



Distribución espacial de la macrofauna edáfica en bosque mesófilo, bosque secundario y pastizal en la reserva La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México

Spatial distribution of soil macrofauna in cloud forest, secondary forest and grassland in La Cortadura reserve, Coatepec, Veracruz, Mexico

Isis N. De la Rosa y Simoneta Negrete-Yankelevich✉

Red de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, A.C. Carretera antigua a Coatepec 351, El Haya 91070 Xalapa, Veracruz, México.

✉ simoneta.negrete@inecol.edu.mx

Resumen. La conversión de un área de bosque para la agricultura o el pastoreo homogeniza las propiedades del suelo y las comunidades de macroinvertebrados. Este trabajo estudió si la diversidad (H'), densidad y heterogeneidad espacial (tamaño de parche) de macroinvertebrados de hojarasca y suelo se recuperan en una secuencia sucesional pastizal (Pas)-bosque secundario (Bsec)-bosque mesófilo maduro (BMM). En el sustrato hojarasca se observó un gradiente de aumento para todas las variables estudiadas en la secuencia Pas-Bsec-BMM. Sin embargo, este patrón no se presentó en el suelo, ya que la mayor diversidad y densidad (por taxón y total) se encontraron en el Bsec. Mediante un análisis de variografía, en la hojarasca se encontraron distribuciones espaciales heterogéneas de los macroinvertebrados en ambos bosques, mientras que en el pastizal la distribución fue homogénea, lo que apoya la idea de que el disturbio va acompañado de una homogenización espacial de las comunidades de macroinvertebrados, pero la reestructuración espacial se recupera en la sucesión temprana. En el suelo de los 3 sitios, la distribución de todas las variables fue en parches (5 a 60 m de diámetro), pero no se encontró disminución en la heterogeneidad espacial predicha para la secuencia Pas-Bsec-BMM.

Palabras clave: perturbación, gradiente de sucesión, variograma, variación espacial, macroinvertebrados.

Abstract. The conversion of forest to agriculture or pasture homogenizes soil properties, including the communities of macroinvertebrates. This study examined whether the diversity (H'), density and spatial heterogeneity (patch size) of litter and soil macroinvertebrate recover through the secondary successional sequence pasture (Pas)-secondary forest (Bsec)- mature cloud forest (BMM). In the litter an increasing gradient for all variables was observed through the successional sequence. However, this pattern was not present in the soil, where the highest diversity and density (per taxon and total) were found in the Bsec. Using variography, we found heterogeneous spatial distributions of litter macroinvertebrates in both forests, while their distribution was homogeneous in the pasture. This supports the idea that disturbance is accompanied by a spatial homogenization of macroinvertebrate communities but spatial restructuring occurs in early succession. However, in the soil, macroinvertebrate variables were distributed in patches (5 to 60 m in diameter) in the 3 sites and, the decrease in spatial heterogeneity predicted for the sequence Pas-Bsec-BMM was not observed.

Key words: disturbance, secondary succession, variogram, spatial variation, macroinvertebrates.

Introducción

Los macroinvertebrados son importantes reguladores de numerosos procesos del ecosistema como la aireación, retención de agua, infiltración y drenaje del suelo (Carter et al., 1982), al crear estructuras biogénicas (como galerías, nidos, cámaras y bolas de excremento) que conceden propiedades hidráulicas únicas a la base mineral (Negrete-Yankelevich et al., 2007a), cambian la distribución, forma

y tamaño de los poros que afectan las propiedades físicas del suelo (Shaw et al., 1991; Lavelle, 2006).

La estructura espacial, diversidad y densidad de los macroinvertebrados del suelo en el bosque mesófilo pueden depender del mosaico de hojarasca que generan las diferentes especies arbóreas, recurso del que dependen estos organismos (Amarasekare, 2003; Negrete-Yankelevich et al., 2008). Los mosaicos de hojarasca pueden promover la coexistencia de una comunidad muy diversa de macroinvertebrados determinada por el reparto de recursos, lo que favorece una reducción de presión competitiva (Amarasekare, 2003). Esto se debe a que las características químicas foliares de ciertas especies pueden establecer un suelo con

un régimen de nutrientes específicos (Negrete-Yankelevich et al., 2008), generando manchones que potencialmente proporcionan recursos nutritivos específicos (Jordan y Murphy, 1978) a los cuales se adapta una comunidad de especies particular. La distribución espacial de la fauna edáfica influye, a su vez, en los patrones espaciales de diversas funciones ecosistémicas como la descomposición de la materia orgánica y el suministro de nutrientes (Ettema y Wardle, 2002).

La conversión de los bosques mesófilos del centro de Veracruz para la agricultura, el pastoreo de ovinos o el establecimiento de nuevos centros poblacionales provoca modificaciones en la estructura y composición florística de los remanentes forestales que tiene la sucesión forestal natural (Williams-Linera, 2002), afecta la estructura del suelo (Lin et al., 2006) y posiblemente a los macroinvertebrados que en él habitan. Una vez abandonados los campos productivos durante la sucesión secundaria en bosque mesófilo, el número de especies de árboles por hectárea se incrementa de manera paulatina (González-Espinosa et al., 1991). La primera parte de la sucesión en estos bosques se caracteriza por la dominancia de una o pocas especies de árboles (con frecuencia *Pinus* spp. y *Quercus* spp.) (Williams-Linera, 2002). En ambientes perturbados, la distribución espacial de los macroinvertebrados se uniformiza y su diversidad y abundancia disminuye (Negrete-Yankelevich et al., 2006). Estos cambios hacen desaparecer los organismos dependientes de la hojarasca de bosques maduros y deja que organismos oportunistas invasores se desarrollen (Brown et al., 2001), provocando cambios significativos en los perfiles de suelo en periodos de tiempo sorprendentemente cortos. Por ejemplo, en la Amazonia la invasión hacia pastos derivados del bosque original por la lombriz de tierra *Pontoscolex corethrurus* provocó una rápida evolución de los oxisoles hacia gleysoles (Lavelle et al., 2006).

En Veracruz, se realizaron simulacros que predicen que la recuperación de la diversidad arbórea de un bosque puede alcanzarse después de 50 a 90 años de sucesión secundaria (Williams-Linera et al., 2002). Las propiedades químicas y físicas de la hojarasca bajo el dosel de sucesión temprana son muy homogéneas (Williams-Linera et al., 2002). La comunidad de los macroinvertebrados en estas condiciones es poco diversa y está distribuida en grandes parches, de alrededor de 350 m (Chust et al., 2003; Negrete-Yankelevich et al., 2006). Posiblemente esta distribución uniforme también tenga en la parcela un efecto importante sobre la distribución espacial de las estructuras biogénicas generadas por estos organismos. Se sabe que en bosques mesófilos de Oaxaca en 15 años de sucesión, después de la tala selectiva, la abundancia total de macroinvertebrados es de sólo el 20% y la riqueza de taxones se pierde en un 70% de lo encontrado en bosques maduros. En 100 años

de sucesión secundaria, a pesar de que la diversidad de hojarasca y la materia orgánica acumulada se recuperan, las comunidades de macroinvertebrados todavía difieren de las encontradas en bosques naturales (Negrete-Yankelevich et al., 2007b). Por esta sensibilidad, se considera que la comunidad faunística del suelo y la hojarasca son importantes indicadores de perturbación y salud del suelo (Brown et al., 2001; Uribe-Hernández et al., 2010).

En este trabajo se investigó cómo es la estructuración espacial de las comunidades de macroinvertebrados del suelo en 3 cubiertas vegetales derivadas del bosque mesófilo de montaña, pastizal (Pas), bosque secundario joven (Bsec) y bosque mesófilo maduro (BMM) que representan un gradiente sucesional después de un uso agrícola. Se plantearon 2 hipótesis (Fig. 1). Primera, habrá un aumento en la densidad, riqueza y diversidad promedio de macroinvertebrados del suelo en el gradiente Pas-Bsec-BMM, y segunda, dicho gradiente estará acompañado de una disminución en el tamaño de los parches en los que se encuentran distribuidos los taxones más comunes. Esto porque los bosques mesófilos maduros mantienen una gran diversidad vegetal y un alto grado de endemismo (Rzedowski, 1978; Challenger, 1998; Williams-Linera, 2007) y por lo tanto proveen de una amplia diversidad de hojarasca que al acumularse en el suelo como mantillo sirve de hábitat y alimento a muchos organismos (Lavelle, 1997). Sin embargo, los árboles individuales crean parches de influencia bajo su dosel con características estructurales y químicas propias de su especie, por lo que la distribución de la hojarasca no es homogénea. Cuando se presenta una perturbación disminuye la diversidad arbórea y por tanto los nichos en el suelo, resultando en una disminución en la diversidad y abundancia de los macroinvertebrados (Trueba, 2005). En una comunidad menos diversa de árboles es más probable encontrar árboles contiguos de la misma especie formando un parche común de influencia sobre el suelo y por ello el tamaño de los parches en los que se encuentran distribuidos los macroinvertebrados debiera ser mayor en etapas sucesionales más tempranas. El cambio esperado en diversidad, abundancia, riqueza y tamaño de parche entre las comunidades de pastizal y ecosistemas arbolados se espera que sea mayor que entre las comunidades de Bsec y BMM (Fig.1), debido a la transición de una comunidad vegetal prácticamente homogénea a una heterogénea en el primer caso y de una menos heterogénea a una más heterogénea en el segundo.

