tiene un papel central en la trituración del material de gran tamaño (Kurihara y Kikkawa, 1986), sin la cual la superficie de contacto sobre la que actúa la microfauna no aumentaría.
3. Se espera que las tasas de descomposición sean diferentes entre sitios, siendo menores en los sitios planos que son abiertos y secos, en comparación de los sitios abruptos y cerrados, que son más húmedos, debido a un microclima que susceptible de modificación por la vegetación, ya que un dosel denso y cerrado reduce la evaporación, mantiene una humedad relativa alta y favorece la acción de la microbiota y la fauna manteniendo las características de humedad del combustible así como la baja temperatura del mismo, gracias al efecto de la sombra (Hobbs y Gimingham, 1984).
4. Se espera que las tasas de descomposición del material mixto y del material monoespecífico sean diferentes, siendo la del material mixto más alta debido a que el recurso (mezcla de las cuatro especies) es más rico en cuanto a nutrientes lo cual ocasionará que dicho material sea más susceptible a los organismos del suelo.

3. SITIO DE ESTUDIO

3.1. Localización y origen

La Reserva del Pedregal de San Ángel (REPSA) se encuentra ubicada al suroeste de la Ciudad de México ($19^{\circ}17'$ norte y $99^{\circ}11'$ oeste). Sus límites altitudinales se encuentran en la parte inferior a los 2250 m y 3100 m en la superior con una extensión de 237 ha (UNAM, 2005) (Fig. 3.1).

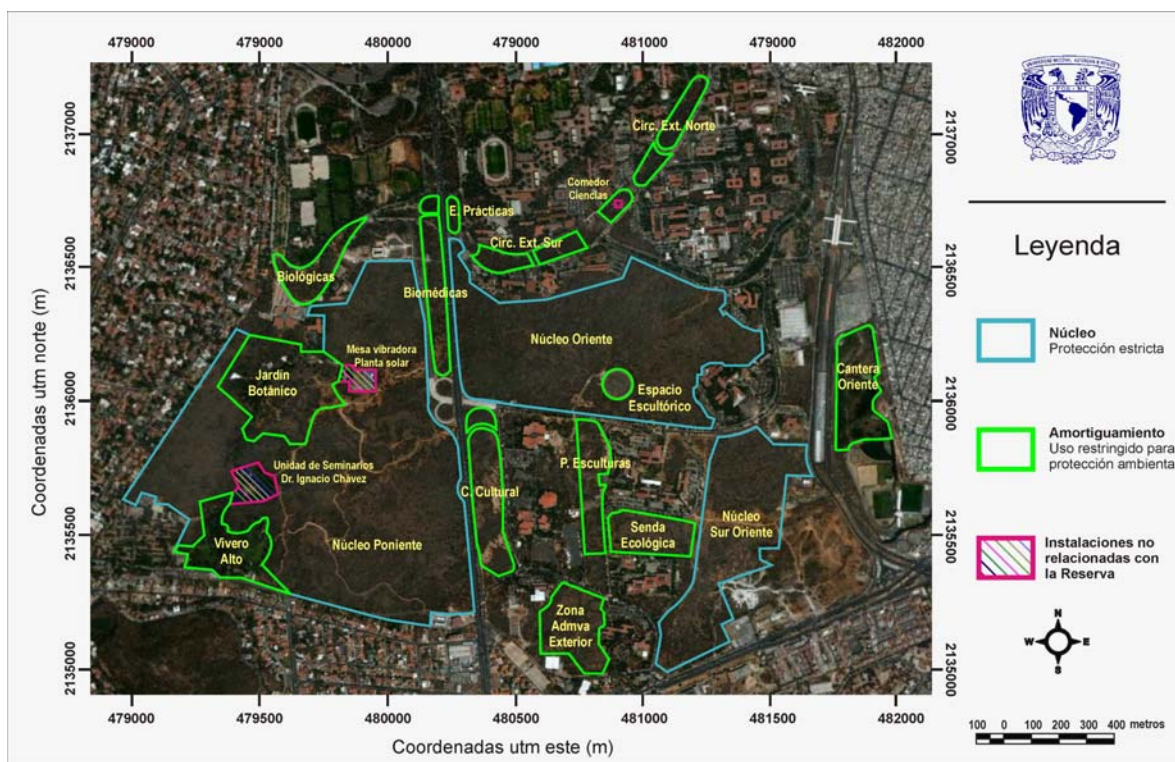


Figura 3.1. Foto aérea de La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (UNAM, 2005).

El evento que dio origen al Pedregal de San Ángel está asociado con la actividad eruptiva del Volcán Xitle y conos adyacentes, el cual se estima que ocurrió hace aproximadamente 2000 años (Carrillo, 1995; Cano-Santana y Meave, 1996). El derrame lávico se extiende desde las faldas del cerro del Ajusco hasta cerca de lo que actualmente es la Avenida Miguel Ángel de Quevedo. Sin embargo, la zona abarcada por la Reserva se limita a la parte baja del derrame original, dentro de los límites de Ciudad Universitaria de la Universidad Nacional Autónoma de México.

3.2. Heterogeneidad ambiental

La REPSA es espacialmente heterogénea y es posible atribuir esta característica a la presencia de grietas, cuevas y hoyos, que favorecen la presencia de macro y microambientes con diferentes características, lo que ha permitido el establecimiento de especies con requerimientos ambientales muy diversos (Rzedowski, 1954; Álvarez *et al.*, 1982; Valiente-Banuet y De Luna, 1990; Cano-Santana, 1994a). El origen topográfico de estos sitios puede explicarse por fenómenos de enfriamiento comunes en flujos lávicos como el del volcán Xitle, pues al enfriarse la roca, se solidifica dejando vesículas de gases en su interior, propiciando que la variación continua de temperatura genere fracturas y grietas a diferentes profundidades (Cano-Santana, 1994a).

En las zonas de topografía accidentada, se presenta un ambiente cerrado con altas densidades de árboles y arbustos de más de 2.5 m de altura que crean un ambiente sombreado. Por el contrario, en ciertas zonas la lava se extendió de

manera homogénea generando hondonadas poco profundas y planos de roca dura en el cual se presentan bajas densidades de árboles y arbustos altos por lo cual su aspecto es más abierto (Ríos-Casanova, 1993; Cano-Santana, 1994a).

3.3. Biota y fauna

A pesar del área limitada de la Reserva del Pedregal de San Ángel, se calcula que su diversidad biológica incluye entre 1500 y 3000 especies (Soberón *et al.*, 1991), mientras que la fauna está principalmente representada por alrededor de 60 especies de arañas, 20 especies de mamíferos, un centenar de especies de aves, una decena de especies de reptiles y tres de anfibios (Alvarez *et al.*, 1982; Arizmendi *et al.*, 1994; Negrete y Soberón, 1994).

3.4. Clima y Estacionalidad

La REPSA tiene una temperatura media anual de 16.1°C con variaciones extremas que van los -5 a los 33°C y con una precipitación promedio anual de 835.2 mm con variaciones que van de 609.6 a 1124.7 mm (César-García, 2002). Se reconocen dos estaciones: una de sequía que se presenta de noviembre a mayo y una de lluvias que va de junio a octubre (Rzedowski, 1954). La fuerte radiación y la poca humedad del aire originan una alta evapotranspiración en las plantas; los vientos dominantes son del nor-noroeste, aunque los más fuertes provienen del noreste (Rzedowski, 1954).

3.5 Precipitación y temperatura

Durante el estudio se registró un periodo de lluvias entre mayo y octubre de 2000 (donde precipitaron 862.4 mm en total; Fig. 6.1). En el periodo diciembre 1999-noviembre 2000 se registró una precipitación de 893.9 mm y una temperatura media de 24.1°C. En 2001 se registraron precipitaciones copiosas en abril y mayo y se presentó una temporada seca de diciembre de 1999 a marzo de 2000 con algunas lluvias esporádicas.

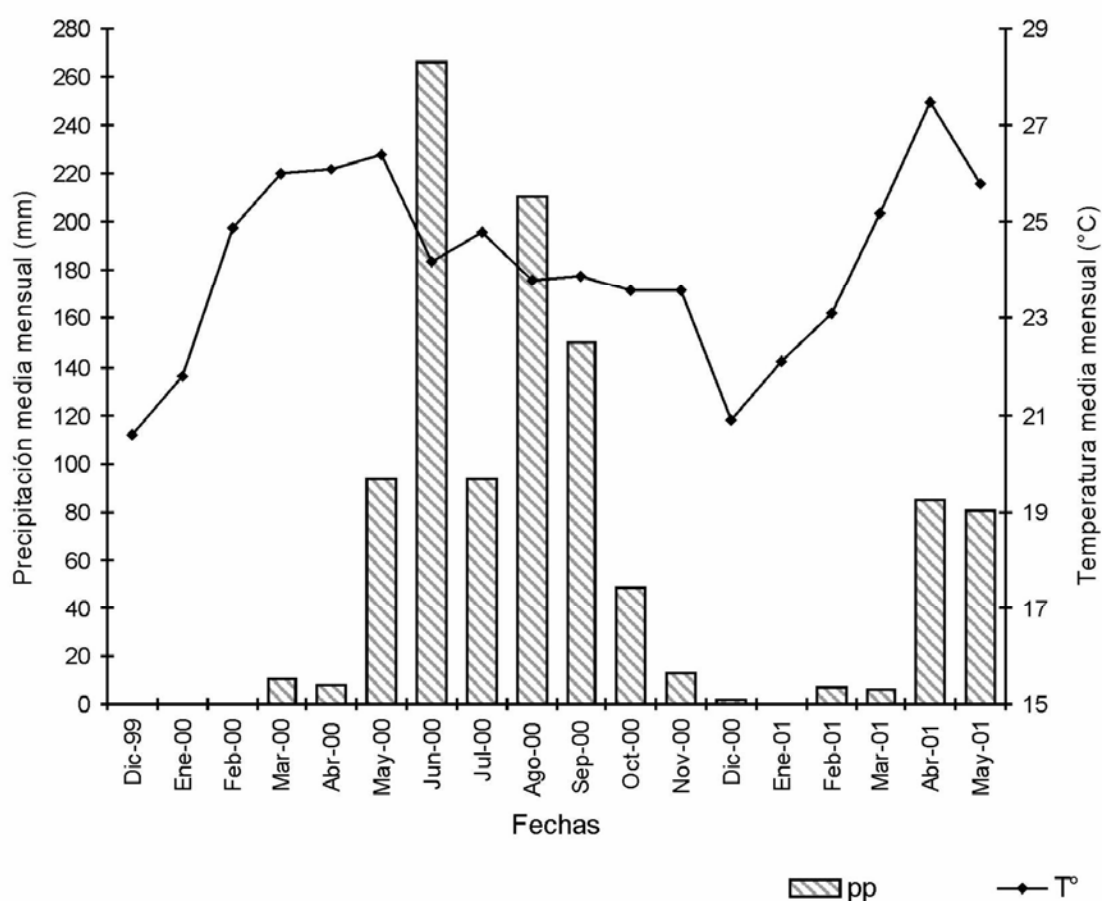


Figura 3.2. Diagrama de precipitación y temperatura en el periodo de estudio. (Datos obtenidos del Observatorio Meteorológico, Colegio de Geografía, UNAM).

3.6. Vegetación y especies dominantes

La vegetación de la Reserva del Pedregal de San Ángel es considerada como matorral xerófilo (Rzedowski, 1978), siendo las especies más importantes, debido a su aporte a la productividad primaria neta aérea (PPNA), *Verbesina virgata* (Asteraceae) (16.3%), *Muhlenbergia robusta* (Gramineae) (15.4%), *Buddelia cordata* (Loganiaceae) (11.3%), *Dahlia coccinea* (Asteraceae) (9.2%), *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae) (5.4%), *Manfreda brachystachya* (Amaryllidaceae) (5.0%), *Cissus sicyoides* (Vitaceae) (3.8%), *Buddelia parviflora* (Loganiaceae) (3.2%) y *Eupatorium petiolare* (Asteraceae) (2.7%) (Cano-Santana, 1994a). Constituye una zona de alta riqueza florística la cual está constituida esencialmente por un estrato herbáceo bien desarrollado, uno arbustivo ligeramente menos importante, y por pocos elementos arbóreos.

3.7. Incendios

El origen de los incendios puede verse relacionado con las condiciones de sequía de la zona, pues al prolongarse éstas por periodos relativamente grandes, acompañadas por temperaturas altas, tormentas eléctricas y vientos veloces propician las condiciones ideales del disturbio mencionado (Martínez-Orea, 2001). En particular la REPSA se ha visto afectada por varios incendios. Por ejemplo, en el año de 1998 éstos eventos se dieron entre los meses de febrero y abril, los cuales se debieron a la gran cantidad de material combustible acumulado en el suelo (Martínez-Mateos, 2001).

4. SISTEMA DE ESTUDIO

En este estudio se seleccionaron las cuatro especies vegetales más importantes de la REPSA que aportan el 52.2% de la PPNA (Cano-Santana, 1994a)

4.1. *Buddleia cordata*

Buddleia cordata (Loganiaceae) es un árbol o arbusto de 1 a 2 m de alto, fanerofito, dioico, con tallos tetragonales y densamente tomentoso-estrellados en las ramas jóvenes, hojas con líneas estipulares o en ocasiones con estípulas foliosas, con textura coriácea, ovadas u ovada-lanceolar, haz con pubescencias y envés agudo tomentoso y el borde aserrado (Rzedowski y Rzedowski, 2001; Fig. 4.1). Su flor es actinomorfa de color blanco o amarillenta, campanulada, cáliz tomentoso, de 1.5 a 3 mm de largo; corola de 3 a 4 mm de largo con lóbulos más largos que el tubo que forma cabezuelas pedunculares dispuestas en panículas terminales (Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 2001). Florece a partir de julio hasta diciembre y fructifica de mediados de octubre a febrero (César-García, 2002), se encuentra en matorrales, pastizales y bosques, de manera preferente en la vegetación secundaria y en lugares intensamente perturbados (Sánchez, 1980); su producción primaria neta aérea (PPNA) es de $1346 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ($69.1 \text{ gm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) en la REPSA, contribuyendo con el 11.3% (Cano-Santana, 1994a).