Materiales y métodos

Área de estudio. El estudio se realizó en la Reserva Ecológica La Cortadura (Fig. 2), que está ubicada a 12.5 km del municipio de Coatepec, Veracruz. Abarca 107 ha adminis-

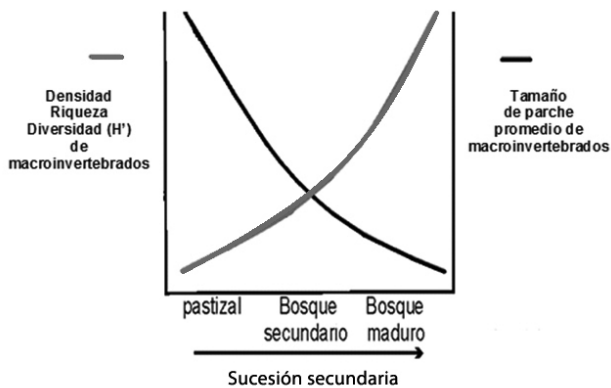


Figura 1. Representación de las hipótesis esperadas sobre las variables de los macroinvertebrados y el tamaño de parche promedio.

tradas por el municipio, de las cuales aproximadamente 45 ha se encuentran cubiertas por restos de bosque mesófilo de montaña relativamente bien conservado. El clima es templado húmedo C(m) y se distinguen 3 periodos: una temporada de lluvias de mayo a octubre; una época seca y fría con influencia de nortes de noviembre a febrero y una época seca y cálida de marzo a abril (Muñoz-Villers, 2008). La precipitación media anual es de 2 500 mm. La temperatura media anual es de 18°C (García, 1988). Los suelos son de origen volcánico (andosoles úmbricos) (Meza y Geissert, 2007) y mantienen en la superficie una capa de hojarasca en estado de descomposición ligero que varía de 8-10 cm de espesor. Para este estudio, se seleccionaron 3 laderas dominadas (>80% de su superficie) por uno de los siguientes tipos de cubierta vegetal, bosque mesófilo maduro (BMM), bosque secundario (Bsec) y pastizal (Pas).

Método de campo y laboratorio. En la cara norte de cada una de las laderas de los 3 sitios de estudio se trazó un transecto perpendicular a la pendiente de 120 m con 15 puntos de muestreo cada uno. La distancia entre un punto y otro fue aumentando del centro del transecto (punto 8) hacia las orillas (diseño anidado). El transecto comenzó con 0.5 m de separación y aumentó sucesivamente a 1m, 3 m, 5 m, 20 m, 30 m y 60 m de separación, hasta alcanzar una distancia máxima de 120 m entre el primero y el último punto de muestreo. Este diseño permite generar pares de observación a distancias progresivamente mayores y, de este modo, estudiar la variación espacial en un gradiente de escalas (Fortin y Dale, 2005). En las horas de luz, durante los meses de octubre a diciembre, en cada uno de los puntos se extrajo un monolito (bloque de suelo) de 25×25×10 cm de profundidad, separando hojarasca y suelo para revisarlo inmediatamente de manera manual *in situ*, buscando cuidadosamente invertebrados de cualquier

dimensión mayor a 2 mm (que de aquí en adelante se denominaran macroinvertebrados). Todos los encontrados se preservaron en alcohol al 70% (excepto lombrices y enquitreidos, conservados en formol al 4%) para su posterior identificación bajo el microscopio estereoscópico. Los macroinvertebrados fueron contados y clasificados en 20 taxones mayores (clases, órdenes y familias) y en 3 grupos de estados inmaduros (larvas de dípteros, coleópteros y otros). Los individuos con un diámetro mayor a 2 mm fueron considerados representantes de la mesofauna (por ejemplo colémbolos, ácaros y enquitreidos). La metodología de muestreo aquí ocupada no es idónea para estos grupos, porque es selectiva para los organismos de mayor tamaño. Sin embargo, dichos grupos han sido incluidos en este estudio debido a la escasa información que se tiene sobre su distribución espacial. Los resultados para estos taxones deben considerarse preliminares, pero útiles como antecedente para futuros estudios.

Procesamiento de datos y análisis estadístico. Para cada punto de muestreo se extrapoló la densidad total y por taxón de macroinvertebrados a individuos por metro cuadrado y se calculó, la riqueza de taxones (S) y el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'), todo ello separado por los estratos de hojarasca y suelo. En el ecosistema de pastizal, el pasto verde y el tapete radicular superficial fueron considerados como hojarasca. Se estimaron como los taxones más comunes aquellos que tuvieran un promedio en las muestras de cada sitio mayor a 16 individuos m² en el caso de la hojarasca y mayor a 32 individuos m² en el suelo. Se eligió una densidad mínima menor en la hojarasca (16 individuos m²) debido a que en los bosques mesófilos ésta alberga una comunidad menos densa (Negrete-Yankelevich et al., 2007b).

Análisis estadístico de medias. Se realizaron análisis de varianza (ANDEVA) para determinar si existen diferencias significativas entre las cubiertas vegetales (BMM, Bsec y Pas) en densidad total de macroinvertebrados y de los taxones más comunes, riqueza y diversidad. Para estos análisis, sólo se consideró una submuestra de las observaciones que cumpliera con una distancia mínima de separación para la cual fueran espacialmente independientes (véase análisis espacial abajo). Por ello, los tamaños de muestra (n) difieren entre taxones. Los grados de libertad del tratamiento sitio siempre fueron 2. Para evitar incurrir en un error tipo I por realizar pruebas de hipótesis secuenciales se utilizó la técnica de False Discovery Rate (FDR) (Benjamini y Hochberg, 1995). En una lista de hipótesis secuenciales, la técnica de FDR calcula la proporción esperada de hipótesis nulas incorrectamente rechazadas y reduce el nivel de confianza de acuerdo con esta proporción (Benjamini y Hochberg, 1995). Las comparaciones post-hoc entre sitios se hicieron mediante el método de sobreapamiento de

error estándar, debido a que evita incrementar la probabilidad de error tipo I por realizar un número alto de pruebas de hipótesis sucesivas.

Análisis estadístico de variación espacial. Para estudiar la distribución espacial de las comunidades de macroinvertebrados se empleó la variografía (herramienta geoestadística; Webster y Oliver, 2001). A las densidades individuales de los taxones más comunes y a las medias de diversidad y riqueza se les construyeron variogramas experimentales con el programa R 2.8.1 (<http://www.R-project.org/>), utilizando los paquetes *geoR* y *sp* que contienen la programación de las funciones requeridas en los cálculos de los variograma y sus modelos (Ribiero y Diggle, 2001). Posteriormente se ajustaron modelos teóricos a cada variograma mediante mínimos cuadrados. Los variogramas son una representación gráfica del comportamiento de la semivarianza (estadístico inversamente proporcional a la autocorrelación) a medida que aumenta la distancia entre los puntos muestreados. La asíntota de un variograma indica la distancia entre muestras a la cual se alcanza la independencia espacial y, con ello el diámetro promedio de los parches de distribución de las variables. Para elegir la submuestra de los análisis paramétricos (véase arriba), sólo se consideraron puntos de muestreo que estuvieran mínimamente separados por la distancia a la que el variograma alcanzó la asíntota. En casos en los que alguno de los 3 variogramas de una variable (calculados para los 3 sitios) fue monótonico (no alcanzó una asíntota), se utilizó como distancia de independencia la mayor distancia de autocorrelación alcanzada por los variogramas que sí fueron asíntóticos.

Para cumplir con los supuestos de homogeneidad espacial en media y varianza (homocedasticidad) se transformaron las densidades de cada taxón (raíz cuadrada). Para la construcción de variogramas se utilizó una distancia máxima de 60 m, porque se recomienda que se utilice solamente el 60% de la distancia entre puntos más distantes en el estudio (Webster y Oliver, 2001) con el propósito de comparar la correlación espacial sólo de aquellas distancias para las que se cuenta con un número substancial de pares de puntos. Para que el modelo fuera confiable, el ajuste por mínimos cuadrados de los modelos teóricos se hizo ponderando las observaciones de acuerdo con un peso proporcional al número de pares representados por cada punto del variograma (Gallardo y Maestre, 2008).

Aunque existen varios modelos teóricos posibles para describir la dependencia espacial entre observaciones, en este estudio se probó para cada variable la bondad de ajuste (R^2) de 5 que son los más utilizados en ecología:

$$\begin{aligned} \text{Esférico } (\gamma(|h|) &= C \cdot [3h/2a] - (1/2 \cdot (h/a)^3) \\ \text{Exponencial } (\gamma(|h|) &= C \cdot [1 - \exp(-|h|/a)] \end{aligned}$$

$$\text{Gaussiano } (\gamma(|h|) = C \cdot [1 - \exp(-(3|h|^2/a^2))]$$

$$\text{Lineal } (\gamma(|h|) = C \cdot |h|$$

$$\text{Efecto pepita (nugget puro) } (\gamma(|h|) = 0$$

De estos modelos se seleccionó el que presentó una R^2 mayor. Cuando ninguno de los modelos ajustó con una R^2 , al menos de 0.20, se aceptó el modelo nulo (nugget puro).

Resultados

Riqueza, diversidad y abundancia de macroinvertebrados en diferentes etapas sucesionales La densidad total de macroinvertebrados fue significativamente mayor en el suelo del Bsec comparada con el Pas y el BMM (Fig. 3a). La riqueza y la diversidad tuvieron valores significativamente más altos en el suelo del Bsec, intermedios en el BMM y más bajos en el Pas (Figs. 3c, e). En cambio, en la hojarasca se encontró que la densidad, la riqueza y la diversidad aumentaron significativamente en la serie sucesional Pas-Bsec-BMM (Figs. 3b, d, f). Considerando la repartición de abundancias por taxón en las 3 cubiertas vegetales, se encontró que tanto para hojarasca como suelo existe una disminución en la dominancia a lo largo del gradiente Pas-Bsec-BMM, aunque los taxones más dominantes cambiaron entre ecosistemas y entre estratos (Fig. 4).

Dadas sus densidades, en la hojarasca fueron considerados como comunes 11 taxones del BMM, 4 del Bsec y 1 del Pas; y en el suelo, 3 taxones del BMM, 14 del Bsec y 6 del Pas (Cuadro 1). Al comparar las densidades entre cubiertas vegetales para cada taxón común se encontró que para todos, excepto Aranea, Coleoptera, Enchytraeidae y Formicidae en la hojarasca y otras larvas y pupas en el suelo, hubo diferencias significativas (Cuadro 1).

En la hojarasca para Collembola, Diplopoda, Hemiptera, larvas de Coleoptera e Isopoda las mayores densidades se encontraron en el BMM; en cambio, Acari, Diplura y larvas de díptero presentaron mayor densidad en los sitios arbolados que en el Pas (Cuadro 1). En el suelo, la densidad de 5 taxones (Chilopoda, Coleoptera, Diplopoda, Formicidae y larvas de Díptera) fue mayor en los ecosistemas arbolados que en el Pas (Cuadro 1). Siete taxones (Acari, Aranea, Collembola, Diplura, Hemiptera, Enchytraeidae y Pseudoscorpiones) presentaron densidades mayores en el suelo del Bsec que en las otras cubiertas (Cuadro 1) y la densidad de las larvas de Coleoptera fue superior en el suelo del BMM que en los otros sitios (Cuadro 1). Para todos los taxones la densidad en el Pas fue menor que en los ecosistemas arbolados.

Estructuración en el espacio de la comunidad de macroinvertebrados. En este estudio ni la diversidad, ni la riqueza taxonómica de macroinvertebrados presentaron estructuración autocorrelacionada en el espacio, en las hojarascas

Cuadro 1. Medias (individuos por m²), error estándar y resultados de ANDEVA entre ecosistemas de los taxones más comunes

<i>Taxa</i>	<i>Pas</i>	<i>Bsec</i>	<i>BMM</i>	<i>SC</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>n</i>
<i>Hojarasca</i>							
Acari	9.60 (4.07) ^b	48.00(13.96) ^a	66.13 (14.00) ^a	6.48	10.123	< 0.001	45
Aranea	13.86 (5.37)	8.53(2.64)	25.60 (7.29)	0.85	2.130	0.131	45
Coleoptera	21.33 (5.55)	23.46 (8.09)	77.86 (15.60)	0.63	1.080	0.349	37
Collembola	2.13 (2.13) ^c	20.26 (12.72) ^b	83.20 (19.51) ^a	11.36	16.630	<0.001	45
Diplopoda	0.00 (0.00) ^c	13.87 (5.60) ^b	88.53 (17.52) ^a	15.69	43.168	<0.001	45
Diplura	0.00 (0.00) ^b	4.26 (2.45) ^a	40.53(13.14) ^a	0.85	4.390	0.019	37
Enchytraeidae	8.53 (4.37)	0.00 (0.00)	25.60 (14.96)	1.29	3.120	0.054	45
Formicidae	1.06 (1.06)	24.53 (10.92)	13.86 (10.22)	1.10	1.819	0.177	37
Hemiptera	2.13 (1.45) ^b	6.40 (2.09) ^b	49.00 (14.60) ^a	4.67	9.200	<0.001	45
Isopoda	0.00 (0.00) ^b	2.10 (1.50) ^b	31.00 (8.50) ^a	3.89	14.200	<0.001	45
LC	3.20 (2.31) ^b	6.40 (3.04) ^b	20.26 (6.14) ^a	1.40	5.458	0.007	45
LD	9.60 (4.36) ^b	4.26 (2.45) ^a	37.33 (9.70) ^a	1.05	3.840	0.030	33
<i>Suelo</i>							
Acari	71.46 (22.23) ^b	215.45 (31.91) ^a	34.13 (7.30) ^b	18.23	21.974	< 0.001	39
Aranea	12.80 (3.88) ^c	133.33 (24.27) ^a	43.73(12.63) ^b	12.58	15.700	< 0.001	45
Chilopoda	0.00 (0.00) ^b	208.00 (34.24) ^a	212.27 (31.59) ^a	45.72	109.200	< 0.001	45
Coleoptera	78.93 (17.76) ^b	184.53 (25.55) ^a	219.73 (63.95) ^a	6.79	6.390	0.003	45
Collembola	14.93 (5.28) ^c	230.00 (53.74) ^a	32.00 (7.32) ^b	25.09	39.640	< 0.002	45
Diplura	0.00 (0.00) ^c	266.70 (42.32) ^a	59.73 (11.42) ^b	37.30	45.600	< 0.001	45
Doplopoda	0.00 (0.00) ^b	130.10 (17.31) ^a	172.80 (23.59) ^a	36.57	168.500	< 0.001	45
Enchytraeidae	52.26 (20.26) ^b	125.86 (44.84) ^a	17.00 (9.55) ^c	7.56	5.190	0.009	45
Formicidae	10.66 (7.43) ^b	453.30 (70.96) ^a	150.40 (47.45) ^a	21.79	15.030	< 0.001	25
Hemiptera	3.20 (1.71) ^c	72.53 (17.72) ^a	32.00 (5.84) ^b	7.66	13.280	<0.001	45
LC	168.53(31.57) ^b	117.33 (27.78) ^b	222.93 (36.56) ^a	3.41	5.141	0.010	45
LD	33.00 (6.33) ^b	64.00 (12.49) ^a	82.13 (14.12) ^a	4.03	7.060	0.002	45
Otras larvas y pupas	66.13 (35.67)	61.86 (13.86)	33.00 (7.06)	2.75	2.550	0.089	45
Pseudoscorpionidae	0.00(0.00) ^a	109.86 (30.63) ^b	32.00 (7.48) ^c	14.99	26.590	< 0.002	45

Los niveles umbral de significancia después de la corrección de FDR son $p = 0.046$ en suelo y $p = 0.033$ para hojarasca. En negritas, valores de P significativos. Pas, pastizal; Bsec, bosque secundario; BMM, bosque maduro; entre paréntesis, error estándar. Letras distintas indican diferencias entre sitios. SC, suma de cuadrados; F, estadístico de prueba; LC, larvas de coleópteros; LD, larvas de díptera.

o suelos de los 3 sitios (Cuadro 2). En la hojarasca del BMM, de los 11 taxones comunes, las poblaciones de 4 (Coleoptera, Diplura, Enchytraeidae y larvas de Díptera) presentaron autocorrelación espacial en las escalas estudiadas, en cambio, en el Bsec 2 taxones comunes de 4 (Collembola y Formicidae) y en el Pas, los coleópteros no presentaron estructuración espacial en las escalas estudiadas (Cuadro 2). Respecto al tamaño promedio de parche de la distribución espacial de los taxones comunes, la hojarasca del BMM presentó 3 taxones con parches de grandes dimensiones (mayores a 10 m de diámetro), Coleoptera (11 m, Fig. 5a), Diplura (12 m, Fig. 5b) y larvas de Díptera (42 m, Fig. 5d). Enchytraeidae no alcanzó la independencia espacial dentro de la distancia estudiada (el tamaño de parche promedio supera la dimensión máxima estudiada, Fig. 5c). Para el Bsec se obtuvieron parches más pequeños, puesto que los taxones alcanzaron la independencia espacial a una distancia menor o igual a los 10 m: Collembola (10 m, Fig. 5e) y Formicidae (9.5 m, Fig. 5f).