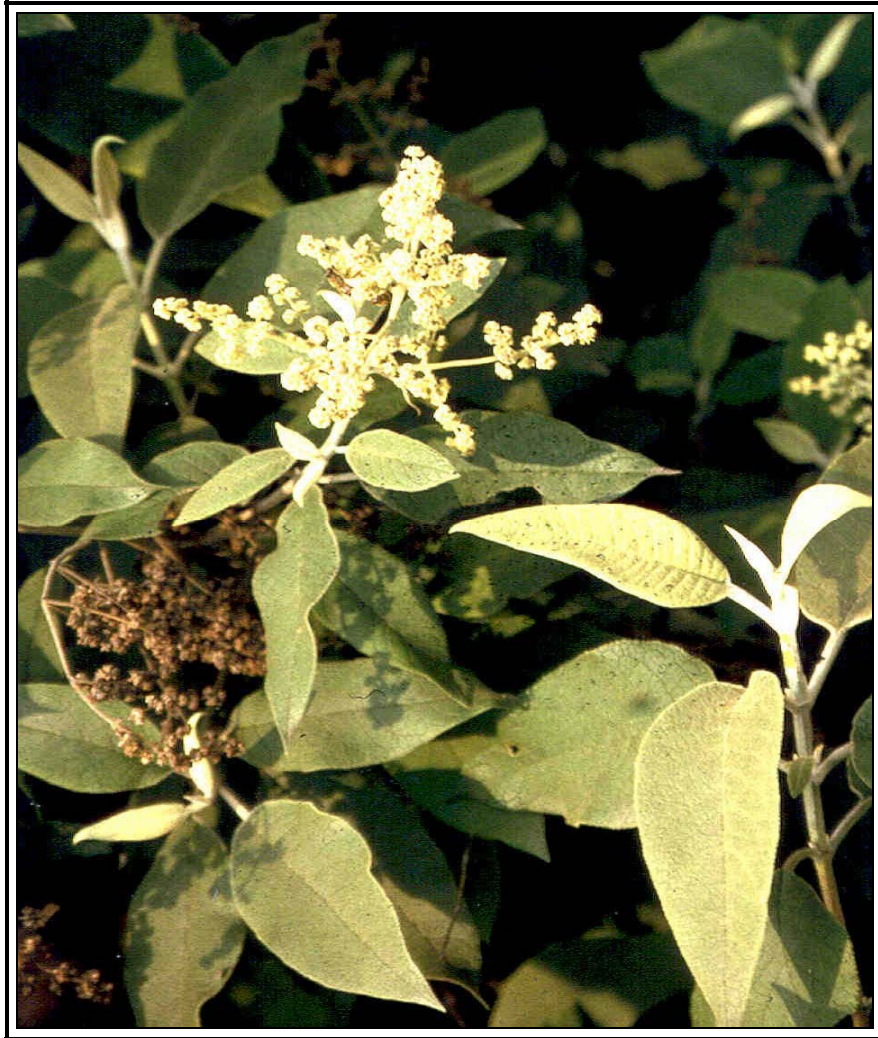


Figura 4.1. *Buddleia cordata*

4.2. *Dahlia coccinea*

Dahlia coccinea (Asteraceae) es una planta herbácea que mide de 0.4 a 3.0 m de altura; posee raíces tuberosas y tallos erectos de 0.4 a 2 cm de diámetro, estriados, glabros (Rzedowski y Rzedowski, 2001; Fig. 4.2); a veces con pocos pelos en los nodos, internodos huecos, hojas pinnadas o tripinnadas-compuestas, con pecíolo alado y acanalado de 2 a 9 cm de largo (Sánchez, 1980; Rzedowski y

Rzedowski, 2001). Posee cabezuelas erectas o inclinadas, solitarias o en grupos de dos y tres, pedúnculos hasta de 25 cm de largo, brácteas internas de color café o escarlata hacia las puntas de 1.1-1.7 cm de longitud y de 0.3-0.8 cm de ancho (Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 2001).

Se distribuyen en zonas que van de los 1000 a los 4300 m s.n.m. del sur al centro de México incluyendo estados como Sinaloa, Chihuahua, Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas, en el norte de México hasta el sur y sureste de México y Guatemala incluyendo la zona central del país (Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 2001).

Dahlia coccinea es una compuesta que se encuentra de manera abundante dentro de la Reserva del Pedregal de San Ángel, su período reproductivo es largo de 11 meses en promedio (Figueroa-Castro *et al.*, 1998) inicia a principios de julio extendiéndose a finales de mayo del siguiente año (temporada de lluvias) (Figueroa-Castro, 1997), la mayor cantidad de cabezuelas con flores maduras se presenta en agosto y septiembre (Figueroa-Castro *et al.*, 1998). La producción primaria neta aérea (PPNA) de esta compuesta para la REPSA es de $1095 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ($60.8 \text{ gm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) contribuyendo el 9.2% (Cano-Santana, 1994a).



Figura 4.2. *Dahlia coccinea*.

4.3. *Muhlenbergia robusta*

Muhlenbergia robusta (Gramineae) es una planta perenne, robusta, erecta de 1 a 2 m de longitud, con uno o dos nudos en la mitad inferior; posee vainas aquilladas, glabras por lo general de dos a cinco mm de largo (Fig. 4.3). Tiene láminas foliares alargadas de 40 a 80 cm de longitud, de dos a cinco mm de ancho, firmes, planas o usualmente conduplicadas, ligeramente involutas hacia el alargado ápice, son de color gris- cenizo y angostas de 30 a 60 cm de longitud. Los pedicelos laterales son muy cortos; glumas casi iguales, de 2.5 a 3 mm de longitud,

delgadas, casi lisas, obtusas o agudas, palea gris dos nervaduras conspicuas (Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 2001).

Florece a partir del mes de junio a agosto y su fructificación va de septiembre a junio (César-García, 2002). Es llamado de manera coloquial “zacatón” y habita en altitudes de 2250 a 3200 m.s.n.m. en pastizales, matorrales y bosques de pino encino distribuyéndose desde Nayarit y San Luis Potosí hasta Guatemala (Rzedowski y Rzedowski, 2001).

Muhlenbergia robusta tiene una PPNA de $1838 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ($101.9 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) en la REPSA y contribuye con el 15.4% (Cano-Santana, 1994a).



Figura 4.3. *Muhlenbergia robusta*

4.4. *Verbesina virgata*

Verbesina virgata (Asteraceae) es un arbusto de 1 a 2.5 m de alto, erecto, más o menos resinoso, con tallos angostamente alados o desprovistos de alas, pubérulos o glabros (Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 2001; Fig. 4.4). Sus ramas son pubescentes con hojas alternas, sésiles o con pecíolos cortos; agudas o acuminadas al ápice, borde subentero a aserrado en el margen, cuneado o redondeado en la base, cortamente estrigoso en ambas caras, a veces lustroso-resinoso en el haz; sus flores forman cabezuelas agrupadas en conjuntos corimbiformes terminales densos sobre pedúnculos hasta de 5 cm de largo (Rzedowski y Rzedowski, 2001).

Tiene 30 a 60 flores del disco, sus corolas son amarillas y tienen de 3 a 4 mm de largo; florece de agosto a abril y fructifica de diciembre a mayo (Sánchez, 1980; Rzedowski y Rzedowski, 2001). Florece a partir de la segunda quincena del mes de octubre a diciembre y fructifica de diciembre a mayo (César-García, 2002).

Verbesina virgata tiene una PPNA de $1933 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-2}$ ($95.8 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) en la REPSA, contribuyendo con el 16.3% del total (Cano-Santana, 1994a).



Figura 4.4. *Verbesina virgata*.

5. MÉTODOS

5.1. Colectas de material

Se colectó material muerto o senescente de las partes aéreas de las cuatro principales especies vegetales de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel: hojas de *Buddleia cordata*; tallos, hojas y frutos maduros y seniles de *Dahlia coccinea*; hojas e infrutescencias de *Muhlenbergia robusta*; y hojas de *Verbesina virgata*, los cuales componen el material dominante que se incorpora al suelo de la Reserva. El material de *D. coccinea*, *M. robusta* y *V. virgata* se colectó antes de caer al suelo ya en estado de senescencia mientras que la de *B. cordata* se recogió del suelo. Las colectas se realizaron desde finales del mes de octubre hasta principios de noviembre de 1999.

5.2. Descomposición de material mixto.

Con el fin de simular el proceso de descomposición de la hojarasca en el piso de la Reserva se aplicó un diseño multifactorial de 2 (tipos de sitio: abierto y cerrado) $\times$ 2 (tipos de malla: 1.5 mm y 6 mm). El material colectado fue secado al sol para eliminar la humedad de la manera más natural, tal como ocurre en el piso de la Reserva. Una vez seco el material, se hicieron mezclas de 10 g de peso "fresco" (únicamente secado al sol) de material muerto de las cuatro especies vegetales seleccionadas utilizando una balanza de precisión mezclando la hojarasca, en la

misma proporción que su porcentaje de contribución a la (PPNA) en la que se encuentran en la Reserva (Cano-Santana, 1994a; Fig. 5.1): 2.165 g de *B. cordata*, 1.762 g de *D. coccinea*, 2.950 g de *M. robusta* y 3.123 g de *V. Virgata* (Fig. 5.1).

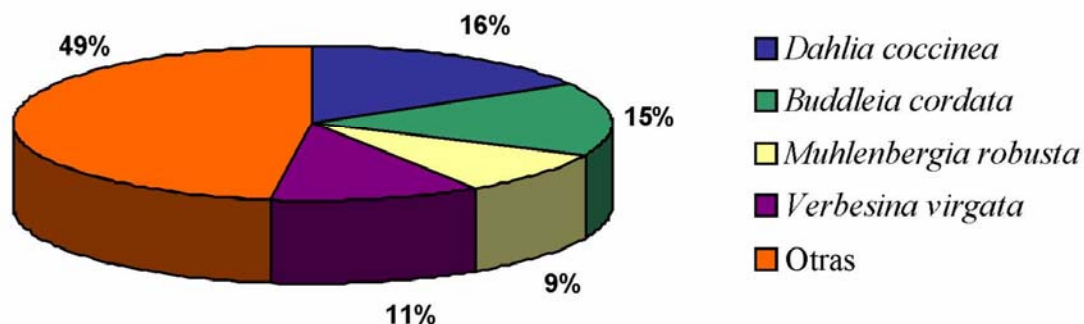


Figura 5.1. Aporte a la Producción Primaria Neta Aérea de *Dahlia coccinea*, *Buddleia cordata*, *Muhlenbergia robusta* y *Verbesina virgata* a la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

Este material se introdujo en bolsas de malla de plástico de 20 × 20 cm de dos diferentes tamaños de abertura: 1.5 mm (malla chica) y 6 mm (malla grande). El tamaño de las mallas tuvo como objetivo en el primer caso sólo permitir la entrada de la micro y mesofauna, en el segundo caso permitir la entrada de los organismos anteriores y de los macroartrópodos. Las bolsas se ataron en líneas de hilo en número de 10, intercalando ambos tipos de malla las cuales se depositaron en 10 sitios al azar dentro de la Reserva, de los cuales cinco eran abiertos y cinco cerrados. Se colocó un total de 160 bolsas de malla chica y 160

de malla grande el 15 de diciembre de 1999. Cada 45 días, de enero a diciembre de 2000, se colectaron cuatro bolsas por sitios de cada abertura de malla. Cada bolsa de malla se introdujo de manera individual en bolsas plásticas bien selladas para evitar una pérdida de material durante su traslado al laboratorio.

Se tuvo que eliminar una colecta debido al extravío de algunas bolsas por lo tanto sólo se hicieron siete colectas.

5.3. Descomposición de material monoespecífico

Con el fin de determinar las diferencias interespecíficas de la tasa de descomposición se hicieron ensayos de la degradación de material en un diseño multifactorial de 4 (especies) $\times$ 2 (tipos de malla) $\times$ 2 (tipos de sitio). Para ello se prepararon 40 bolsas de malla de plástico de abertura pequeña (1.5 mm) y 40 bolsas de malla grande (6 mm), cada una conteniendo 10 g de material proveniente de una especie de material en particular (*B. cordata*, *D. coccinea*, *M. robusta* y *V. virgata*). Las bolsas fueron colocadas equitativamente en el piso de la Reserva en cinco sitios abiertos y cinco sitios cerrados el día 15 de diciembre de 1999. Cada seis meses (de enero a diciembre de 2000) se recuperaron 10 bolsas por especie por sitio de cada tamaño de malla.

5.4. Procesamiento de las muestras y extracción de la fauna

Para extraer la fauna tanto para el material monoespecífico como para el material mixto, la hojarasca de cinco bolsas en cada categoría se trasladó a embudos de

Berlesse-Tullgren con focos de 25 W por tres días. Los artrópodos extraídos se preservaron en alcohol al 70%, se separaron y se contaron por grupo taxonómico con la ayuda de un microscopio estereoscópico.

Para extraer sólo macrofauna, a las muestras de las otras cinco bolsas restantes de cada categoría se les extrajeron los organismos de manera directa el mismo día de la colecta.

La hojarasca remanente de todas las bolsas se colocó en bolsas de papel y se colocó en un horno a 80 °C hasta la obtención de un peso constante del peso remanente seco.

5.5. Análisis estadístico

Los datos de descomposición de muestras mixtas se analizaron mediante un ANdeVA multifactorial (Wieder y Lang, 1982; Zar, 1999; Programa Statistic 98) para determinar el efecto del hábitat, de la abertura de malla y del tiempo, sobre el peso seco remanente. Para los datos de descomposición de las muestras monoespecíficas se determinó el efecto del hábitat, de la abertura de malla, la especie y el tiempo sobre el peso remanente de la hojarasca mediante un ANdeVa multifactorial. En ambos casos, al hallar efectos significativos de los factores sobre el peso remanente se aplicaron pruebas de Tukey para determinar las diferencias entre celdas (Zar, 1999; Programa Statistic 98).

Se aplicó un AndeVA multifactorial para determinar el efecto del hábitat, de la abertura de malla y del tiempo (Zar, 1999; Programa Statistic 98) sobre la densidad de la fauna por bolsa en las muestras mixtas.

Para conocer la constante de descomposición (k), los datos fueron ajustados al modelo simple exponencial negativo $X_t/X_0 = e^{-kt}$ en donde el peso seco remanente es la variable dependiente y el tiempo de descomposición es la variable independiente y donde X_0 es el peso seco remanente inicial, X_t es el porcentaje de peso remanente en el tiempo (Olson, 1963).

Para la obtención del peso seco del tiempo cero, se tomaron muestras del mismo material utilizado para los diferentes tratamientos y se secaron en un horno a 80 °C hasta obtener un peso constante.

A los datos de densidad de la fauna por bolsa en las muestras monoespecíficas, se aplicó un AndeVa multifactorial para hallar algún efecto del hábitat, de la abertura de malla, de la especie y del tiempo (Zar, 1999; Programa Statistic 98).

Por otra parte, se calculó el índice de diversidad de Shanon-Wiener de los grupos de invertebrados asociados a la hojarasca de las cuatro especies vegetales a partir de la siguiente fórmula (Magurran, 1988):

$$H' = -\sum p_i \ln p_i$$

Donde p_i = a la fracción de individuos encontrada de la especie i .

Se compararon los valores de H' de las cuatro especies vegetales entre sí con pruebas de t (Magurran, 1988) para conocer si existen diferencias significativas entre ellas.

Se aplicó una χ^2 para conocer si la composición de la comunidad de artrópodos varía significativamente entre ambos tipos de sitio, en las dos aberturas de malla y en las dos fechas de colecta, calculando las frecuencias esperadas con tablas de contingencia de 3 (grupos de artrópodos) $\times$ 2 (tipos de sitio) $\times$ 2 (tipos de malla) $\times$ 2 (fechas de colecta); y para conocer la estructura de éstos para las cuatro especies vegetales estudiadas se aplicó una χ^2 calculando las frecuencias esperadas con tablas de contingencia de 3 (grupos de artrópodos) $\times$ 4 (especies vegetales).

6. RESULTADOS

6.1. Descomposición y fauna del suelo del material mixto

6.1.1. Descomposición de material mixto. Se encontró un efecto significativo del tiempo ($F_{g.l.=6,251}=70.458$, $P<0.001$), pero no del hábitat ni de alguna interacción entre factores sobre el peso remanente del material mixto (Tabla 6.1).

Tabla 6.1. Análisis de varianza para determinar el efecto del hábitat, el tipo de malla y el tiempo sobre el peso remanente de hojarasca mixta compuesta por *B. cordata*, *D. coccinea*, *M. robusta* y *V. virgata* en el piso de la Reserva del Pedregal de San Ángel.

Efecto	SC	gl	CM	F	P
Abertura de malla (AM)	3.873	1	3.873	3.013	0.083
Hábitat (H)	0.255	1	0.255	0.198	0.656
Tiempo (t)	90.568	6	15.094	70.458	<0.001
AM × H	0.195	1	0.195	0.151	0.697
AM × t	1.451	6	0.241	1.128	0.345
H × t	2.014	6	0.335	1.567	0.157
AM × H × t	1.362	6	0.227	1.059	0.387
Error	1.285	251	0.005	*****	*****

Se registró un decremento gradual de la materia original con una desintegración del 8.9% en la primera colecta y del 51.1% a los 12 meses, reduciéndose en un promedio de 7.3% cada 45 días (Fig.6.1).

De acuerdo a las tasas de descomposición (k) obtenidas en este estudio (Tabla 6.2) se observa que el material mixto tiene la misma tasa de descomposición en los sitios cerrados y abiertos ($k=-0.0018$), con una vida media

de 389 días y se calcula que se requieren de 2806 días para que se desintegre el 99% del material original.

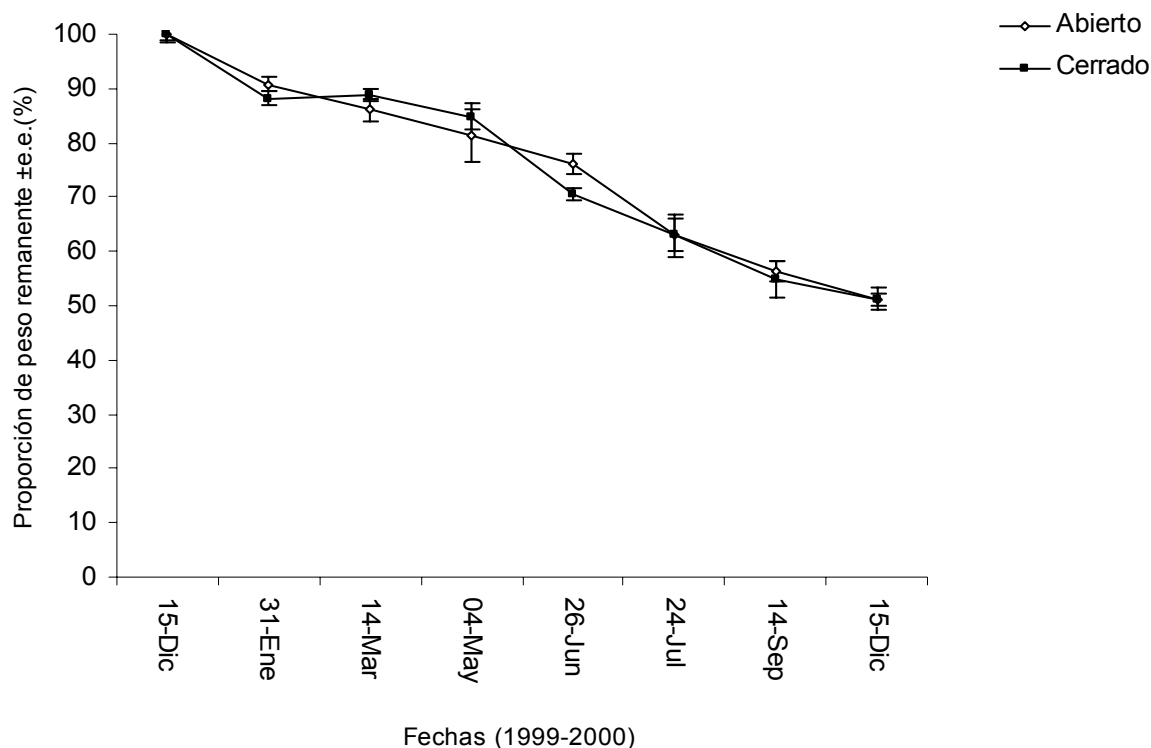


Figura 6.1. Peso remanente de muestras mixtas de hojarasca que contiene material de las cuatro especies más importantes de la REPSA (*B. cordata*, *D. coccinea*, *M. robusta* y *V. virgata*) en sitios contrastantes.

Tabla 6.2. Tasas de descomposición (k) (día^{-1}), tiempo de vida media y tiempo para que se desintegre el 95% del peso seco, obtenidos mediante $X_t/X_0 = -e^{-kt}$, para las muestras mixtas.

Sitio	k (día^{-1})	Vida Media (días)	95% de pérdida (días)	99% de pérdida (días)
Abierto	0.0018	389	1684	2806
Cerrado	0.0018	389	1685	2809

6.1.2. Fauna edáfica del material mixto.

En la tabla 6.3 observamos la lista de los 16 grupos de invertebrados edáficos encontrados en la hojarasca mixta proveniente de *B. cordata*, *D. coccinea*, *M. robusta* y *V. Virgata*, se incluyen animales saprófagos, herbívoros, micófagos y depredadores.

Tabla 6.3. Grupos y nombres comunes de organismos edáficos hallados en la hojarasca perteneciente a *B. cordata*, *D. coccinea*, *M. robusta* y *V. virgata*. Nomenclatura basada en Brown *et al.* (2001).

GRUPO	NOMBRE COMÚN
Macroartrópodos	
Araneae	Arañas
Blattaria	Cucarachas
Coleoptera	Escarabajos y gallinas ciegas
Chilopoda	Ciempíes
Diplopoda	Milpiés
Diptera	Moscas y mosquitos
Gastropoda	Caracoles
Hemiptera	Chinches
Homoptera	Loritos
Formicidae	Hormigas
Isopoda	Cochinillas
Lepidoptera	Orugas
Pseudoescorpionidae	Falsos escorpiones
Thysanoptera	Trips
Microartrópodos	
Acarida	Ácaros
Collembola	Colémbolos

En todos los tratamientos se observó un comportamiento temporal de abundancia de organismos muy similar registrándose una baja al principio del ensayo durante los meses de sequía (enero, marzo y mayo), en el mes de junio (cuando ya se registran algunas lluvias) (Fig. 3.2) se observa un pico de abundancia en donde se registra de 70 a 200 ind/bolsa (Fig. 6.3d) posteriormente, se reduce la densidad en el mes de julio (30 ind/bolsa) y en el mes de septiembre vuelve a incrementarse, alcanzando de 75 a 225 ind/bolsa. En diciembre la

abundancia vuelve a abatirse de manera drástica a una densidad promedio de 5 ind/bolsa.

En los casos particulares de ácaros, colémbolos y holometábolos inmaduros el comportamiento es similar al del conjunto total (Fig. 6.3a, b y c) aunque en el caso de los holometábolos inmaduros la densidad máxima alcanzada fue de 8 ind/bolsa. En los sitios abiertos, los ácaros fueron más abundantes en la mayoría de los meses de colecta, excepto en el mes de mayo en donde dominaron los holometábolos inmaduros (Fig. 6.4a). En los sitios cerrados, el comportamiento es el mismo con respecto a la dominancia de ácaros, no obstante en el mes de enero fueron los colémbolos los que presentaron cerca del 60% de abundancia relativa (Fig. 6.4b). En general, los grupos de artrópodos más abundantes durante el proceso de descomposición fueron los ácaros y los colémbolos, aunque los holometábolos inmaduros también se registran en todas las colectas pero con abundancias muy bajas.

No se encontró un efecto significativo en la abertura de malla, del hábitat, ni de ninguna interacción, pero sí en la fecha de colecta sobre la densidad de organismos desintegradores, tanto para todos los organismos presentes en la hojarasca ($F_{6,476}=11.571, P<0.001$), como para los ácaros ($F_{6,476}=10.211, P<0.001$), los colémbolos ($F_{6,476}=11.060, P<0.001$) y los holometábolos inmaduros ($F_{6,476}=6.157, P<0.001$) en particular tomados por separado (Tabla 6.4) sobre la abundancia de éstos en la hojarasca mixta compuesta por la cuatro especies de estudio.

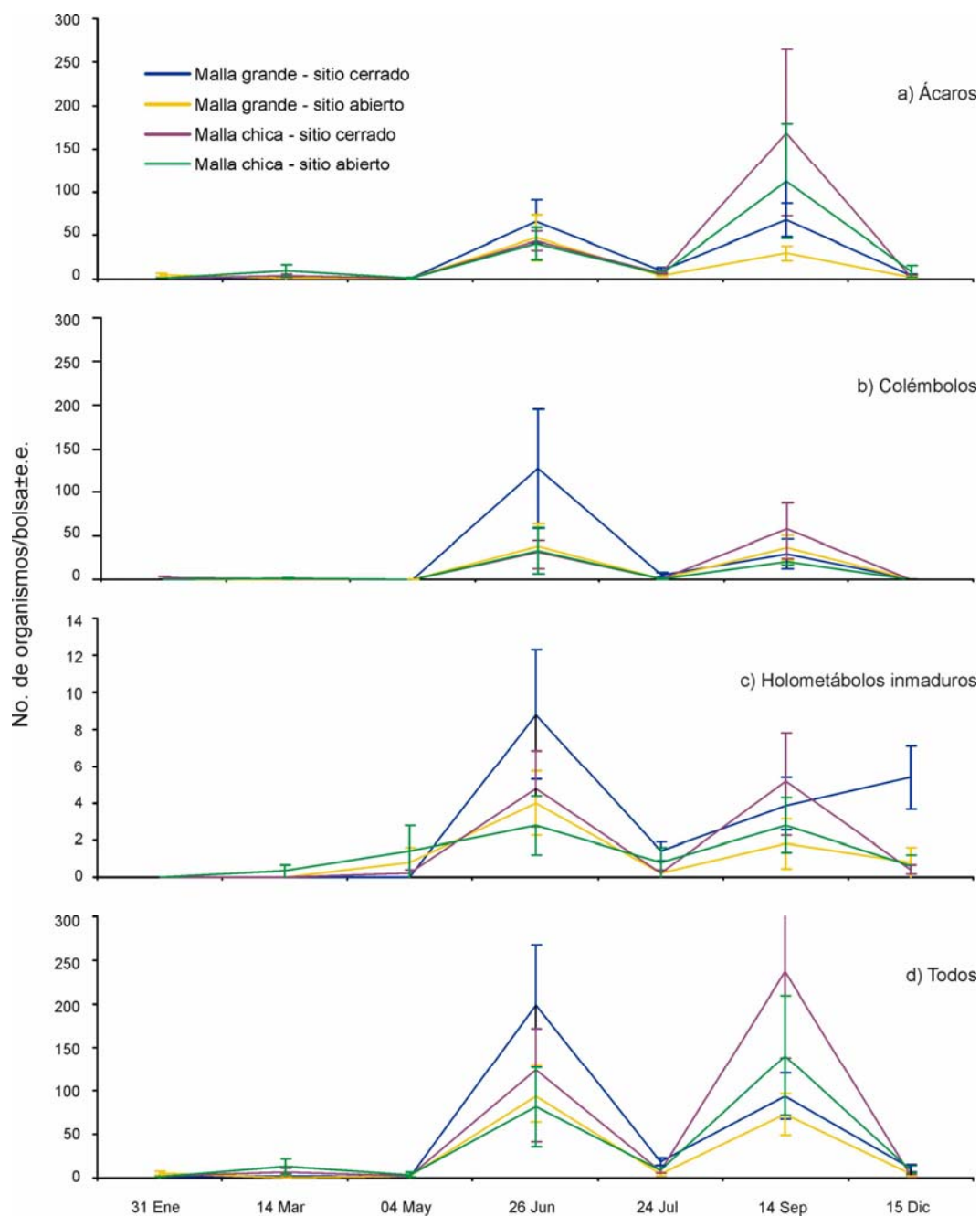


Figura 6.3. Densidad de organismos (No./bolsa $\pm$ e.e.) en los ensayos de descomposición de hojarasca mixta (*Buddleia cordata*, *Dahlia coccinea*, *Muhlenbergia robusta* y *Verbesina virgata*) en dos tipos de malla y dos ambientes contrastantes en la REPSA durante el 2000.

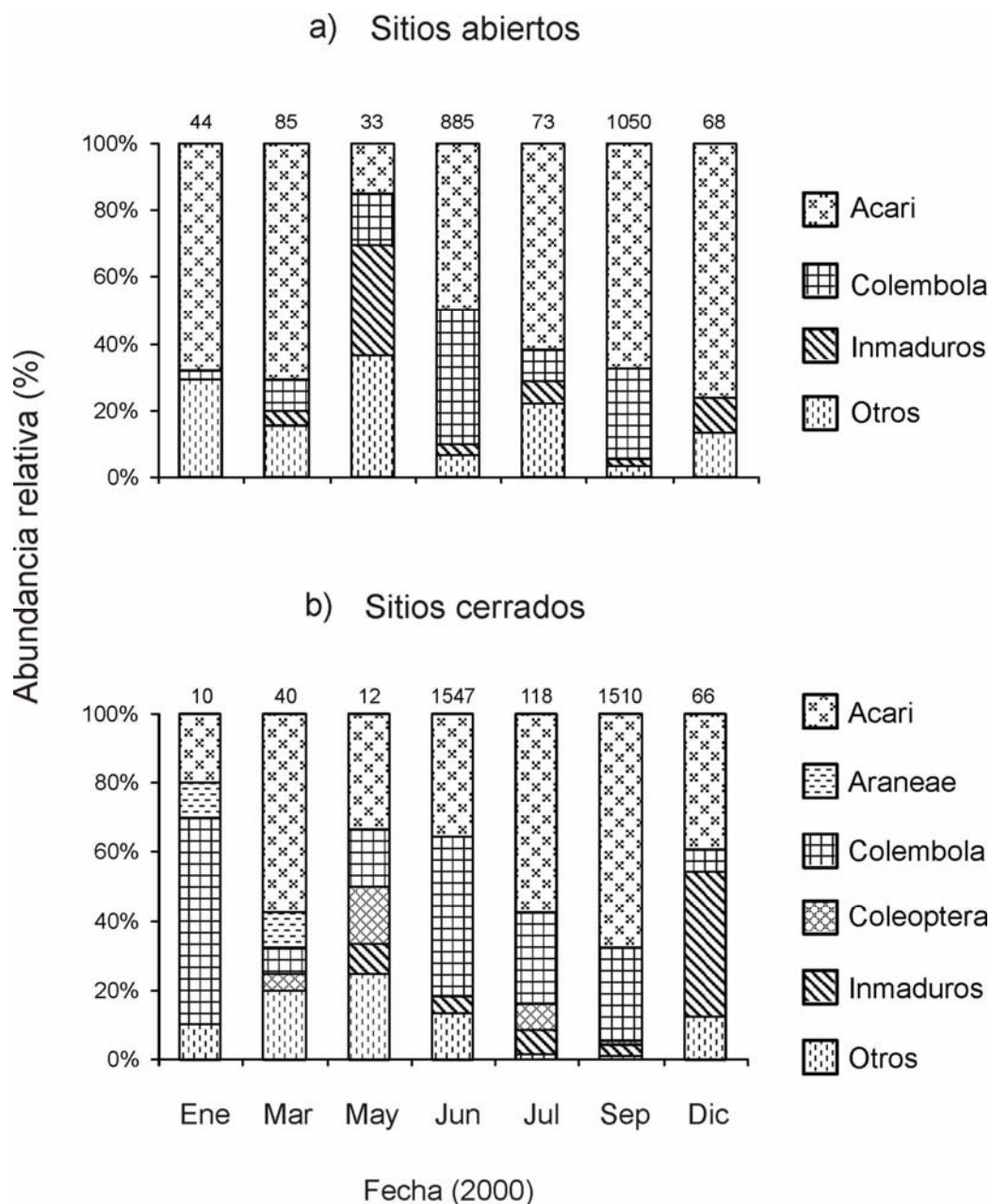


Figura 6.4. Abundancia relativa de artrópodos edáficos en ensayos de descomposición de hojarasca mixta de cuatro especies (*Buddleia cordata*, *Dahlia coccinea*, *Muhlenbergia robusta* y *Verbesina virgata*) en (a) sitios abiertos y (b) sitios cerrados realizados de enero de 1999 a diciembre de 2000 (los números localizados encima de cada barra indican el total de organismos).