En el suelo, de los 13 taxones comunes en BMM, sólo a 3 (Coleoptera, Formicidae y larvas de Coleoptera) se les encontró estructuración espacial (distribuida en parches o gradientes) (Cuadro 2). Para los coleópteros y sus larvas la autocorrelación continuó a distancias mayores a las consideradas en este estudio mostrando una distribución en gradiente o parchada en una escala mayor a la estudiada (Figs. 6a, c); en cambio para Formicidae, la independencia fue alcanzada a los 35 m de separación entre muestras (Fig. 6b). En el Bsec a 7 de 14 taxones (Acari, Coleoptera, Diplopoda, Diplura, Formicidae, Hemiptera y Pseudoscorpionidae) se les encontró una distribución estructurada en el espacio (Cuadro 2). En este ambiente la autocorrelación de los coleópteros, dipluros y hemípteros cesó cerca de los 60 m (Figs. 6e, g, i), en cambio para los otros 4 taxones el variograma no alcanzó una asíntota y mostró una distribución en gradiente (Figs. 6d, f, h, j). En el Pas a 3 de 6 taxones comunes en el suelo (Acari, larvas de Díptera y otras larvas y pupas) se les encontró una distribución estructurada en el

Cuadro 2. Modelos ajustados a los variogramas de autocorrelación espacial para cada taxón en los 3 sitios de ambos sustratos*

<i>Sitio</i>	<i>Taxones</i>	<i>Modelo</i>	<i>Pepita (nugget) Co</i>	<i>Asíntota (sill) Co+C</i>	<i>Intervalo (range) (m)</i>	<i>R²</i>
<i>Hojarasca</i>						
Pastizal						
	Coleoptera	Nugget puro	0.240	---	---	0.780
	Diversidad (H')	Nugget puro	0.013	---	---	0.847
	Riqueza	Nugget puro	0.257	---	---	0.850
Bosque secundario						
	Acari	Nugget puro	0.170	---	---	0.740
	Coleoptera	Nugget puro	0.790	---	---	0.780
	Collembola	Esférico	0.000	1.34	10.04	0.310
	Formicidae	Esférico	0.040	1.28	9.59	0.210
	Diversidad (H')	Nugget puro	0.018	---	---	0.781
	Riqueza	Nugget puro	0.197	---	---	0.817
Bosque maduro						
	Acari	Nugget puro	0.130	---	---	0.800
	Aranea	Nugget puro	0.480	---	---	0.800
	Coleoptera	Esférico	0.340	1.16	10.93	0.220
	Collembola	Nugget puro	1.310	---	---	0.820
	Diplopoda	Nugget puro	0.100	---	---	0.820
	Diplura	Exponencial	0.140	0.53	12.68	0.240
	Enchytraeidae	Esférico	0.490	387.78	> 60m	0.780
	Hemiptera	Nugget puro	1.650	---	---	0.760
	Isopoda	Nugget puro	0.000	---	---	0.760
	Larvas de Coleoptera	Nugget puro	0.450	---	---	0.860
	Larvas de Diptera	Esférico	0.210	0.47	42.06	0.230
	Diversidad (H')	Nugget puro	0.005	---	---	0.739
	Riqueza	Nugget puro	0.099	---	---	0.727
<i>Suelo</i>						
Pastizal						
	Acari	Esférico	0.320	1.91	5.17	0.280
	Coleoptera	Nugget puro	1.440	---	---	0.797
	Enchytraeidae	Nugget puro	2.120	---	---	0.790
	Larvas de Coleoptera	Nugget puro	0.541	---	---	0.869
	Larvas de Diptera	Esférico	0.217	0.43	51.54	0.370
	Otras larvas y pupas	Esférico	0.913	799.28	> 60m	0.267
	Diversidad (H')	Nugget puro	0.014	---	---	0.762
	Riqueza	Nugget puro	0.106	---	---	0.806
Bosque secundario						
	Acari	Gaussiano	0.680	1549.88	> 60m	0.600
	Aranea	Nugget puro	1.820	---	---	0.680
	Chilopoda	Nugget puro	0.320	---	---	0.790
	Coleoptera	Esférico	0.240	1.93	57.75	0.830
	Collembola	Nugget puro	0.510	---	---	0.790
	Diplopoda	Gaussiano	0.150	174.01	> 60m	0.430
	Diplura	Esférico	0.000	2.68	56.12	0.910
	Enchytraeidae	Nugget puro	1.410	---	---	0.790
	Formicidae	Gaussiano	1.810	6.90	> 60m	0.830
	Hemiptera	Esférico	1.070	2.08	58.36	0.460
	Larvas de Coleoptera	Nugget puro	1.430	---	---	0.770
	Larvas de Diptera	Nugget puro	0.100	---	---	0.730
	Otras larvas y pupas	Nugget puro	0.400	---	---	0.790

Cuadro 2. Continúa

<i>Sitio</i>	<i>Taxones</i>	<i>Modelo</i>	<i>Pepita (nugget) Co</i>	<i>Asíntota (sill) Co+C</i>	<i>Intervalo (range) (m)</i>	<i>R²</i>
Bosque maduro	Pseudoescorpionidae	Gaussiano	0.440	299.55	> 60 m	0.520
	Diversidad (H')	Nugget puro	0.0003	---	---	0.697
	Riqueza	Nugget puro	0.0210	---	---	0.671
	Acari	Nugget puro	0.770	---	---	0.810
	Aranea	Nugget puro	0.900	---	---	0.860
	Chilopoda	Nugget puro	1.250	---	---	0.790
	Coleoptera	Gaussiano	0.050	0.37	> 60 m	0.880
	Collembola	Nugget puro	0.440	---	---	0.820
	Diplopoda	Nugget puro	0.220	---	---	0.750
	Diplura	Nugget puro	0.350	---	---	0.800
	Formicidae	Esférico	0.420	1.18	35.13	0.520
	Hemiptera	Nugget puro	0.180	---	---	0.730
	Larvas de Coleoptera	Gaussiano	0.040	281	> 60 m	0.920
	Larvas de Diptera	Nugget puro	0.340	---	---	0.780
	Otras larvas y pupas	Nugget puro	0.570	---	---	0.810
	Pseudoescorpionidae	Nugget puro	0.170	---	---	0.830
	Diversidad (H')	Nugget puro	0.001	---	---	0.772
	Riqueza	Nugget puro	0.022	---	---	0.841

* Cuando el mejor ajuste fue un modelo de nugget puro (ausencia de correlación espacial en las escalas estudiadas, modelo nulo), los parámetros asíntota e intervalo no existen.

espacio (Cuadro 2). La densidad de los ácaros alcanzó un tamaño de parche promedio de 5 m (Fig. 6k) mientras que para las larvas de los dípteros el tamaño de parche promedio fue de 51.5 m (Fig. 6l). Las otras larvas y pupas estuvieron distribuidas en un gradiente que continuó después de los 60 m (Fig. 6m).

Discusión

Composición y diversidad del ensamble de macroinvertebrados edáficos en ecosistemas derivados de BMM. La primera hipótesis planteada en este estudio fue que habría un aumento en la densidad, riqueza y diversidad de macroinvertebrados del suelo en el gradiente Pas-Bsec-BMM. Esta hipótesis está apoyada por los resultados de la comunidad de macroinvertebrados de la hojarasca, donde la densidad total, diversidad, riqueza y densidad de 8 de 12 de los taxones más comunes cumplen con este gradiente, al menos en el sentido de que los valores más altos se presentaron en los sistemas arbolados. Este hallazgo es congruente con el postulado de que los bosques maduros presentan una composición vegetal diversa y por lo tanto una capa de hojarasca igualmente diversa (Collins, 1980) que provee a su vez de una diversidad alta de nichos para los macroinvertebrados. Cuando se presenta una perturbación a la estructura vegetal, disminuye la diversidad arbórea, la hojarasca se homogeniza y, por

tanto, los nichos resultantes, lo que provoca una disminución en la diversidad y abundancia de la macrofauna (Trueba, 2005). Sin embargo, en la comunidad del suelo este patrón no se observó porque la mayor densidad, riqueza y diversidad de macroinvertebrados, así como la densidad de la mayoría de los taxones comunes, se encontraron en el Bsec y no el BMM. Estos resultados apoyan la observación de que la fauna edáfica se encuentra preferentemente en la hojarasca de los bosques conservados, mientras que en los bosque perturbados abundan más en el suelo (Negrete-Yankelevich et al., 2007b). Una posible explicación es que cuando ocurre una perturbación (por la apertura del dosel para obtención de madera) cambian factores como la temperatura, insolación y cantidad de materia orgánica, lo que afecta a algunos taxones residentes de la hojarasca (e.g. Lumbricidae; Vanbergen et al., 2007), que migran verticalmente hasta el suelo buscando refugio (Bezkorovainaya y Yashikhin, 2003). Otra posible causa que pudo contribuir al aumento de la diversidad y abundancia de macroinvertebrados en el suelo del Bsec respecto al BMM pudo haber sido el incendio que se presentó en ese bosque (hace 20 años). Es posible que la ceniza aportara importantes cantidades de nutrimentos (Asbjorsen et al., 2005) que incrementaron las poblaciones de consumidores primarios y en consecuencia las de comunidades de macroinvertebrados que de ellos se alimentan.