Tabla 6.4. Análisis de varianza para determinar el efecto del tamaño de malla, el hábitat, la fecha de colecta y el grupo de artrópodo sobre la abundancia de estos en la hojarasca mixta (*B. cordata*, *D. coccinea*, *M. robusta* y *V. virgata*) depositada en la REPSA. AM= abertura de malla, H= hábitat y t= fecha de colecta.

Efecto	SC	gl	CM	F	P
ÁCAROS					
Abertura de malla	0.10	1	0.10	0.03	0.85
Hábitat	2.33	1	2.33	0.46	0.49
Fecha de colecta	50.70	6	8.40	10.21	<0.001
AM x H	5.00	1	5.00	1.10	0.29
AM x t	2.67	6	0.44	0.53	0.77
H x t	1.70	6	0.29	0.35	0.90
AM x H x t	1.00	6	0.00	0.20	0.97
Error	4.96	476	0.00	*****	*****
COLÉMBOLOS					
Abertura de malla	0.21	1	0.20	0.09	0.75
Hábitat	0.50	1	0.50	0.23	0.62
Fecha de colecta	24.12	6	4.02	11.00	<0.001
AM x H	0.00	1	0.00	0.00	0.96
AM x t	0.10	6	0.02	0.07	0.99
H x t	0.23	6	0.37	0.10	0.99
AM x H x t	0.10	6	0.02	0.06	0.09
Error	2.18	476	0.00	*****	*****
HOLOMETÁBOLOS INMADUROS					
Abertura de malla	0.13	1	0.12	0.55	0.45
Hábitat	0.61	1	0.60	2.61	0.10
Fecha de colecta	1.43	6	0.23	6.15	<0.001
AM x H	0.49	1	0.48	2.10	0.14
AM x t	0.16	6	0.02	0.69	0.65
H x t	0.24	6	0.03	1.03	0.40
AM x H x t	0.08	6	0.01	0.35	0.90
Error	0.231	476	0.00	*****	*****
TODOS					
Abertura de malla	0.30	1	0.30	0.03	0.84
Hábitat	2.12	1	2.11	0.21	0.64
Fecha de colecta	115.58	6	19.26	11.57	<0.001
AM x H	2.68	1	2.67	0.26	0.60
AM x t	2.48	6	0.41	0.24	0.95
H x t	1.83	6	0.30	0.18	0.98
AM x H x t	0.76	6	0.12	0.07	0.99
Error	9.99	476	0.00	*****	*****

La frecuencia en la que se encontraron los artrópodos de distintos grupos dependió significativamente del tipo de sitio (Tabla 6.5) y del tamaño de malla (Tabla 6.6). En particular los colémbolos fueron más frecuentes en los sitios abiertos que los que se esperan por azar (Tabla 6.5; Fig. 6.5); Asimismo, en las bolsas de malla grande la frecuencia observada de los colémbolos y de los holometábolos inmaduros fue mayor que la esperada (Fig.6.6) en contraste con los ácaros que presentan mayor frecuencia observada que la esperada en las bolsas de malla pequeña (Fig. 6.6).

Tabla 6.5. Frecuencias observadas y esperadas (entre paréntesis) de invertebrados asociados a dos tipos de sitio: abierto y cerrado en muestras mixtas. 1999-2000. Se encontró una dependencia entre variables ($\chi^2_3 = 81.8$, $P < 0.001$).

<i>Sitio</i>	Frecuencias			
	Ácaros	Colémbolos	Holometábolos inmaduros	Otros
Abierto	1299 (1319.9)	662 (560.4)	82 (103.0)	96 (155.7)
Cerrado	1711 (1690.1)	616 (717.6)	153 (132.0)	259 (199.3)

Tabla 6.6. Frecuencias observadas y esperadas (entre paréntesis) de invertebrados asociados a bolsas de dos diferentes aberturas de malla (1.5 mm y 6 mm) en muestras mixtas. 1999-2000. Se encontró una dependencia entre variables ($\chi^2_3 = 90.8$, $P < 0.001$).

<i>Tamaño de Malla</i>	Frecuencias			
	Ácaros	Colémbolos	Holometábolos inmaduros	Otros
Grande	1195 (1240.3)	595 (526.6)	138 (96.8)	85 (146.3)
Pequeña	1815 (1769.7)	686 (751.4)	97 (138.2)	270 (208.7)

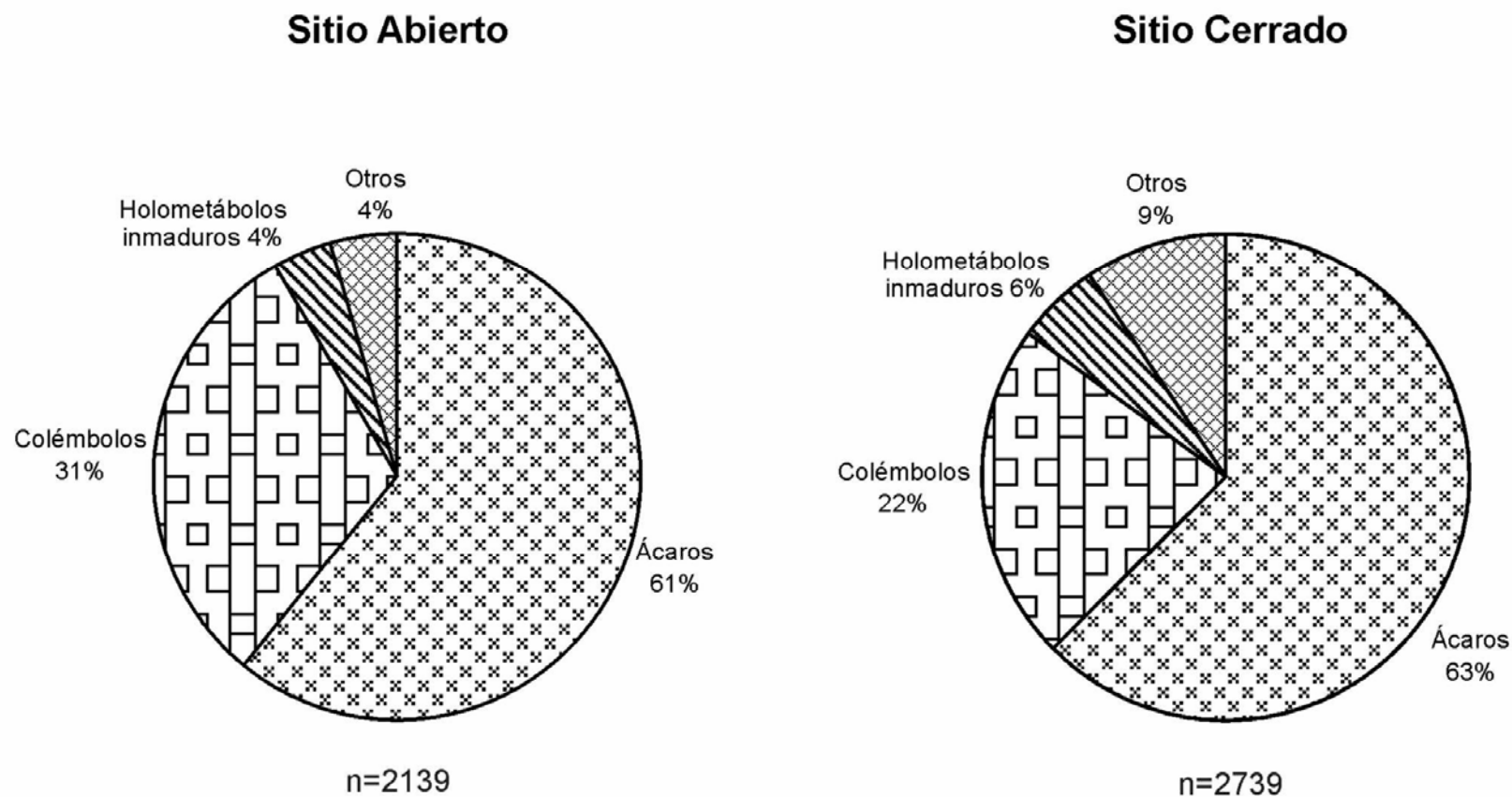


Figura 6.5. Abundancia relativa de artrópodos edáficos en muestras mixtas de hojarasca de *Buddleia cordata*, *Dahlia coccinea*, *Muhlenbergia robusta* y *Verbesina virgata* en sitios contrastantes de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

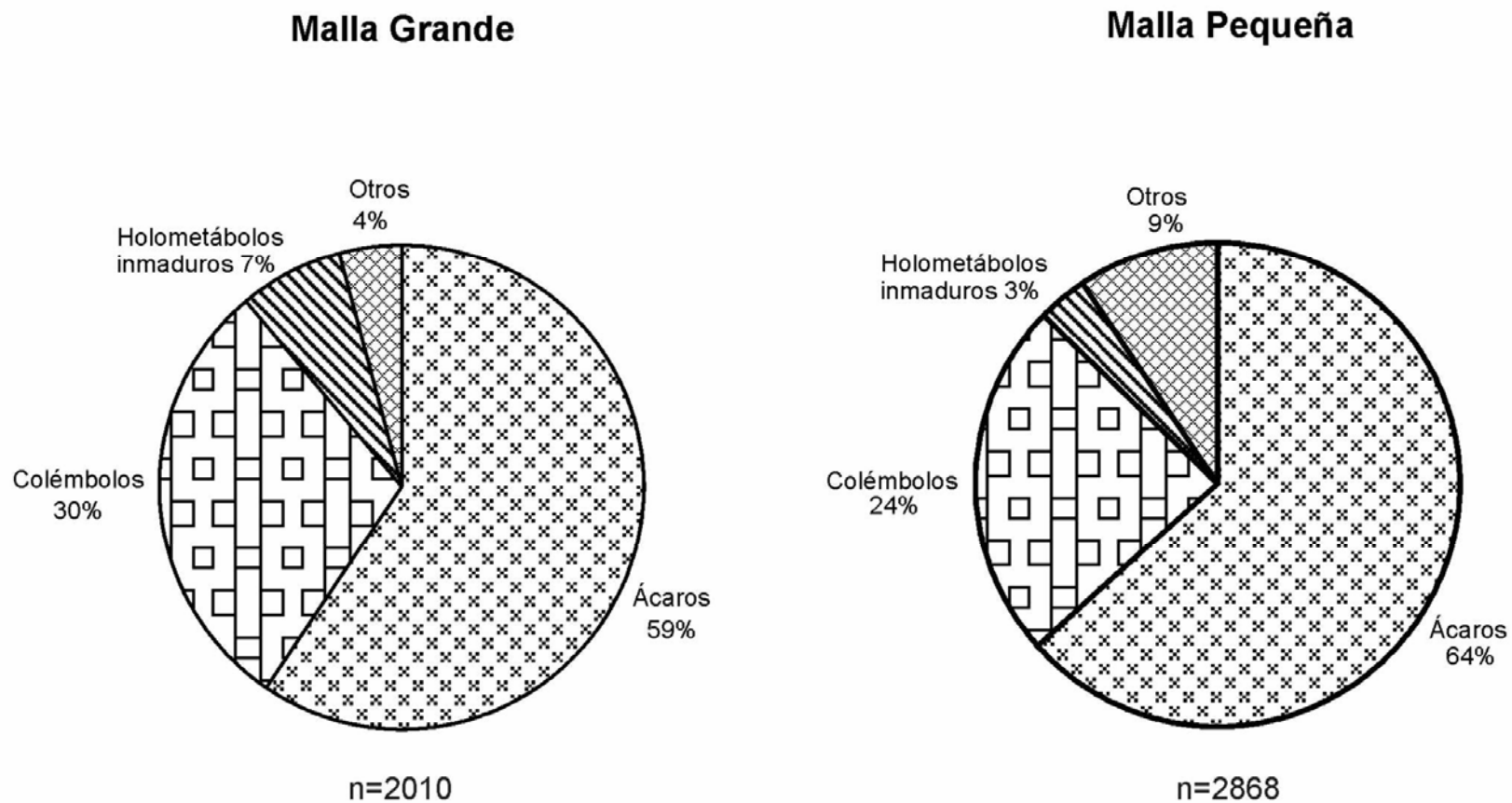


Figura 6.6. Abundancia relativa de artrópodos edáficos en muestras mixtas de hojarasca de *Buddleia cordata*, *Dahlia coccinea*, *Muhlenbergia robusta* y *Verbesina virgata* en dos tipos de malla en la REPSA.

6.2. Descomposición y fauna edáfica del material uniespecífico

6.2.1. Descomposición de material uniespecífico. En el caso del material uniespecífico, se encontró que los factores que afectaron significativamente la fracción del peso remanente fueron: el hábitat ($F_{1,105}=4.283$, $P=0.04$), la especie ($F_{3,105}=34.723$, $P<0.001$) y la fecha de colecta ($F_{1,105}=40.836$, $P<0.001$), así como la interacción de la abertura de malla $\times$ hábitat $\times$ fecha ($F_{1,105}=4.281$, $P<0.04$), sin embargo no se observó ningún efecto de la abertura de malla ni de las interacciones restantes (Tabla 6.7).

Tabla 6.7. Análisis de varianza para determinar el efecto del hábitat, el tipo de malla, la especie y el tiempo sobre el peso remanente de muestras de hojarasca proveniente de *Buddleia cordata*, *Dahlia coccinea*, *Muhlenbergia robusta* y *Verbesina virgata*.

Efecto	SC	gl	CM	F	P
Abertura de malla (AM)	0.12	1	0.12	0.05	0.82
Hábitat (H)	9.74	1	9.74	4.28	0.04
Especie (E)	78.96	3	26.32	34.72	<0.001
Fecha de colecta (t)	92.86	1	92.86	40.84	<0.001
AM $\times$ H	4.18	1	4.18	1.84	0.18
AM $\times$ E	0.60	3	0.20	0.26	0.85
H $\times$ E	1.84	3	0.61	0.81	0.49
AM $\times$ t	2.60	1	2.60	1.14	0.29
H $\times$ t	2.05	1	2.05	0.90	0.34
E $\times$ t	3.12	3	1.04	1.37	0.26
AM $\times$ H $\times$ E	0.21	3	0.07	0.09	0.96
AM $\times$ H $\times$ t	9.74	1	9.73	4.28	0.04
AM $\times$ E $\times$ t	4.47	3	1.49	1.96	0.12
H $\times$ E $\times$ t	1.71	3	0.57	0.75	0.52
AM $\times$ H $\times$ E $\times$ t	2.50	3	0.83	1.10	0.35
Error	2.27	105	0.02	****	****

La hojarasca perteneciente a *Buddleia cordata* tuvo una mayor pérdida de material de aproximadamente el 30% durante los primeros 6 meses del experimento, mientras que para la segunda temporada sólo se degradó un 10% más. *Dahlia coccinea* por su parte, tuvo una degradación constante en las dos temporadas. *M. robusta* se degradó de manera más rápida durante la segunda temporada del experimento, siendo el caso contrario para *V. virgata* (especie más lábil del experimento) quien se degradó en un 60% sólo en los primeros 6 meses (Tabla 6.8).

Tabla 6.8. Peso remanente de material monoespecífico en el piso de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba de Tukey).

Especie	Fracción remanente (%)		
	Peso inicial (%)	6 meses	12 meses
<i>Buddleia cordata</i>	100	69.612	57.435 a
<i>Dahlia coccinea</i>	100	74.814	57.173 a
<i>Muhlenbergia robusta</i>	100	83.158	47.053 a
<i>Verbesina virgata</i>	100	40.564	20.607 b

De acuerdo a las tasas de descomposición (k) *V. virgata* tiene la misma tasa de descomposición tanto en los sitios abiertos como en los sitios sombreados y es la especie que de manera individual se descompone más rápidamente ($k=0.0042$) (Tabla 6.9), con una vida media de 165 días y con 1192 días para una pérdida del 99% en ambos tipos de sitio. Las especies más recalcitrantes fueron

Dahlia coccinea en el sitio abierto con una $k= 0.0010$, descomponiéndose dos veces más rápido en sitios cerrados ($k= 0.0020$) y *Buddleia cordata* siendo su comportamiento similar para los dos tipos de sitio ($k= 0.0015$ en sitios abiertos y 0.0014 en sitios cerrados) (Tabla 6.9).

Tabla 6.9. Tasas de descomposición k (día^{-1}) para que se desintegre el 50% y el 95% del peso seco, obtenidos mediante $X_t/X_0 = e^{-kt}$, para las cuatro especies de estudio.

ESPECIE	Sitio	k (día^{-1})	Vida Media (días)	95% de pérdida (días)	99% de pérdida (días)
<i>Buddleia cordata</i>	Abierto	0.0015	461	1995	3325
	Cerrado	0.0014	483	2091	3484
<i>Dahlia coccinea</i>	Abierto	0.0010	668	2890	4817
	Cerrado	0.0020	342	1482	2469
<i>Muhlenbergia robusta</i>	Abierto	0.0021	328	1421	2369
	Cerrado	0.0019	366	1581	2636
<i>Verbesina virgata</i>	Abierto	0.0042	165	1581	1190
	Cerrado	0.0042	165	1581	1192

6.2.2. Fauna edáfica del material uniespecífico. Se encontró un efecto significativo de la fecha de colecta y del hábitat sobre la abundancia de artrópodos edáficos, pero no del tamaño de la malla ni de la especie (Tabla 6.10). Se registró mayor abundancia de organismos en los sitios sombreados (25 ind/bolsa) que en los sitios abiertos (5 ind/bolsa) (prueba de Tukey $P<0.05$). Asimismo, se encontró un efecto significativo de la fecha y del hábitat sobre la abundancia de los ácaros ($F_{1,48}=4.093$, $P=0.04$; $F_{1,48}=22.45$, $P<0.001$) y colémbolos ($F_{1,48}=10.24$, $P=0.002$;

$F_{1,48}=20.358$, $P<0.001$) (Tabla 6.11). Se encontraron diferencias significativa de las interacciones de la abertura de malla y del hábitat en el caso de los ácaros ($F_{1,48}=4.50$, $P=0.04$) y de la interacción del hábitat con el tiempo en el caso de los colémbolos ($F_{1,48}=8.89$, $P=0.004$) (Tabla 6.11).

Tabla 6.10. Análisis de varianza para determinar el efecto del hábitat, el tipo de malla, la especie y el tiempo sobre la abundancia de artrópodos edáficos presentes en la hojarasca monoespecífica puesta en el piso de la Reserva del Pedregal de San Ángel.

Efecto	SC	gl	CM	F	P
Abertura de malla (AM)	9.85	1	9.85	0.951	0.334
Hábitat (H)	81.018	1	81.018	7.826	0.007
Especie (E)	22.244	3	66.732	2.148	0.106
Fecha de colecta (t)	411.953	1	411.953	39.796	<0.001
AM × H	37.363	1	37.363	3.609	0.063
AM × E	12.521	3	37.563	1.209	0.316
H × E	23.284	3	69.852	2.249	0.094
AM × t	1.612	1	1.612	0.155	0.694
H × t	35.35	1	35.35	3.415	0.07
E × t	16.862	3	50.586	1.628	0.195
AM × H × E	12.897	3	38.691	1.245	0.303
AM × H × t	8.49	1	8.49	0.82	0.369
AM × E × t	7.365	3	22.095	0.711	0.549
H × E × t	20.194	3	60.582	1.95	0.133
AM × H × E × t	9.625	3	28.875	0.929	0.433
Error	10.351	48	496.848	*****	*****

Tabla 6.11. Análisis de varianza para determinar el efecto del hábitat, el tipo de malla, la especie y el tiempo sobre la abundancia de ácaros y colémbolos presentes en la hojarasca monoespecífica puesta en el piso de la Reserva del Pedregal de San Ángel.

Efecto	SC	gl	CM	F	P
Ácaros					
Abertura de malla (AM)	8.451	1	8.451	0.931	0.339
Hábitat (H)	37.153	1	37.153	4.093	0.048
Especie (E)	24.522	3	24.522	2.701	0.055
Fecha de colecta (t)	203.734	1	203.734	22.446	<0.001
AM × H	40.873	1	40.873	4.503	0.039
AM × E	43.995	3	14.665	1.615	0.198
H × E	37.308	3	12.436	1.37	0.263
AM × t	1.712	1	1.712	0.188	0.665
H × t	11.355	1	11.355	1.251	0.268
E × t	71.085	3	23.695	2.61	0.062
AM × H × E	36.336	3	12.112	1.334	0.274
AM × H × t	22.122	1	22.122	2.437	0.125
AM × E × t	34.485	3	11.495	1.266	0.296
H × E × t	30.027	3	10.009	1.102	0.357
AM × H × E × t	32.94	3	10.98	1.209	0.316
Error	435.648	48	9.076		
Colémbolos					
Abertura de malla (AM)	0.005	1	0.005	0.001	0.965
Hábitat (H)	32.283	1	32.283	10.244	0.002
Especie (E)	4.134	3	1.378	0.437	0.727
Fecha de colecta (t)	64.155	1	64.155	20.358	<0.001
AM × H	2.748	1	2.748	0.872	0.355
AM × E	6.411	3	2.137	0.678	0.569
H × E	10.491	3	3.497	1.109	0.354
AM × t	0.002	1	0.002	0.000	0.976
H × t	28.02	1	28.02	8.891	0.004
E × t	3.147	3	1.049	0.332	0.801
AM × H × E	7.293	3	2.431	0.771	0.515
AM × H × t	2.243	1	2.243	0.711	0.403
AM × E × t	5.568	3	1.856	0.589	0.625
H × E × t	9.159	3	3.053	0.969	0.415
AM × H × E × t	7.785	3	2.595	0.823	0.487
Error	151.248	48	3.151	*****	*****

De acuerdo a sus abundancias relativas, la hojarasca de *Buddleia cordata* contiene 84% de ácaros y también registró el mayor número de artrópodos (1345 organismos). En *Dahlia coccinea* se registraron 521 organismos y presentó casi el mismo porcentaje de ácaros y de colémbolos (26 y 28%, respectivamente).

Muhlenbergia robusta, por su parte, fue la especie que presentó la mayor abundancia relativa de colémbolos (51%). Finalmente la hojarasca de *Verbesina virgata* fue la especie más pobre en abundancia de artrópodos con tan sólo 164 ejemplares, el 72% de los cuales fueron ácaros (Fig. 6.7).

La estructura de la comunidad de artrópodos de la hojarasca presenta una dependencia significativa de la especie vegetal de la que proviene ($\chi^2_9=1009$, $P<0.001$). Los ácaros fueron más frecuentes en *B. cordata* y en *V. virgata*, en tanto que en *D. coccinea* los más frecuentes fueron todos aquellos organismos que no son ni ácaros ni colémbolos (Fig. 6.7, Tabla 6.12).

Tabla 6.12. Frecuencias observadas y esperadas (entre paréntesis) de invertebrados asociados a la hojarasca de cuatro especies vegetales de la REPSA. Datos de 1999-2000. Se encontró una dependencia entre variables ($\chi^2_9 = 1009$, $P<0.001$).

Especie	Frecuencias			
	Ácaros	Colémbolos	Holometábolos Inmaduros	Otros
<i>Buddleia cordata</i>	1140 (861.6)	170 (294.8)	6 (15.7)	29 (172.9)
<i>Dahlia coccinea</i>	138 (335.0)	144 (114.6)	8 (6.1)	233 (67.2)
<i>Muhlenbergia robusta</i>	144 (239.6)	191 (82.0)	9 (4.4)	30 (48.1)
<i>Verbesina virgata</i>	118 (103.8)	22 (35.5)	5 (1.9)	17 (20.8)

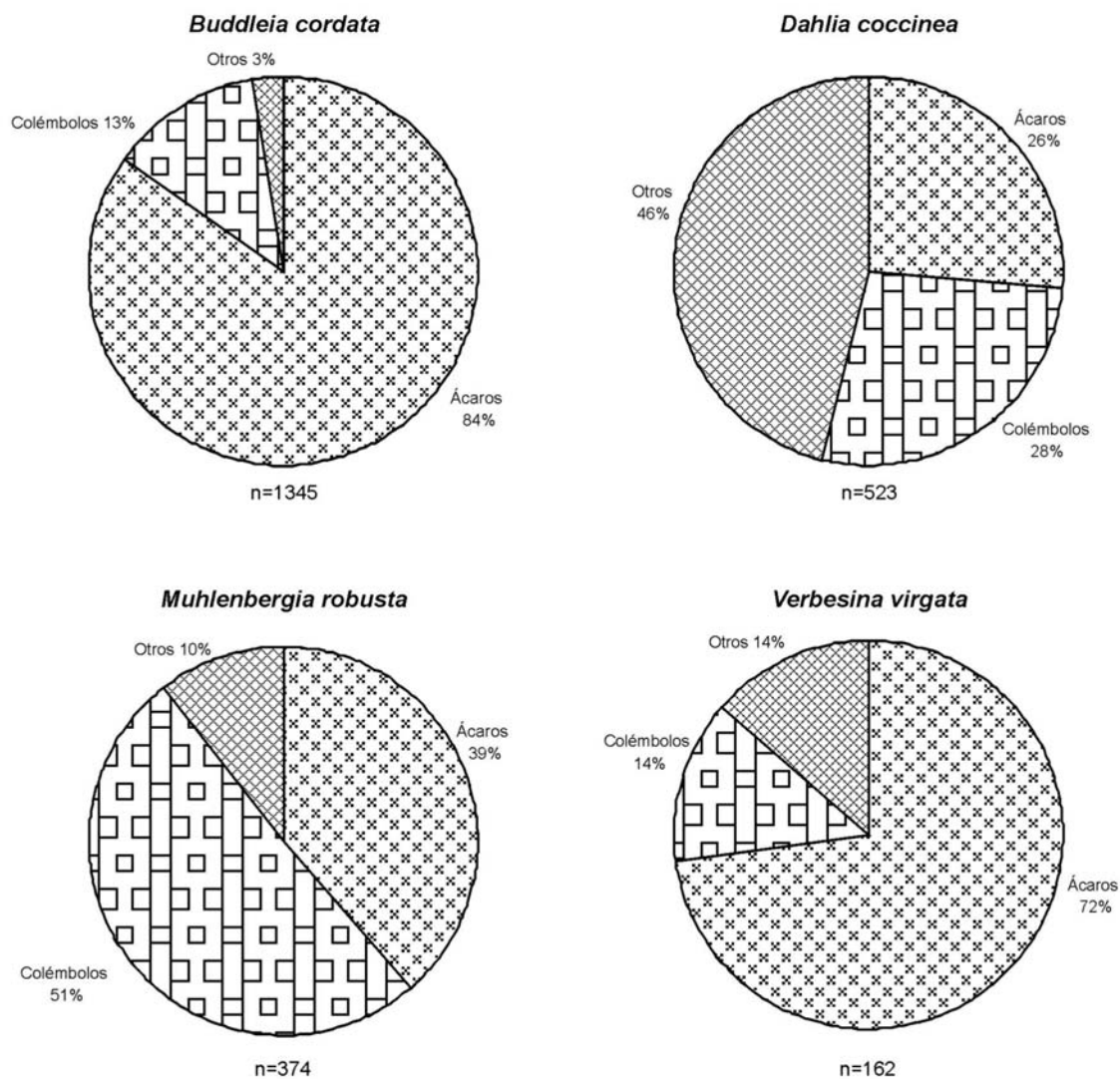


Figura 6.7. Abundancia relativa de artrópodos edáficos en cuatro especies vegetales (*Buddleia cordata*, *Dahlia coccinea*, *Muhlenbergia robusta* y *Verbesina virgata*) de la REPSA.

Se registró también una dependencia significativa entre el sitio de colecta y la frecuencia en la que se registra cada grupo de animales en la hojarasca ($\chi^2_3=299$, $P<0.001$). Se encontró una mayor frecuencia de ácaros pero menor de colémbolos en los sitios cerrados respecto a los abiertos (Tabla 6.13, Fig. 6.8). Se puede observar que los ácaros dominaron en ambos sitios con un porcentaje mayor en los sitios abiertos (76%) que en los sitios cerrados (62%), mientras que en los colémbolos tuvieron mayor abundancia relativa en ambiente cerrado (23%) en relación con aquellos abiertos (7%) (Fig. 6.8). La abundancia de organismos desintegradores fue cinco veces mayor en los sitios cerrados que en los abiertos.

Tabla 6.13. Frecuencias observadas y esperadas (entre paréntesis) de invertebrados asociados a dos tipos de sitios (abierto y cerrado) en muestras monoespecíficas de la REPSA. Datos de 1999-2000. Se encontró una dependencia entre variables ($\chi^2_3 = 299$, $P < 0.001$).