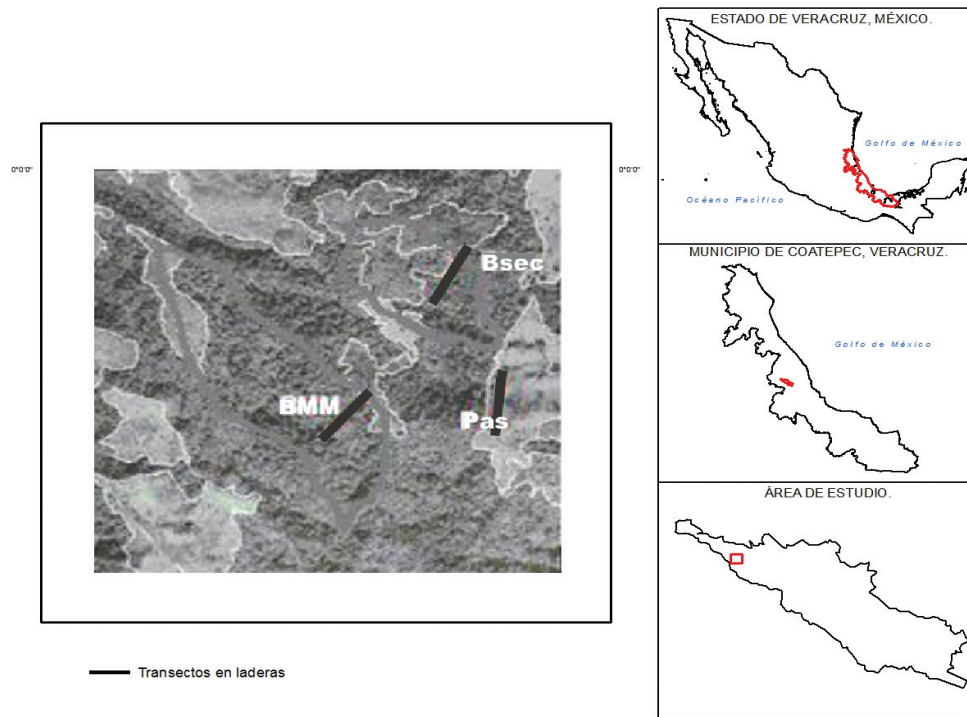


Figura 2. Área de estudio. Transectos (línea negra) de las 3 cubiertas vegetales, bosque mesófilo maduro (BMM), bosque secundario (Bsec) y pastizal (Pas).

El que la diversidad y abundancia de macroinvertebrados en el suelo fueran mayores en el Bsec que en el BMM también concuerda con lo propuesto por Oliver (1981) de que el valor máximo de diversidad se alcanza en una etapa intermedia en el proceso sucesional, ya que en estas etapas pueden convivir taxones característicos de etapas tempranas con los de etapas tardías que comienzan a aparecer (Brown et al., 2004).

La diversidad de macroinvertebrados en la hojarasca se ha propuesto como indicador de perturbación del suelo, ya que es sensible al impacto provocado por las actividades humanas y permite distinguir entre bosques primarios y sitios secundarios (Neher, 1999; Negrete-Yankelevich et al., 2007b). Los resultados de este estudio apoyan esta hipótesis pues la riqueza de taxones más alta la encontramos en la hojarasca del BMM (10.8 taxones). Sin embargo, esta riqueza es baja en comparación con la registrada en otros estudios (14-16 taxones en Veracruz, Brown et al., 2004) y por ello, es de suponerse que el estudiado sea un bosque secundario en sucesión relativamente avanzada, pero que no se ha recuperado por completo.

La disminución hallada en la dominancia de pocos taxones a medida que avanza la sucesión es similar a lo encontrado por Brown et al. (2001), quienes en una base de datos documentada en varios ecosistemas muestran

que la distribución de la abundancia total de organismos, comparada con ecosistemas perturbados, se observa más equitativa en bosques. Este aumento en la equidad de la comunidad pudiera estar relacionado con el aumento en la diversidad de plantas con la sucesión, puesto que un incremento en la diversidad de hojarasca facilita la coexistencia de especies a través de la partición de recursos (Okwakol, 1994; Amaserake, 2003; Bardgett et al., 2005; Negrete-Yankelevich et al., 2008).

Estructuración espacial de las comunidades de macroinvertebrados edáficos en distintos ecosistemas derivados del BMM. La segunda hipótesis planteada en este estudio es que el gradiente de aumento en la diversidad de macroinvertebrados con la sucesión está acompañado por una disminución en el tamaño de los parches en los que se encuentran distribuidos, y que dicho cambio será más abrupto entre el Pas y los ecosistemas arbolados. Aunque el gradiente de disminución del tamaño de parche de distribución de los taxones previsto para la secuencia Pas-Bsec-BMM no se cumplió, en la hojarasca de los bosques (BMM y Bsec) se encontraron distribuciones parchadas, mientras que en el Pas, la distribución del taxón más común (Coleóptera) fue homogénea. Esta evidencia apoya la segunda parte de la hipótesis que supone que el disturbio ocasiona una homogenización espacial de los macroinver-

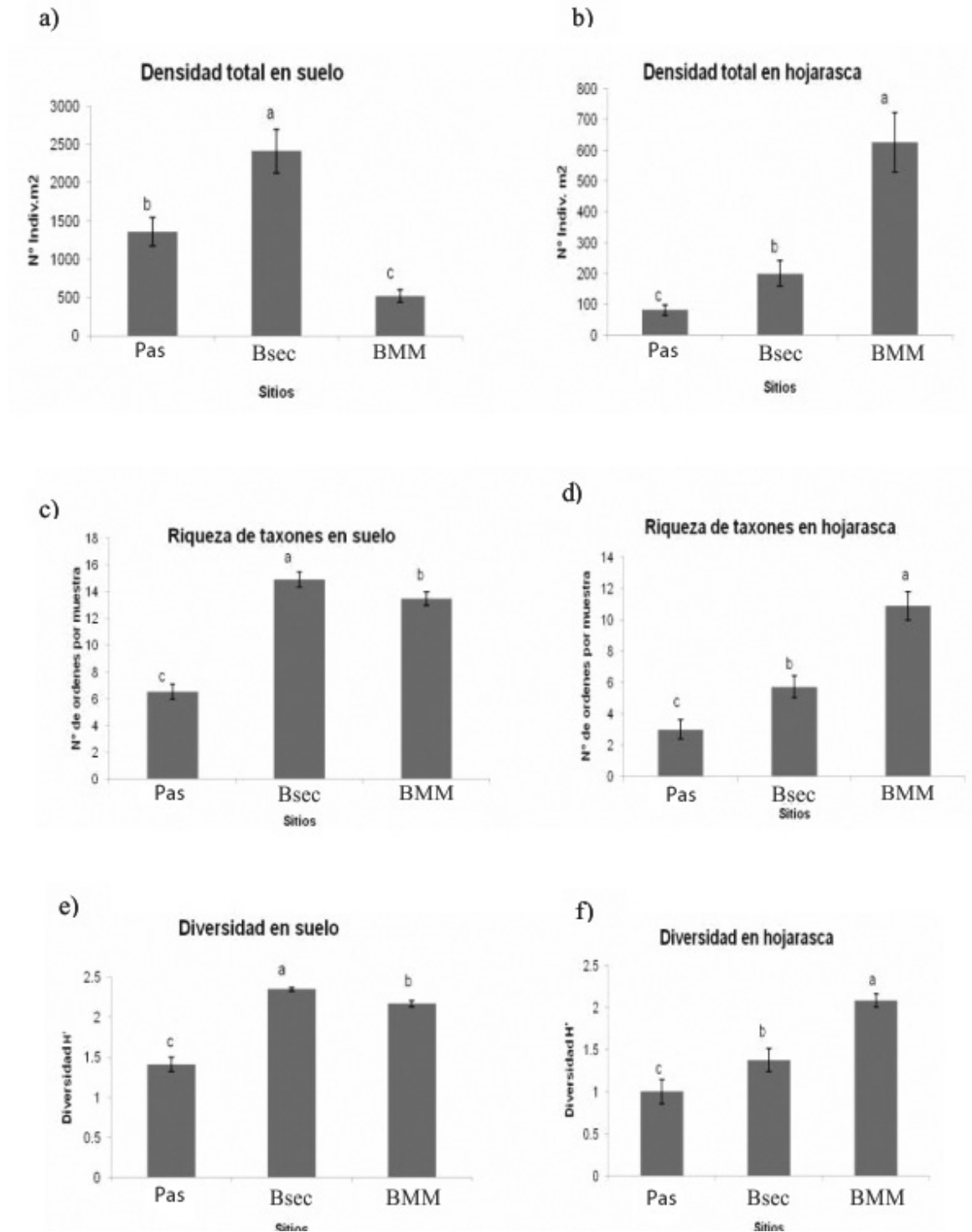


Figura 3. Densidad, riqueza y diversidad promedio (error estándar) de macroinvertebrados por sustrato para cada sitio de estudio. ANDEVA: (a) $SC=17.82, F_{(2,42)}=26.26, p<0.001$ (b) $SC=51.27, F_{(2,42)}=18.15, p<0.001$; (c) $SC=8.03, F_{(2,42)}=22.69, p<0.001$; (d) $SC=2.08, F_{(2,42)}=41.08, p<0.001$; (e) $SC=0.38, F_{(2,42)}=59.34, p<0.001$ y (f) $SC=5.55, F_{(2,42)}=12.02, p<0.001$. Distintas letras indican diferencias entre sitios.