Sitio	Frecuencias			
	Ácaros	Colémbolos	Holometábolos Inmaduros	Otros
Abierto	291 (246.0)	27 (84.2)	3 (4.5)	63 (49.4)
Cerrado	1249 (1294.0)	500 (442.8)	25 (23.5)	246 (259.6)

Se registró también una dependencia significativa entre la abertura de malla y con la frecuencia en la que se halla cada grupo de artrópodos ($\chi^2_3=608$, $P<0.001$). Los ácaros fueron más frecuentes en las bolsas de malla grande, mientras que los colémbolos y el resto de animales se presentaron con más frecuencia en las bolsas de malla pequeña (Fig. 6.9, Tabla 6.14).

En las muestras de malla grande la abundancia relativa de los ácaros fue mayor (79%) que en la de malla pequeña (44%). Los colémbolos, por su parte, representaron el 30% de los individuos en las bolsas de malla pequeña, en contraste con solo el 16% que representaron en las bolsas de malla grande (Fig. 6.9).

Se encontró también una dependencia significativa entre el mes de colecta y la frecuencia en la que se registra cada grupo de invertebrados ($\chi^2_3=142$, $P<0.001$). Los ácaros y los colémbolos tuvieron mayor frecuencia en junio que en diciembre (Tabla 6.15).

Tabla 6.14. Frecuencias observadas y esperadas (entre paréntesis) de invertebrados asociados a bolsas de dos diferentes aberturas de malla (1.5 mm y 6 mm) en muestras monoespecíficas de la REPSA. Datos de 1999-2000. Se encontró una dependencia entre variables ($\chi^2_3 = 608$, $P<0.001$).

<i>Tamaño de malla</i>	Frecuencias			
	Ácaros	Colémbolos	Holometábolos Inmaduros	Otros
Grande	1103 (891.7)	223 (605.1)	15 (16.2)	51 (178.9)
Pequeña	437 (648.3)	304 (221.8)	13 (11.8)	258 (130.1)

En ambas temporadas el grupo dominante fue el de los ácaros registrando 64 y 53% en junio y diciembre respectivamente (Fig. 6.10). Los colémbolos, por su parte, registraron 23 y 6% en los mismos meses, respectivamente. La abundancia fue notablemente más alta en junio (2305 organismos) que en diciembre (99 organismos) (Fig.6.10). La abundancia relativa de los holometábolos inmaduros fue mayor en diciembre (12%) que en junio (1%) (Fig.6.10).

Tabla 6.15. Frecuencias observadas y esperadas (entre paréntesis) de invertebrados asociados a dos temporadas (junio y diciembre) en muestras monoespecíficas de la REPSA. Datos de 1999-2000. Se encontró una dependencia entre variables ($\chi^2_3 = 142.1$, $P < 0.001$).

Mes de colecta	Frecuencias			
	Ácaros	Colémbolos	Holometábolos Inmaduros	Otros
Junio	1488 (1476.6)	521 (505.3)	16 (26.8)	280 (296.3)
Diciembre	52 (63.4)	6 (21.7)	12 (1.2)	29 (12.7)

Los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H') variaron en el siguiente orden *Dahlia* > *Muhlenbergia* > *Buddleia*; asimismo, se encontró que el valor de H' registrado en *V. virgata* no difirió significativamente de los registrados en *D. coccinea* y *M. robusta*, pero fue significativamente más alto que el registrado en *B. cordata* (Tabla 6.16).

Tabla 6.16. Índices de diversidad de grupos de invertebrados asociados a la hojarasca de cuatro especies de plantas de la REPSA. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba de *t*).

Especie	H'
<i>Buddleia cordata</i>	0.556 ^c
<i>Muhlenbergia robusta</i>	1.138 ^b
<i>Verbesina virgata</i>	1.023 ^a
<i>Dahlia coccinea</i>	1.348 ^a

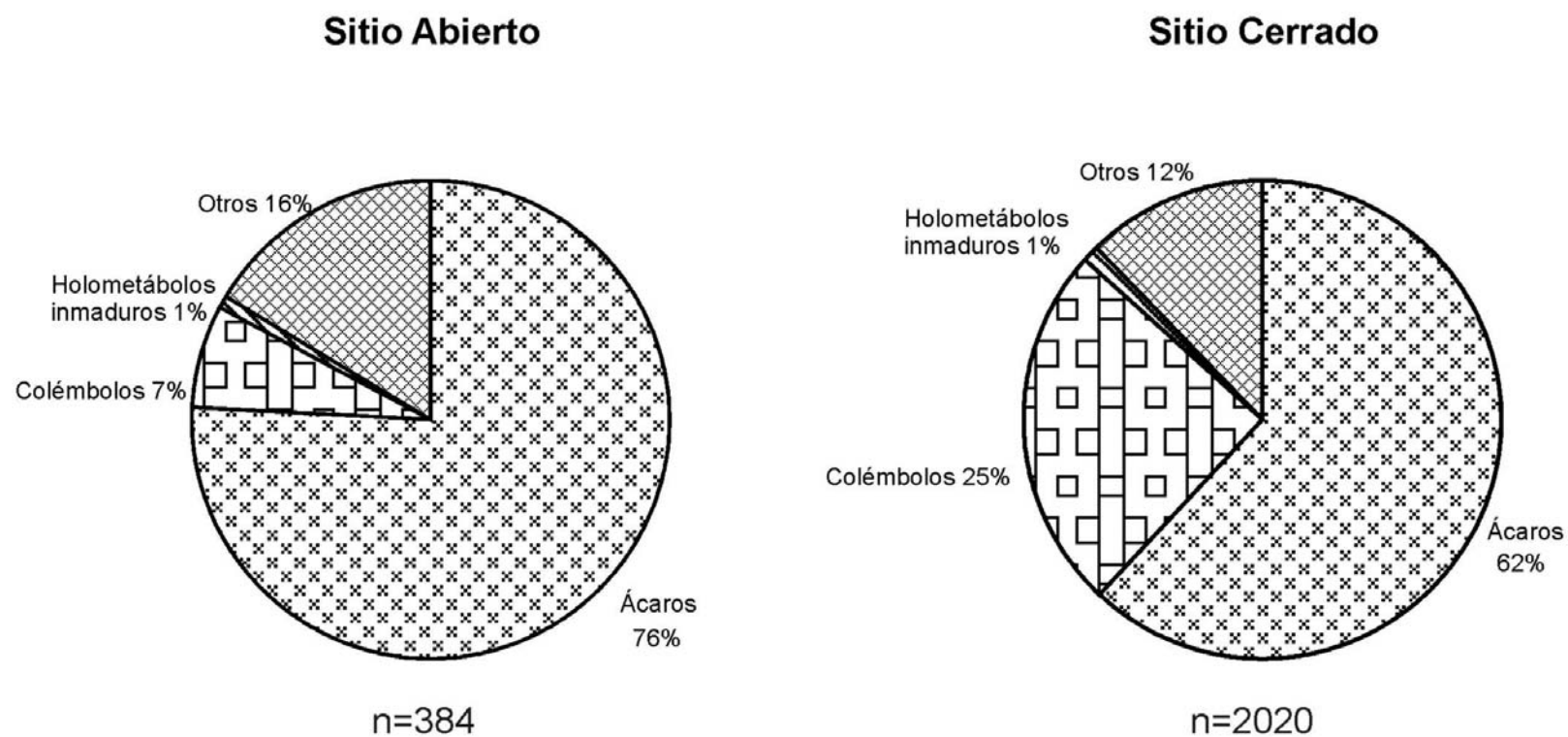


Figura 6.8. Abundancia relativa de artrópodos edáficos en muestras monoespecíficas de *Buddleia cordata*, *Dahlia coccinea*, *Muhlenbergia robusta* y *Verbesina virgata* en sitios contrastantes de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

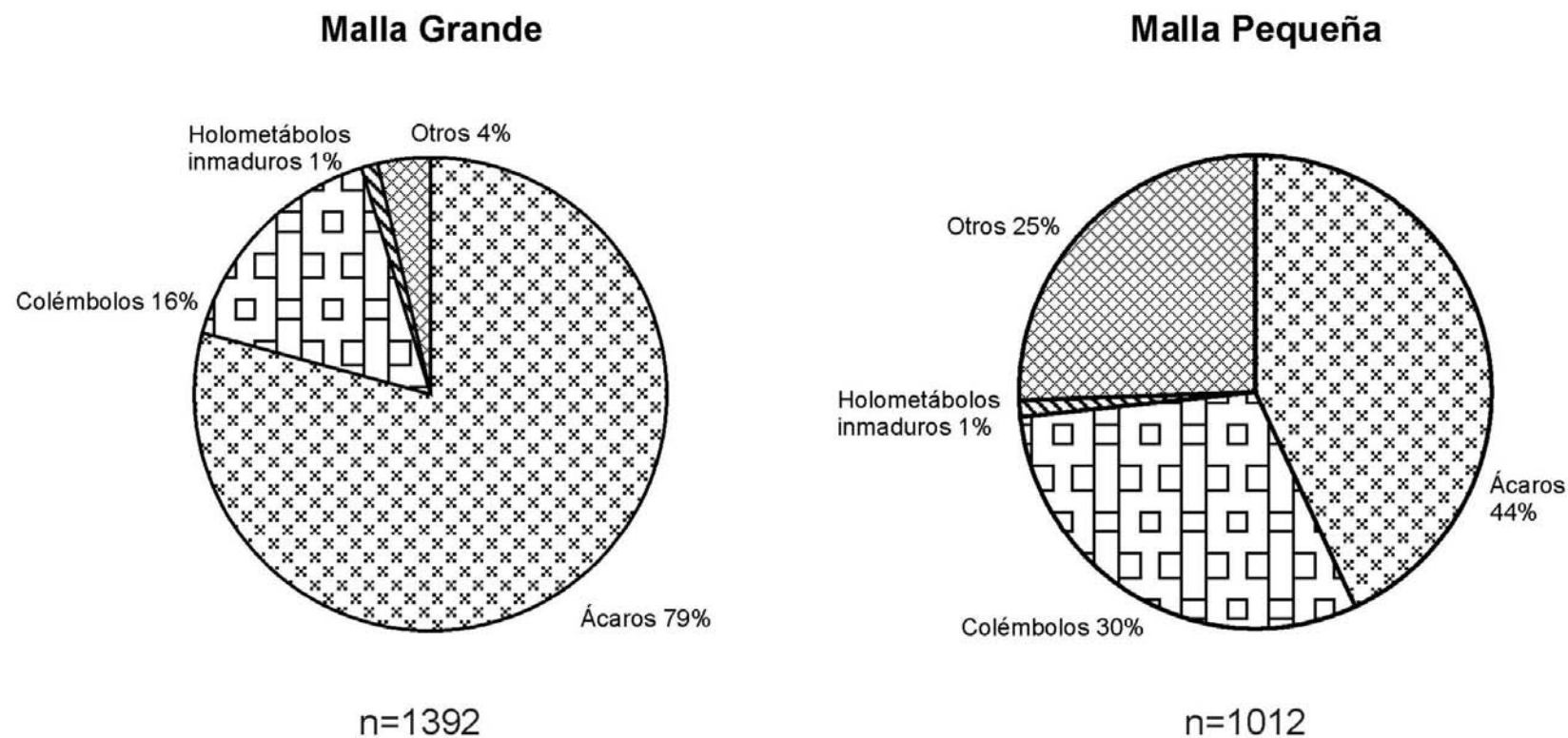


Figura 6.9. Abundancia relativa de artrópodos edáficos en muestras monoespecíficas de *Buddleia cordata*, *Dahlia coccinea*, *Muhlenbergia robusta* y *Verbesina virgata* en bolsas de dos diferentes aberturas de malla puestas en la REPSA.

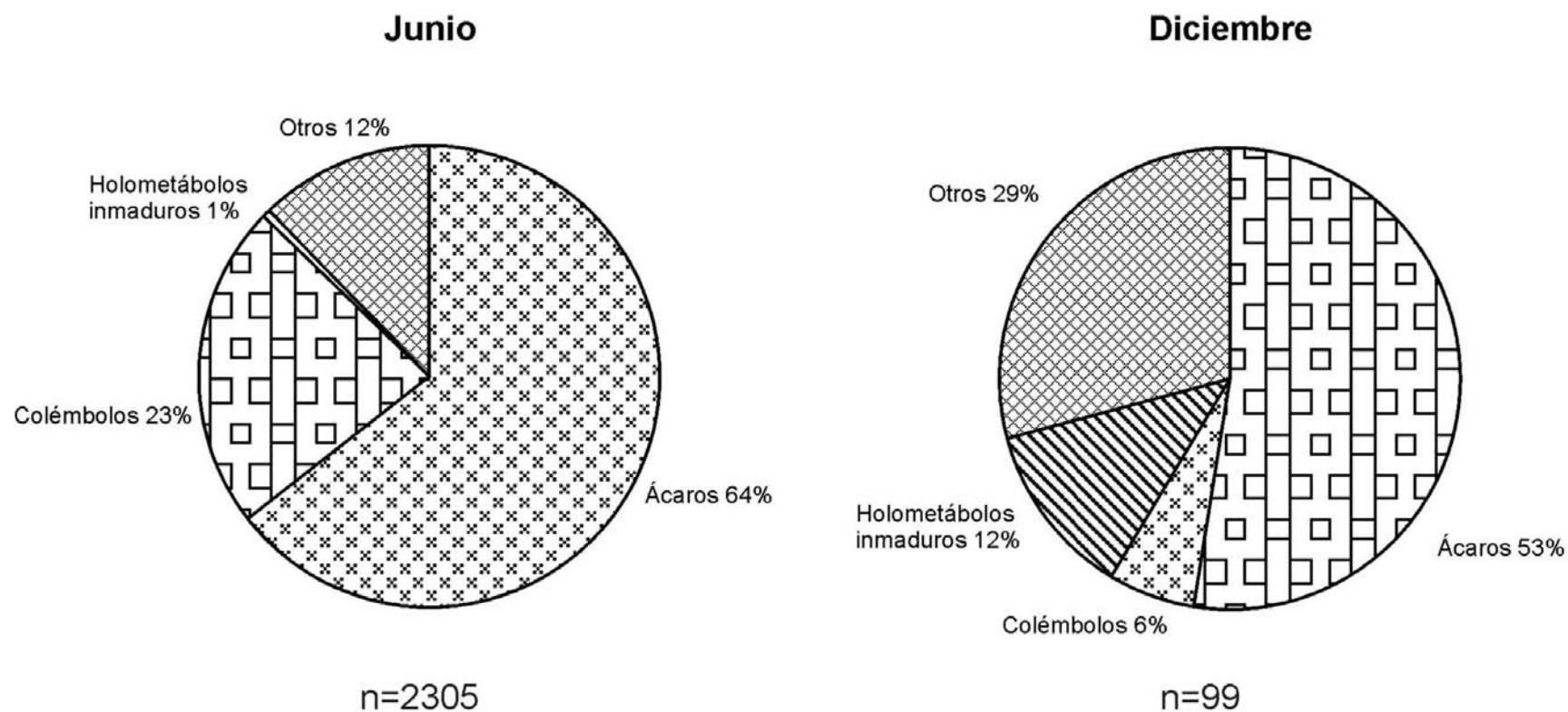


Figura 6.10. Abundancia relativa de artrópodos edáficos en muestras monoespecíficas de *Buddleia cordata*, *Dahlia coccinea*, *Muhlenbergia robusta* y *Verbesina virgata* en dos fechas de colecta de la REPSA.