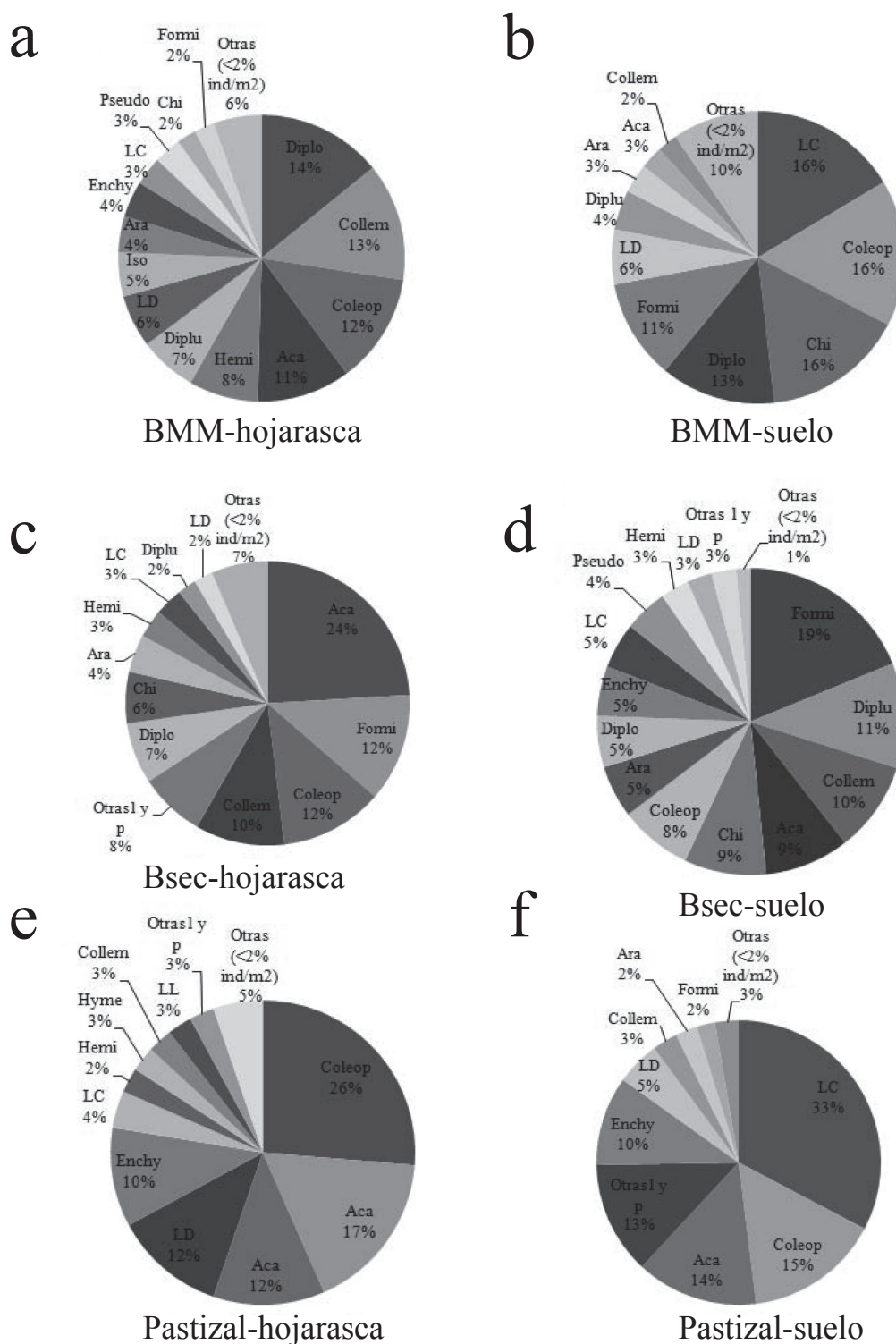
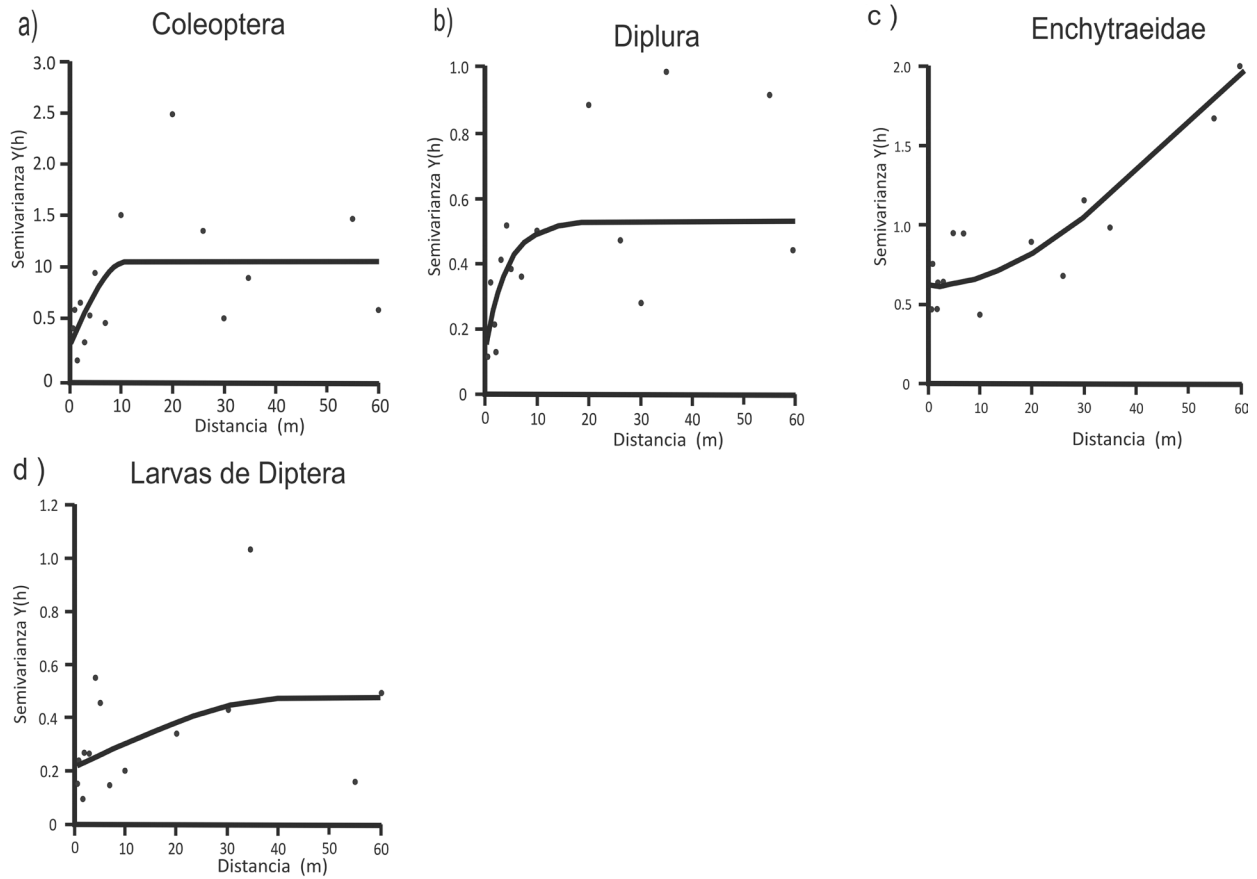


Figura 4. Dominancia porcentual de la abundancia de los taxones de macroinvertebrados en bosque mesófilo maduro (BMM), bosque secundario (Bsec) y pastizal, en los diferentes sustratos. Taxones incluidos: Acari (Aca), Aranea (Ara), Coleoptera (Coleop), Collem-bola (Collem), Chilopoda (Chi), Diplopoda (Diplo), Diplura (Diphu), Enchytraeidae (Enchy), Formicidae (Formi), Hemiptera (Hemi), Isopoda (Iso), larvas de Coleoptera (LC), larvas de Diptera (LD), Otras larvas y pupas (Otras l y p), Pseudoescorpionidae (Pseudo) y los taxones que obtuvieron menos del 2% ind.m² (Otras).

Bosque Mesófilo Maduro



Bosque secundario

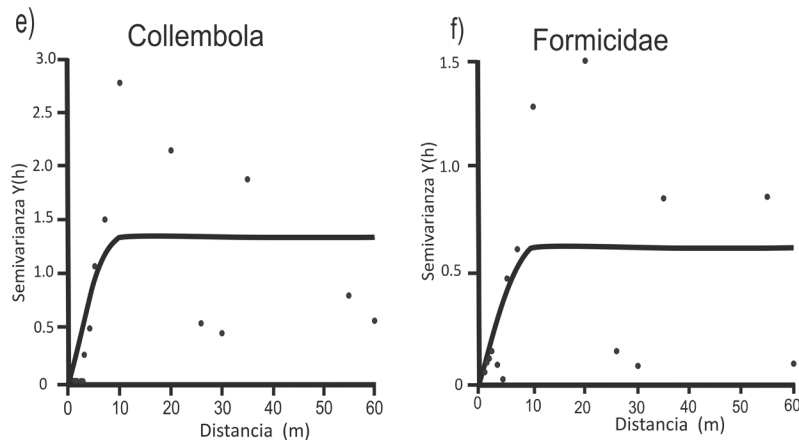


Figura 5. Variogramas empírico (puntos) y modelo ajustado (línea) en el sustrato hojarasca de bosque mesófilo maduro y bosque secundario. No se presentan variogramas para pastizal porque ningún taxón presentó autocorrelación.

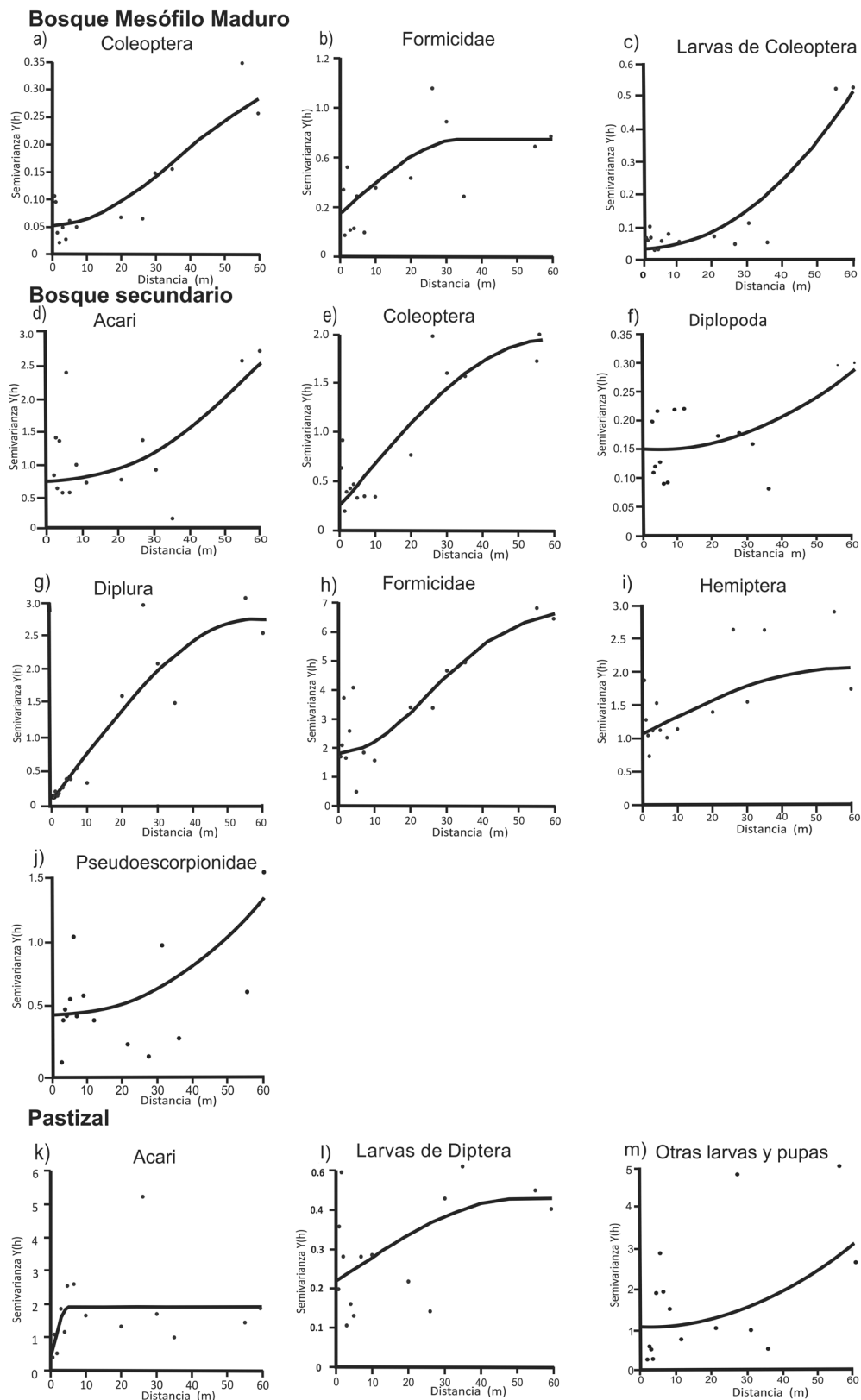


Figura 6. Variogramas empírico (puntos) y modelo ajustado (línea) en suelo del bosque mesófilo maduro, bosque secundario y pastizal.

tebrados, pero es factible que la estructura se recupere para muchos taxones con la sucesión temprana.

En el suelo de los 3 sitios se encontraron agregaciones de macroinvertebrados; sin embargo, el gradiente de disminución del tamaño de parche predicho para la secuencia sucesional tampoco se cumplió, predominando los grandes parches (mayores a 10 m) y los gradientes en los 3 sitios. Es factible que la distribución espacial de los organismos en este estrato esté relacionada con la distribución de nutrientes provenientes de la descomposición de materia orgánica acumulada en el suelo de etapas serales anteriores (Gallardo, 2003). Formicidae es el único taxón cuya estructuración espacial en el suelo cumplió con la hipótesis planteada, habiendo una disminución del tamaño de parche en la secuencia sucesional (con distribución homogénea en el Pas, parches de >60m en el Bsec y parches de 35m en el BMM). Es posible que para estos organismos, al ser muchos de ellos consumidores de hojarasca, a pesar de habitar el suelo, su presencia refleje más la distribución de la hojarasca que las condiciones físico-químicas del suelo (Negrete-Yankelevich et al., 2007a).

Es notorio que para ninguno de los ecosistemas estudiados la diversidad y riqueza de macroinvertebrados haya presentado estructuración en el espacio, a pesar de que muchos de los taxones más comunes la presentaran para su densidad individual en los sitios boscosos. Esto apoya la idea de que ni en suelo ni en hojarasca se encuentran manchones de recursos idóneos que favorezcan islas de diversidad de organismos, sino que existen comunidades diferentes asociadas a distintos recursos, todas con una diversidad equivalente (Negrete-Yankelevich et al., 2006).

En el suelo del bosque secundario se encontraron más taxones con distribuciones autocorrelacionadas que en el BMM, lo que concuerda con los resultados para promedios de abundancia y diversidad, que también son más altos en el Bsec. Es posible que el suelo del Bsec mantenga recursos más diversos y heterogéneos que el BMM, debido a la acumulación de materia orgánica de etapas sucesionales previas.

La escala a la cual se realizó este estudio y en la que muchos taxones presentaron autocorrelación fue de 0.5-60 m. Sin embargo, la estructuración espacial de algunos taxones probablemente sea en una escala mayor o menor a las aquí estudiadas porque no se les detectó una señal de autocorrelación. En este estudio, los colémbolos sólo presentaron estructuración espacial en la hojarasca del Bsec a una distancia de 10 m, distancia similar a la de 2-8 m, que Morris y Dress (2003) encontraron en un bosque dominado por roble. Estos autores también atribuyen esta estructuración a la presencia de árboles dominantes. Por otro parte, en una escala mayor, Fromm et al. (1993) encontraron una

estructuración espacial de colémbolos a distancias mayores a los 200 m y Chust et al. (2003) de 345 m, que coincide con un gradiente de carbono en el suelo. Es factible que los taxones de este estudio, que se distribuyeron en gradientes y por lo tanto su distribución está parchada a escalas mayores, obedezcan también a grandes gradientes como el del carbono. El que no se hallara una estructuración espacial en las medias de diversidad y riqueza indica que existe una homogeneidad de estas variables en los 3 sitios.

Es frecuente que en la literatura se hagan recomendaciones estandarizadas de distancias de muestreo para los macroinvertebrados (Anderson e Ingram, 1993; Moreira et al., 2008). Sin embargo, los resultados de este estudio sugieren que si se desea tener muestras independientes en el espacio, para cumplir con los supuestos de independencia de los análisis estadísticos más comunes, es necesario realizar estudios preliminares que indiquen las distancias más adecuadas, ya que éstas pueden variar entre sistemas, taxones y estratos. El método de muestreo de ácaros y colémbolos no es el más adecuado, por lo que los resultados del presente estudio deben considerarse como preliminares.

Perspectivas. El estudio de la biota edáfica es un reto, por la inmensa diversidad y densidad de organismos en el suelo. En México, Brown et al. (2001), al realizar 127 muestreos de macrofauna edáfica en 37 localidades que incluían 9 ecosistemas (bosque, vegetación secundaria, pastos, cañaverales, cafetales, cítricos, cocotales, plantaciones de cacao y milpas), calcularon que existen más de 14 500 especies de 18 grupos. La falta de especialistas en algunos grupos como Blattaria, Isopoda, Dermaptera, Chilopoda y Pseudoscorpionidae y la falta de muestreo en otras zonas de estudio y en ecosistemas hacen que el conocimiento de esta diversidad sea muy preliminar. Aunado a lo anterior, los análisis espaciales son particularmente demandantes en esfuerzo de muestreo, por lo que existen pocos estudios espacialmente explícitos de la biota edáfica; sin embargo, los que hay son cruciales, ya que ofrecen información relevante sobre la distribución de grupos de organismos de los que dependen funciones ecosistémicas esenciales, como el ciclaje de nutrientes y la formación y estructuración de suelos.