7. Discusión

7.1. Descomposición

No existió diferencia en la pérdida de peso remanente en los dos tipos de hábitat (cerrado vs. abierto; Tablas 6.1 y 6.2) tal vez debido a que el efecto que tiene la radiación solar y el viento en los sitios abiertos, y la humedad y la mayor cantidad de organismos edáficos en los sitios sombreados sobre el material, es de la misma intensidad sobre el proceso de descomposición en ambos tipos de sitio, por lo cual es factible pensar que los factores abióticos son los responsables en gran medida de la descomposición en los sitios abiertos.

La fracción del peso remanente de las muestras monoespecíficas dependió significativamente del hábitat, la especie y las fechas de colecta (Tabla 6.7). El efecto de especie se explica por las diferencias en su composición química y en sus características físicas. En los ecosistemas mediterráneos, por ejemplo, la esclerofilia foliar constituye un buen estimador de las tasas de descomposición, ya que las afecta negativamente (Côtéaux *et al.*, 1995). Aunque no se conoce a ciencia cierta si existe una relación entre estos factores, la dureza (i.e., la resistencia de las hojas a la fracturación) y las tasas de descomposición encontradas en este trabajo se encuentran directamente relacionadas, ya que *V. virgata* tiene de dureza de $3333 \pm \text{e.e. } 410 \text{ KgF/cm}^2$, *D. coccinea* de $2287 \pm 457 \text{ KgF/cm}^2$ y *B. cordata* $1216 \pm 92 \text{ KgF/cm}^2$ (Mendoza y Tovar, 1996), o sea, que la que tiene la mayor dureza en este caso *V. virgata*, tiene la tasa de descomposición más alta aunque no se conoce a ciencia cierta si existe una relación entre estos

factores, aunque otra explicación podría ser por la vía de los constituyentes químicos de cada especie. De hecho, se ha registrado que la susceptibilidad de un recurso a ser atacado por la fauna edáfica depende tanto de sus características físicas (dureza de las hojas) como de su composición química (Swift *et al.*, 1979) y, de hecho la tasa de descomposición está correlacionada directamente con la concentración de nutrientes, pues éstos son esenciales para el buen desempeño de los artrópodos (Heal *et al.*, 1997).

Algunas especies como *Buddleia cordata* y *Verbesina virgata* se degradaron más rápidamente durante la primera fase del experimento (Tabla 6.8), lo cual pudo deberse a que en esta temporada se registró la mayor precipitación, lo cual facilita la lixiviación de los componentes más lábiles del material proveniente de estas especies, o a que probablemente poseen un alto contenido de azúcares los cuales son componentes de fácil degradación.

Las características físicas y químicas de las hojas también tiene mucho que ver en el proceso de descomposición, por ejemplo, *Buddleia cordata* al ser la especie que se descompone más lentamente (Tabla 6.8), probablemente es la que contiene menores concentraciones de nitrógeno, ya que se sabe que a altos niveles de nitrógeno, la comunidad de organismos desintegradores es favorecida (Heal *et al.*, 1997). Sin embargo, esto requiere corroborarse con análisis químicos.

La fenología de la planta está relacionada con la estacionalidad de las lluvias, lo cual, afecta también las tasas de descomposición. Las plantas que pierden sus hojas en ésta temporada (como es el caso de *V. virgata*) tiene como

resultado que dicho material sea lixiviado y consumido por los organismos casi de manera inmediata, en comparación a aquellas plantas que tiran su follaje en época de sequía (i.e., *B. cordata*), siendo que este material tiene que esperar la siguiente temporada de lluvias para pasar por este proceso.

Núñez-Quevedo (1998) discute la importancia que tiene la heterogeneidad espacial en las zonas áridas para efecto de la descomposición, aunque en el caso de la Reserva del Pedregal de San Ángel, que tiene una heterogeneidad espacial muy marcada, en este trabajo no se encontraron diferencias entre tipos de sitio. Esto puede explicarse por las complejas interacciones de los distintos factores que afectan la descomposición, tales como la incidencia de luz que favorece la descomposición abiótica y la sombra que favorece la descomposición biótica (Guevara *et al.*, 2002).

Las tasas de descomposición (k) registradas en el material mixto (0.0018) fueron muy pequeñas en relación con las registradas en la literatura (Tabla 1.1) y mucho más pequeñas que las reportadas para zonas áridas, tales como las del desierto sonorense (1.35; Núñez-Quevedo, 1998). El material mixto tiene una tasa de descomposición con valores cercanos al valor intermedio existente entre la tasa a la que se descompone la hojarasca de *B. cordata* (la planta que se descompone más lento) y la de *V. virgata* (la que se descompone más rápido), lo cual podría deberse a que al mezclar el material de las cuatro especies (que en cierto modo, es lo más cercano a lo que en realidad ocurre en el campo), el recurso ofertado a los organismos es más rico y diverso que cuando se presentan de manera individual. Este mismo hecho se registra en el desierto sonorense (Núñez-

Quevedo, 1998). Además, también se ha sugerido que las tasas de descomposición de algunas especies pueden incrementarse o reducirse si éstas son mezcladas con hojarasca de alta o baja calidad, respectivamente (Schädler y Brandl, 2005). El material mixto compuesto por las cuatro principales especies vegetales de la Reserva del Pedregal de San Ángel se reduce un 51.1% al cabo de un año, descomponiéndose en promedio 7.3% cada 45 días, mientras que la tasa de descomposición de la hojarasca de *B. cordata* y *M. robusta* es más baja cuando se encuentran solas, lo cual podría deberse al hecho de que estar en conjunto se favorece el proceso de descomposición (Sulkava y Huhta, 1998).

Según los valores de las tasas de descomposición (Tabla 6.9) la especie de planta que más tendería a acumularse en el Pedregal de San Ángel es *B. cordata*, por lo cual es la especie que más material combustible aporta (Cano-Santana, 1994a). Esto puede estar relacionado con la gran frecuencia de incendios en esta zona, la cual, entre 1992 y 1997 sufrió 455 eventos de esta índole en la zona de la REPSA y áreas aledañas, en 1998 se presentaron 202 incendios y los últimos registros indican que entre 2000 y principios del 2005 el 16.5% de 376 incendios contabilizados en Ciudad Universitaria se presentaron en la reserva ecológica (Juárez-Orozco y Cano-Santana, en prensa).

7.2. Fauna edáfica

El Pedregal de San Ángel tiene aproximadamente 2000 años y posee un suelo muy somero el cual se encuentra en las primeras etapas sucesionales, siendo ésta la razón por la que en este estudio no se registró la presencia notable de

macroartrópodos. Sin embargo, por otro lado la hojarasca funge como un amortiguador microambiental, lo cual favorece la actividad de la micro y mesofauna (Guevara *et al.*, 2002).

Existen dos mecanismos por los cuales los organismos edáficos pueden intervenir en el proceso de descomposición: directo por medio de la degradación de la lignina y celulosa por simbiosis con hongos y bacterias, e indirecto por depredación de los primeros, por modificación del hábitat, producción de heces y por propagación de algunos componentes del suelo (Lavelle y Spain 2001). El proceso de sucesión biológica y la composición de la comunidad de organismos desintegradores varió a través del tiempo según las condiciones climáticas favorables para su permanencia. Se encontraron en total 16 grupos de artrópodos (Tabla 6.3) edáficos de los cuales los mas abundantes fueron los ácaros y los colémbolos (Fig. 6.4) probablemente por el hecho de que la gran mayoría de las especies tanto de ácaros como de colémbolos son fungívoros, relacionándolos así a microescala con la actividad fúngica (Guevara *et al.*, 2002). Dentro de estos 16 grupos de artrópodos, se encontraron la presencia de depredadores en algunas muestras tales como arañas, ácaros depredadores y pseudoescorpiones lo cual podría ser el resultado de una alta concentración de presas (Guevara *et al.*, 2002), aunque también podría ser por la oferta de un hábitat seguro, por protección contra depredadores o por búsqueda de alimento según sus hábitos alimentarios (Brown *et al.*, 2001).

La comunidad de artrópodos no dependió de la abertura de malla de las bolsas ni del hábitat, debido probablemente a que la diferencia entre los tamaños

de malla no fue lo suficientemente contrastante como para hacer la diferencia de las comunidades de artrópodos; aunque sí dependió mucho de la fechas de colecta ya que en los meses que abarca la temporada de sequía (enero, marzo y mayo), su densidad fue baja (Fig. 6.3) mientras que en junio (en su mayoría representados por ácaros y colémbolos) ocurrió lo contrario, esto se explica estos organismos porque necesitan de un grado alto de humedad en el ambiente para favorecer su crecimiento poblacional y julio de 2000 fue muy seco (94 mm de precipitación) (Kurihara y Kikkawa, 1986).

Existen bajas densidades de organismos al inicio del estudio debido a las bajas temperaturas y por consiguiente a un bajo porcentaje de humedad (Fig. 6.3) los cuales son factores requeridos para la presencia de estos organismos, existiendo también el hecho de que el material no había sufrido el proceso de fracturación generalmente realizado por los macroartrópodos.

En ambos tipos de sitio, la comunidad fue muy similar (Fig. 6.5) probablemente por la existencia de un efecto microclimático parecido aportado por el tamaño de malla.

La fauna desintegradora actúa con diferentes intensidades según la especie de planta y las poblaciones de desintegradores dependen en gran medida de las condiciones climáticas (Barajas, 1996). Asimismo, existe una relación indirecta entre la densidad de organismos y la tasa de descomposición; ya que mientras más rápido desaparece la hojarasca del sistema, menos densidad de organismos habrá (Barajas, 1996; Guevara. *et al.*, 2002). Del mismo modo, existe una relación indirecta entre la abundancia de organismos y la tasa de

descomposición; ya que mientras más rápido desaparece la hojarasca del sistema, menos abundancia de organismos habrá (Barajas y Álvarez, 2003; Guevara *et al.*, 2002), ya que al existir cambios en la química de la hojarasca durante el proceso de descomposición, la actividad de los desintegradores es influenciada (Schädler y Brand, 2005).

En el caso del material monoespecífico, la fecha de colecta y el hábitat fueron los dos únicos factores que afectaron la abundancia de artrópodos desintegradores, lo cual podría explicarse a que la temporada donde existió alta humedad (i.e., la de lluvias) favorece a dichos organismos.

La composición química y la estructura tanto de la hojas como del material vegetal utilizado de cada especie también juega un papel muy importante en el proceso de descomposición, siendo uno de los factores que determina la comunidad de artrópodos y de hongos por las que ha de ser atacada (Guevara *et al.*, 2002 y Swift *et al.*, 1979), lo cual podría explicar las diferencias en las comunidades de artrópodos de cada especie.

De acuerdo a los resultados se encontró que en los sitios cerrados la abundancia de artrópodos fue cinco veces mayor que en los sitios abiertos y esto podría deberse a que la falta de humedad y el calentamiento de la hojarasca por la radiación solar directa excluye a los organismos de ésta como sucede generalmente en los campos del sur de Carolina (Wiegert, 1974).

El proceso de descomposición en el Pedregal de San Ángel no dependió de las diferentes condiciones microclimáticas ofrecidas por los diferentes tipos de sitio: uno con un ambiente sombreado, con mayor contenido de humedad y bajas

temperaturas debido a la sombra que produce el dosel denso y cerrado de los árboles; y los sitios abiertos y secos. La tasa de descomposición tampoco dependió del tamaño de la abertura de malla. Esto indica que los factores climáticos y la comunidad de artrópodos no son los reguladores principales de la descomposición, lo cual nos sugiere que la química de la hojarasca probablemente sea el factor que regule primordialmente este proceso en la REPSA, aunque es necesario estudiar el contenido químico de las especies utilizadas para poder comprobar lo anterior.

8. CONCLUSIONES

Las conclusiones a las que se llegó con este trabajo son las siguientes:

1. El material mixto compuesto por las cuatro principales especies vegetales de la Reserva del Pedregal de San Ángel se reduce un 51.1% al cabo de un año, descomponiéndose en promedio 7.3% cada 45 días, lo cual sugiere que se acumula mucho material vegetal en el mantillo año con año.
2. Las tasas de descomposición (0.0018) encontradas fueron mucho más pequeñas que las reportadas para otros ambientes.
3. Se registraron 16 grupos taxonómicos de artrópodos, siendo los ácaros y los colémbolos los más abundantes y frecuentes.
4. La comunidad de artrópodos asociada a muestras mixtas de hojarasca no dependió de la abertura de malla ni del tipo de sitio.
5. Existió un comportamiento estacional de la comunidad de artrópodos siendo más abundantes en la temporada de lluvias.
6. Las hojarasca de *Buddleia cordata* y de *Verbesina virgata* fueron las que registraron las tasas de descomposición más bajas y más altas, respectivamente.
7. La hojarasca de *B. cordata* presentó la mayor abundancia de artrópodos tal vez, debido a su persistencia. En contraste, *V. virgata* registró la menor abundancia de artrópodos debido a la reducida persistencia de sus tejidos durante la descomposición.

8. Se sugiere que la composición química de la hojarasca es el factor primordial que determina las tasas de descomposición en el Pedregal de San Ángel, por lo que en un modelo jerárquico éste quedaría en primer lugar, por encima del microclima o la fauna edáfica.
9. En la hojarasca de material monoespecífico se registró una densidad de artrópodos cinco veces mayor en los sitios cerrados que en los abiertos.
10. Las bajas tasas de descomposición predicen una acumulación gradual de material orgánico, lo cual puede explicar parcialmente la gran susceptibilidad de este ecosistema a los incendios.

LITERATURA CITADA

- Anderson, J. M., P. Ineson y S. A. Huish. 1983. Nitrogen and cation mobilization by soil fauna feeding on leaf litter and soil organic matter from deciduous woodlands. *Soil Biology & Biochemistry* 15: 463-467.
- Álvarez-Sánchez, F. J. 1988. Estimación de la caída y descomposición de hojarasca y su relación con la dinámica de una selva mexicana. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 105 pp.
- Álvarez-Sánchez, J. y E. R. Becerra. 1996. Leaf decomposition in a Mexican Tropical Rain Forest. *Biotropica* 28:657-667.
- Álvarez-Sánchez, F. J. 2001. Descomposición y ciclo de nutrientes en ecosistemas terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* 1:11-27.
- Álvarez, J., J. Carabias, J. Meave, P. Moreno-Casasola, D. Nava, F. Rodríguez, C. Tovar y A. Valiente. 1982. *Proyecto para la Creación de una Reserva en el Pedregal de San Ángel*. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 49 pp.
- Arizmendi, M.C., A. Espinoza y J.F. Ornelas. 1994. Las Aves del Pedregal de San Ángel, Pp. 239-260. En: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica "El Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo"*. UNAM, México.
- Austin, A. T. 2002. Differential effects of precipitation on production and decomposition along a rainfall gradient in Hawaii. *Ecology* 83:328-338.
- Barajas, G. 1996. La influencia de la meso y macrofauna en la descomposición de la fracción foliar de la hojarasca de especies arbóreas en una selva

- húmeda tropical. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 102 pp.
- Barajas G., G. y J. Álvarez. 2003. The relationships between litter fauna and rates of litter decomposition in a tropical rain forest. *Applied Soil Ecology*. 24: 91-100.
- Babbar, L. I. y J. J. Ewel. 1989. Descomposición del follaje en diversos ecosistemas sucesionales tropicales. *Biotropica* 21:20-29.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1996. Ecología: Individuos, poblaciones y comunidades. Omega, Barcelona. 1148 pp.
- Berg, B. y H. Staaf. 1980. Decomposition rate and chemical changes of Scots pine needle litter. II. Influence of chemical composition. En: Persson, T. (ed.). *Structure and function of northern coniferous forest - An ecosystem study. Ecological Bulletins (Estocolmo)* 32:373-390.
- Berg, B. 2000. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management* 133:13-22.
- Bradford, M. A., G. M. Tordoff, T. H. Jones y J. E. Newington. 2002. Microbiota, fauna, and mesh size interactions in litter decomposition. *Oikos* 99:317-323.
- Brown G.G., C. Fragoso, I. Barois, P. Rojas, J.C. Patrón, J. Bueno, A. G. Moreno, P. Lavelle, V. Ordaz y C. Rodríguez. 2001. Diversidad y rol funcional de la macrofauna edáfica en los ecosistemas tropicales mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana* 1:79-110.

- Cano-Santana, Z. 1994a. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófita. Tesis Doctoral. Centro de Ecología y UACP y P-CCH, UNAM, México. 198 pp.
- Cano-Santana, Z. 1994b. La Reserva del Pedregal de San Ángel como ecosistema: Estructura trófica. Pp. 149-155. En Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica "El Pedregal de San Angel: Ecología Historia Natural y Manejo"*. UNAM, México.
- Cano-Santana, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* 41:58-68.
- Cano-Santana, Z. y R. León Rico. 1998. Regeneración de la vegetación después de un incendio en una comunidad sucesional temprana de la Ciudad de México. Pp. 125, en: P. Magaña (ed.) *Libro de resúmenes*. VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Latinoamericano de Botánica. Sociedad Botánica de México, México, D.F.
- Cano-Santana, Z. y S. Juárez-Orozco. (En prensa). El cuarto elemento y los seres vivos ecología del fuego. *Ciencias*.
- Carrillo T., C. 1995. *El Pedregal de San Ángel*. UNAM, México. 177 pp.
- César-García, S. F. 2002. Análisis de algunos factores que afectan la fenología reproductiva de la comunidad vegetal de la de la Reserva del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 105 pp.
- Côteaux, M., P. Bottner y B. Berg. 1995. Litter decomposition, climate and litter

- quality. *Trends in Ecology and Evolution* 10:63-66.
- Cragg, R. G. y R. D. Bardgett. 2001. How changes in soil faunal diversity and composition within a trophic group influence decomposition processes. *Soil Biology & Biochemistry* 33:2073-2081.
- Cromack, K. y C. D. Monk. 1975. Litter production, decomposition, and nutrient cycling in a mixed hardwood watershed and a white pine watershed. In "Mineral Cycling in Southeastern Ecosystems" Eds. F. G. Howell, J. B. Gentry and M. H. Smith. Technical Information Center, U.S. Department of Energy, Springfield, Virginia. 609-624.
- Ewel, J. 1976. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in Eastern Guatemala. *Journal of Ecology* 64:293-308.
- Figueroa-Castro, D. M. 1997. Análisis comparativo de la biología floral de cinco especies de compuestas del Pedregal de San Ángel , D.F. (México). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 95 pp.
- Figueroa-Castro, D. M., Z. Cano-Santana y E. Camacho-Castillo. 1998. Producción de estructuras reproductivas y fenología reproductiva de cinco especies de compuestas en una comunidad xerófila. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 63: 67-74.
- Fiochetto, A., C. Di Nardo, S. Papa y A. Fuggi. 2005. Lignin and cellulose degradation and nitrogen dynamics during decomposition of the three leaf litter species in a Mediterranean ecosystem. *Soil Biology & Biochemistry* 37: 1083-1091.

- Gallo, M.E., R.L. Sinsabaugh y S.E. Cabaniss. 2006. The role of ultraviolet radiation in litter decomposition in arid ecosystems. *Applied Soil Ecology*. 34:82-91.
- Gessel, S. P., D. W. Cole, D. Johnson y J. Turner. 1981. The nutrient cycles of two Costa Rican forests. *Prog. Ecol.* 3: 23-44.
- Golley, F. B. 1983. Decomposition. Pp. 157-166, En: *Tropical Rain Forest Ecosystems. Ecosystems of the World* Vol. 14: *Structure and function*. Elsevier, Amsterdam.
- Gómez V., R. 2002. Descomposición de la fracción foliar de la hojarasca de cuatro especies arbóreas en dos microambientes de una selva alta perennifolia. Tesis profesional. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM, México. 65 pp.
- Gosz, J. R., G.E. Likens y F.H., Bormann. 1973. Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook Forest, New Hampshire. *Ecology Monogr.* 43: 173-191.
- González, G. y T. R. Seastedt. 2001. Soil fauna and plant litter decomposition in tropical and subalpine forests. *Ecology* 82:955-964pp.
- Guevara, R., L. Villedo y A. Nájera. 2002. Soil meso-fauna patterns and experiments on leaf litter mite fungivory: preferential effects on fungal reproduction and decomposition. *Acta Zoologica Mexicana* 87:1-15.
- Heal, O.W., J. M. Anderson y M. J. Swift. 1997. Plant Litter quality and decomposition: An historical overview. En: G. Cadish y K. E. Giller (eds.)

- Driven by nature: Plant litter quality and decomposition. Cab. International.
- Henegan, L., D. C. Coleman, X. Zou, D. A. Crossley Jr. y B. L. Haines. 1998. Soil microarthropod community structure and litter decomposition dynamics: A study of tropical and temperate sites. *Applied Soil Ecology* 9:3-38.
- Hobbs, R. J. y C. H. Gimingham. 1984. Studies of fire in Scottish Heathland communities II. Post fire vegetation development. *Journal of Ecology* 72: 585-610.
- Kavvadias V.A., D. Alifragis, A. Tsiontsis, G. Brofas y G. Stamatelos. 2001. Litterfall, litter accumulation and litter decomposition rates en four forest ecosystems en northern Greece. *Forest Ecology and Management* 144: 113-127.
- Kemp, P.R., J.F. Reynolds, R. A. Virginia y W. G. Whitfords. 2003. Decomposition on leaf and root litter of Chihuahuan desert shrubs: Effects of three years of summer drought. *Journal of Arid Environments* 53:21-39.
- Koukoura, Z., A. P. Mamolos y K. L. Kalburtji. 2003. Decomposition of dominant plant species litter en a semi-arid grassland. *Applied Soil Ecology* 23:13-23.
- Kurihara, Y. y J. Kikkawa. 1986. Trophics Relations of Decomposers. Pp. 127-160, En: Kikkawa, J. y D.J. Anderson (eds.). *Community Ecology*. Blackwell Sci Pub. Melbourne.
- La Caro, F. y R. L. Rudd. 1985. Leaf litter disappearance rates in Puerto Rican Montane Rain Forest. *Biotropica* 17:269-276.
- Lavelle, P., E. Blanchart, A. Martin, S. Martin y A. Spain. 1993. A hierarchical

- model for decomposition in terrestrial ecosystems: Application to soils of the humid tropics. *Biotropica*. 25: 130-150.
- Lavelle, P., A. V. Spain. 2001. *Soil Ecology*. Kluwer Academic Publishers. Holanda.
- Lenz, H. 1996. *San Ángel, Nostalgia de Cosas Idas*. Porrúa, México. 100 pp.
- Lousier, J. D. y D. Parkinson. 1976. Litter decomposition in a cool temperate deciduous forest. *Canadian Journal of Botany*. 54: 419-436.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Cambridge University Press. Cambridge. 179 pp.
- Maldonado M., V. 2004. Descomposición de la fracción foliar de la hojarasca en un popal de la costa del Golfo de México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Martínez-Mateos, A.E. 2001. Regeneración natural después de un disturbio por fuego en dos microambientes contrastantes de la Reserva Ecológica "El Pedregal de San Ángel". Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 62 pp.
- Martínez-Orea, Y. 2001. Efecto del fuego sobre el banco de semillas de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 62 pp.
- Martínez-Yrizar, A. 1980. Tasas de descomposición de materia orgánica foliar de especies arbóreas de selvas en clima estacional. Tesis de profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

- Martínez-Yrizar, A. 1984. Procesos de producción y descomposición de hojarasca en selvas estacionales. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 101 pp.
- Meentemeyer, V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59: 465-472.
- Mendoza P., C. y E. Tovar S. 1996. Ecología de forrajeo de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) en la Reserva del Pedregal de San Ángel, D.F. México. Tesis de profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 96 pp.
- Moretto, A. L. y R. A. Distel. 2003. Decomposition of and nutrient dynamics in leaf litter and roots of *Poa ligularis* and *Stipa gyneriodes*. *Journal of Arid Environments* 55:503-514.
- Murphy, K. L., J. M. Klopatek y C. C. Klopatek. 1998. The effects of litter quality and climate on decomposition along an elevational gradient. *Ecological Applications* 8:1061-1071.
- Negrete, A. y J. Soberón. 1994. Los mamíferos silvestres de la Reserva Ecológica El Pedregal. Pp. 219-228. En: Rojo, A. (comp.) *Reserva Ecológica "El Pedregal de San Ángel": Ecología, Historia Natural y Manejo*. UNAM, México.
- Núñez Q., S. 1998. Producción de hojarasca, dinámica del mantillo, descomposición foliar y potencial microbiano del suelo, en tres comunidades contrastantes del desierto sonorense. Tesis de Maestría.

- Facultad de Ciencias, UNAM, México. 101 pp.
- Olson, J. S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 40:322-331.
- Palacios-Vargas, J. G. 1981. Note on Collembola of Pedregal de San Angel, México, D.F. *Entomological News*. 92: 42-44.
- Palm, C. A. y P. A. Sánchez. 1990. Decomposition and nutrient release patterns of the leaves of three tropical legumes. *Biotropica* 22:330-338.
- Reynolds B. C. y M. D. Hunter. 2001. Responses of soil respiration, soil nutrients, and litter decomposition to inputs from canopy herbivores. *Soil Biology & Biochemistry* 33:1641-1652.
- Rios-Casanova, L. 1993. Análisis espacial y temporal de la comunidad de artrópodos epífitos del Pedregal de San Ángel, D. F. (México). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Rojo, A. (comp.). 1994. *Reserva Ecológica "El Pedregal de San Ángel": Ecología Historia Natural y Manejo*. UNAM, México. 409 pp.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas I.P.N. México*. 8:59-129.
- Rzedowski, J. y G. C. Rzedowski. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México. 432 pp.
- Rzedowski, J. y G. C. Rzedowski. 2001. *Flora fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología. México. 1406 pp.
- Sánchez, O. 1980. *La Flora del Valle de México*. Herrero, México. 519 pp.

- Santos, P.F. y W.G. Whitford. 1981. The effects of microarthropods on litter decomposition in a Chihuahuan Desert ecosystem. *Ecology* 62:654-663.
- Setälä, H., J. Laakso, J. Mikola y V. Huhta. 1998. Functional diversity of decomposer organisms in relation to primary production. *Applied Soil Ecology* 9:25-31.
- Schädler, M. y R. Brand. 2005. Do invertebrate decomposers affect the disappearance rate of litter mixtures?. *Soil biology & Biochemistry*. 37:329-337.
- Schlesinger, W. H. y M. M. Hasey. 1981. Decomposition of chaparral shrub foliage: Losses of organic and inorganic constituents from deciduous and evergreen leaves. *Ecology* 62: 762-774.
- Shaw, M.R. y J. Harte. 2001. Control of litter decomposition in a subalpine meadow sagebrush steppe ecotone under climate change. *Ecological Applications* 11:1206-1223.
- Singh, J. S. y S. R. Gupta. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Botanical Review* 43:449-528.
- Smith, V.C. y M.A. Bradford. 2003. Litter quality impacts on grassland litter decomposition are differently dependent on soil fauna across time. *Applied Soil Ecology* 24:197-203.
- Soberón, J.M., M. De la Cruz y G. Jiménez. 1991. Ecología hipotética de la Reserva del Pedregal de San Ángel. *Ciencia y Desarrollo* 17:25-38.
- Specht, R. L. 1981. Nutrient release from decomposing leaf litter of *Banksia*

- ornata*, Dark Island heathland, South Australia. *Australian. Journal Ecology*. 6: 59-63.
- Sulkava, P. y V. Huhta, 1998. Habitat patchiness affects decomposition and faunal diversity: A microcosm experiment on forest floor. *Oecologia* 116: 390-396.
- Swift, M., O. Heal y J. Anderson. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Studies in Ecology. Univ. of California Press, San Francisco. 371 pp.
- Swift, M. y J. Anderson. 1989. Decomposition. Pp. 547-569 En: Leith, H. y M. Weger (eds.). *Tropical Rain Forest Ecosystems. Ecosystems of the World* Vol. 14B. Elsevier, Amsterdam.
- Torres, P. A., A. B. Abril y E. H. Bucher. 2005. Microbial succession in litter decomposition in the semi-arid Chaco woodland. *Soil Biology & Biochemistry*. 37: 49-54.
- UNAM, Universidad Nacional Autónoma de México. 2005. Acuerdo por el que se rezonifica, delimita e incrementa la zona de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria. *Gaceta UNAM*, Universidad Nacional Autónoma de México 3813: 14-15, 22-23.
- Valiente-Banuet, A. y E. G. De Luna. 1990. Una lista florística para la Reserva del Pedregal de San Ángel, México, D.F. *Acta Botánica Mexicana* 9:13-30.
- Van Cleve, K. 1971. Energy and weight loss functions for decomposing foliage in birch and aspen forests in interior Alaska. *Ecology*. 52: 720-723.
- Vargas, D.N., M.B. Bertiller, J.O. Ares, A. L. Carrera y C. L. Sain. 2006. Soil C and N dynamics induced by leaf-litter decomposition of shrubs and perennial

- grasses of the Patagonian Monte. *Soil Biology & Biochemistry*. 38: 2401-2410.
- Vestergaard, P., R. Rønn y S. Christensen. 2001. Reduced particle size of plant material does not stimulate decomposition, but affects the microbivorous microfauna. *Soil Biology & Biochemistry* 33:1805-1810.
- Waring, R. H. y W. Schlesinger. 1985. Decomposition and Forest Soil Development. Pp. 181-210, En: *Forest Ecosystems: Concepts and Management*. Academic Press, Inc. EUA
- Wieder, R. K. y G. E. Lang. 1982. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology* 63(6): 1936-1642.
- Wiegert, R. G. 1974. Litterbag studies of microarthropod populations in three South Carolina old fields. *Ecology* 55:94-102.
- Xuluc-Tolosa, F. J., H. F. M. Vester, N. Ramírez-Marcial, J. Castellanos-Albores y D. Lawrence. 2002. Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary forest en Campeche, México. *Forest Ecology and Management* 5916:1-12.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis* Prentice-Hall Upper Saddle River, Nueva Jersey. 663 pp.