Este estudio, una de las primeras contribuciones en este ámbito tan poco estudiado, permitió conocer cuáles son las escalas a las que los macroinvertebrados están estructurados en el espacio en 3 sitios con distinto nivel de perturbación; por tanto, permitirá diseñar apropiada y eficientemente las distancias e intensidades de muestreo en futuros estudios, dependiendo del taxón y sistema abordado. Además, permitió explorar qué grupos taxonómicos pudieran ser los más sensibles al disturbio y cuáles parecen tener menor capacidad de recuperación a través de la suce-

sión secundaria, abriendo paso a nuevas investigaciones. Finalmente, este artículo muestra los primeros resultados de cómo el disturbio pudiera estar alterando la diversidad espacial de las comunidades de macroinvertebrados del bosque mesófilo veracruzano. Los estudios que cuenten con réplica de los ecosistemas permitirán determinar si las diferencias halladas entre los sitios son generalizables para los ecosistemas derivados del bosque mesófilo de la zona. En el nivel específico, una mejor resolución taxonómica permitirá determinar los cambios que ocurren a raíz de la perturbación y la sucesión secundaria

Agradecimientos

Agradecemos a los revisores anónimos por sus valiosos comentarios que mejoraron sustancialmente el trabajo. El INECOL a través de una beca de tesis y el proyecto CONACYT Ciencia Básica (106788) "Estudio y modelación de las propiedades hidroedáficas en una cuenca de bosque de niebla, a diferentes escalas y bajo diferentes usos" que financiaron esta investigación. Agradecemos a Daniel Geissert y a Octavio Pérez Maqueo por el apoyo otorgado para la realización del trabajo de campo; a Marisol Martínez por la construcción de la figura de localización; a Isabelle Barois, Luciana Porter, Alberto Gómez-Tagle, Leonor Jiménez, Wendy Sangabriel, Beatriz Marín, Karla Aguilar y a los miembros del Taller de Escritura de Artículos Científicos (2010) por sus valiosas sugerencias.

Literatura citada

Anderson, J. M y J. S. I. Ingram. 1993. Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods. CAB International, Wallingford, 1-22 p.

Amarasekare, P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters* 6:1109-1122.

Asbjornsen, H., N. Velázquez-Rosas, R. García-Soriano y C. Gallardo-Hernández. 2005. Deep ground fires cause masive above and belowground biomass losses in tropical montane cloud forests in Oaxaca, México. *Journal of Tropical Ecology* 21:427-434

Bardgett, R. D. 2005. The biology of soil. A community and ecosystem approach, Oxford University Press, New York. 232 p.

Barros, E., M. Grimaldi, M. Sarrazin, A. Chauvel, D. Mitja, T. Desjardins y P. Lavelle. 2004. Soil physical degradation and changes in macrofaunal communities in Central Amazon. *Applied Soil Ecology* 26:157-168.

Bezkorovainaya, I. N. y G. I. Yashikhin. 2003. Effects of soil hydrothermal conditions on the complexes of soil invertebrates in coniferous and deciduous forest cultures. *Russian Journal of Ecology* 34:52-58.

Benjamini, Y. y Y. Hochberg. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B (Methodological)* 57:289-300.

Brown, G. G., A. G. Moreno, I. Barois, C. Fragoso, P. Rojas, B. Hernández y J. C. Patrón. 2004. Soil macrofauna in SE Mexican pastures and the effect of conversion from native to introduced pastures. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 103:313-327.

Brown, G. G., C. Fragoso, I. Barois, P. Rojas, J. C. Patron, 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 (n.s.)* 1:79-110.

Carter, J., J. Heinonen y J. De Vries. 1982. Earthworms and water movement. *Pedobiologia* 23:395-397.

Challenger, A. 1998. La zona ecológica templada húmeda (bosque mesófilo de montaña). *In* Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. CONABIO, México, D.F. p. 443-518.

Chust, G., J. L. Pretus, D. Drucrot, A. Bedòs y L. Deharveng. 2003. Response of soil fauna to landscape heterogeneity: determining optimal scales for biodiversity modeling. *Conservation Biology* 17:1712-1723.

Collins, N. M. 1980. The distribution of soil macrofauna on the west ridge of Gunung (mount) Mulu, Sarawak. *Oecologia* 44:263-275.

Ettema, C. H. y D. A. Wardle. 2002. Spatial soil ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 17:177-183.

Fortin, M. J. y M. R. T. Dale. 2005. Spatial analysis: a guide for ecologists. Cambridge University Press, Cambridge. 365 p.

Fromm, H., K. Winter, J. Filser, R. Hantschel y F. Beese. 1993. The influence of soil type and cultivation system on the spatial distributions of the soil fauna and microorganisms and their interactions. *Geoderma* 60:109-118.

Gallardo, A. 2003. spatial variability of soil properties in a floodplain forest in northwest Spain. *Ecosystems* 6:564-576.

Gallardo, A. y F. T. Maestre. 2008. Métodos geoestadísticos para el análisis de datos ecológicos espacialmente explícitos. *In* Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones, F. T. Maestre, A. Escudero y A. Bonet (eds.). Dykinson, Madrid. p. 215-272.

González-Espinosa, M., P. Quintana-Ascencio, N. Ramírez-Marcial y P. Gaytán-Guzmán. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2:351-360.

Jordan, K. y P. G. Murphy. 1978. A latitudinal gradient of wood and litter production and its implications regarding competition and species diversity in trees. *The American Midlle Naturalist* 99:415-434.

Lavelle, P. 1997. Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. *Advances in*

- Ecological Research 27:93-132.
- Lavelle, P., T. Decaens, M. Aubert, S. Barot, M. Blouin, F. Bureau, P. Margerie, P. Mora y J. P. Rossi. 2006. Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology* 42:S3-S15.
- Lin, H., J. Bouma, Y. Pachepsky, A. Western, J. Thompson, R. Van Genuchten, V. Hans-Jörg y A. Lilly. 2006. Hydropedology: Synergistic integration of pedology and hydrology. *Water Resources Research* 42:1-13.
- Meza, E. y D. Geissert. 2007. El comportamiento hidrodinámico de Andosoles con uso diferenciado en el municipio de Coatepec, estado de Veracruz, México. *In* Reporte técnico final del proyecto N°. INE/A1-064/2007. Instituto Nacional de Ecología / Vrije Universiteit Amsterdam/Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz. p. 118-130.
- Moreira, F. M. S., E. J. Huising y D. E. Bignell. 2008. A handbook of tropical soil biology, sampling and characterization of below-ground biodiversity. Earthscan, London. p. 218.
- Muñoz-Villers, L. E. 2008. Efecto del cambio en el uso de suelo sobre la dinámica hidrológica y calidad de agua en el trópico húmedo del centro de Veracruz, México. Tesis, doctorado Universidad Autónoma Metropolitana, México, D. F. 278 p.
- Negrete-Yankelevich, S., C. Fragoso, A. C. Newton. y O. W. Heal. 2006. Spatial patchiness of litter, nutrients and macroinvertebrates during secondary succession in a tropical montane cloud forest. *Plant and Soil* 286:123-139.
- Negrete-Yankelevich, S., C. Fragoso y A. C. Newton. 2007a. The impact of logging and secondary succession on the below-ground system of a cloud forest in Mexico. *In* Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes. Evidence from the forests of montane Mexico and temperate south America, A. Newton (ed.). CABI, Wallingford. p. 181-199.
- Negrete-Yankelevich, S., C. Fragoso, A. C. Newton y O. W. Heal. 2007b. Successional changes in soil, litter and macroinvertebrate parameters following selective logging in a Mexican cloud forest. *Applied Soil Ecology* 35:340-355.
- Negrete-Yankelevich, S., C. Fragoso, A. C. Newton, G. Russell y A. W. Heal. 2008. Species-specific characteristics of trees can determine the litter macroinvertebrate community and decomposition process below their canopies. *Plant and Soil* 307:83-97.
- Neher, D. A. 1999. Soil community composition and ecosystem processes. Comparing agricultural ecosystems with natural ecosystems. *Agroforestry Systems* 45:159-185.
- Okwakol, M. J. N. 1994. The effect of chage in land use on soil macrofauna communities in Mabira Forest, Uganda. *African Journal of Ecology* 32:273-282.
- Oliver, C. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecology and Management* 3:153-168.
- Ribiero, P. J. y O. J. Diggle. 2001. geoR: a package for geostatistical analysis. *R-News*.1:15-18.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México, Limusa, México, D. F. 432 p.
- Shaw, C., H. Lundkvist, A. Moldenke y J. Boyle. 1991. The relationships of soil fauna to long-term forest productivity in temperate and boreal ecosystems: processes and research strategies. *In* Long-term field trials to assess environmental impacts of harvesting, W. J. Dyck y C. A. Mess (eds.). IEA/BE T6/A6 Workshop, Amelia Island, Florida. p. 39-77.
- Trueba, D. P., V. G. Cairo y T. Tcherva. 2005. Microartrópodos asociados a la hojarasca de un bosque semideciduo de Bacunayagua, Matanzas, Cuba. *Revista Biología* 19:57-64.
- Uribe-Hernández, R., C. H. Juárez-Méndez, M. A. Montes de Oca, J. G. Palacios-Vargas, L. Cutz-Pool y B. E. Mejía-Recarmier. 2010. Colémbolos (Hexapoda) como bioindicadores de la calidad de suelo contaminados con hidrocarburos en el sureste de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:153-162.
- Vanbergen, A. J., A. D. Watt, R. Mitchell, T. Anne-Marie, S. C. F. Palmer, E. Ivits, P. Eggleton, T. H. Jones y J. P. Sousa. 2007. Scale-specific correlations between habitat heterogeneity and soil fauna diversity along a landscape structure gradient. *Oecologia* 153:713-725.
- Webster, R. y M. A. Oliver. 2001. Geostatistics for enviromental scientists. John Wiley, Chichester, 264 p.
- Williams-Linera, G. 2002. Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation* 11:1825-1843.
- Williams-Linera, G., R. M. Manson y E. I. Vera. 2002. La Fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región este de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques* 8:73-89.