

DIVERSIDAD Y ROL FUNCIONAL DE LA MACROFAUNA EDÁFICA EN LOS ECOSISTEMAS TROPICALES MEXICANOS

George G. BROWN^{1,2}, Carlos FRAGOSO¹, Isabelle BAROIS¹, Patricia ROJAS¹, José C. PATRÓN³, Julián BUENO¹, Ana G. MORENO⁴, Patrick LAVELLE², Víctor ORDAZ⁵ y CARLOS RODRÍGUEZ⁶

1. Depto. Biología de Suelos, Instituto de Ecología, A.C., A.P. 63, Xalapa, Ver., 91000, México; 2. L.E.S.T., IRD (ex-ORSTOM) et Université Paris VI, 32 Av. H. Varagnat, Bondy, 93143, France; 3. Centro de Investigaciones en Ciencias Microbiológicas, Instituto de Ciencias, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, A.P. 1622, Puebla, Pue., 72000, México; 4. Departamento de Biología Animal I, Facultad de Biología, Universidad Complutense, 28040 Madrid, España; 5. Edafología, Colegio de Postgraduados, Carr. México-Texcoco Km. 35, Montecillos, Edo. México, 56230, México; 6. Depto. De Biología Animal y Humana, Facultad de Biología, Universidad de la Habana, Cuba.

RESUMEN

La macrofauna del suelo incluye a los invertebrados visibles a simple vista que viven, total o parcialmente, dentro del suelo o inmediatamente sobre él. Éstos invertebrados (lombrices de tierra, termites, hormigas, milpiés, ciempiés, arañas, escarabajos, gallinas ciegas, grillos, chicharras, caracoles, escorpiones, chinches y larvas de moscas y de mariposas) pueden incluir más de un millar de especies en un sólo ecosistema y alcanzar densidades y biomasas de más de un millón de individuos y más de una tonelada por hectárea, respectivamente. Estos organismos ejecutan múltiples funciones en el ecosistema y pueden ser divididos en varias clases, usando diversas clasificaciones funcionales. En México se han muestreado 127 comunidades de macrofauna edáfica en 37 localidades, principalmente en el estado de Veracruz y en el E y SE del país, usando una metodología estándar (método TSBF). Se muestrearon 9 tipos principales de ecosistemas, predominando los pastizales, los bosques y/o selvas, los cultivos anuales, los cítricos y los cafetales. Los resultados preliminares revelaron un predominio de las lombrices de tierra en cuanto a la biomasa en la mayor parte de los ecosistemas, mientras las hormigas predominaron en cuanto a la densidad. Las milpas y el cocotal presentaron la menor biomasa total de todos los ecosistemas ($< 15 \text{ g m}^{-2}$), los bosques tuvieron más de 25 g m^{-2} mientras que los demás ecosistemas se caracterizaron por biomasas mayores de 35 g m^{-2} . En la caña de azúcar se encontró un promedio de casi 3000 individuos m^{-2} , mientras que en los demás ecosistemas las densidades no fueron mayores de 1600 individuos m^{-2} . Como estudio de caso se analizó la región de Los Tuxtlas, en donde se observó que el desmonte de la selva tuvo un efecto negativo en las poblaciones de los artrópodos epigeos, mientras que el implante de pastizales aumentó la biomasa de lombrices, superando inclusive la encontrada en la vegetación original. Finalmente se discute el efecto negativo de la destrucción de los ambientes naturales sobre estos organismos (desaparición de numerosas especies), se resalta la necesidad de taxónomos mexicanos especializados en estos grupos de invertebrados y, debido a su importancia en la agricultura, de mayor cantidad de estudios a nivel de poblaciones y comunidades.

Palabras Clave: Macrofauna, suelos, diversidad, función, perturbación, Los Tuxtlas, selvas, invertebrados

ABSTRACT

The soil macrofauna, i.e., invertebrates visible with the naked eye that live in the soil or on its immediate surface (eg., in the litter) and/or spend an important part of their life cycle on or in the soil, play an important part in modifying soil properties and its functioning. These invertebrates include: earthworms, termites, ants, millipedes, centipedes, spiders, beetles, grubs, crickets, cicadas, snails, scorpions, hemiptera and fly and lepidoptera larvae that may surpass 1000 species in an ecosystem and also reach densities over one million individuals per hectare and a biomass over one ton in the same area. Furthermore, these organisms perform multiple functions in the ecosystem and may be divided in various classes using different functional classifications. For example, some may act solely as pests while others are temporary or facultative pests and still others play mostly beneficial roles. In Mexico, 127 macrofauna communities have been sampled in 37 localities, primarily in the state of Veracruz and in the E or SE of the country, using a standardized methodology (TSBF) which, despite its limitations, is easy to employ and permits the taking of many samples in different ecosystems with reasonable time and efforts. Nine main ecosystems were sampled, representing mostly pastures, forests, annual crop land, citrus and coffee plantations. The results reveal the dominance of earthworms in terms of biomass in most ecosystems and of ants in terms of density. Maize fields and the coconut plantation had the lowest biomass ($< 15 \text{ g m}^{-2}$), while the forests had more than 25 g m^{-2} and remaining ecosystems more than 35 g m^{-2} . Under sugar cane, densities reached almost 3000 individuals m^{-2} while the remaining systems had less than 1600 individuals m^{-2} . As a case study, the "Los Tuxtlas" region is analyzed (Veracruz) where deforestation had a negative effect on the epigeic arthropod population, dependent on the presence of litter for its survival, while the establishment of pastures greatly increased the earthworm biomass, which surpassed that found under native vegetation. Natural habitat destruction in Mexico represents a serious danger for the disappearance of numerous soil macrofauna species, which may attain diversity levels much higher than those of the above-ground organisms. Furthermore, there is a great lack of Mexican taxonomists trained to classify at the species level many of the groups of the soil macrofauna. Therefore it is necessary to study, classify, quantify and determine (in different Mexican ecosystems) the different organisms representing the soil macrofauna in order to determine their diversity and means of conservation and sustainable use. Due to the importance of these organisms in agroecosystems and the high monetary impact (both positive and negative) of their activities on crops, their communities must be studied to determine: i) presence of possible ecological equilibrium or disequilibria, ii) its origin (natural or anthropic), and iii) its possible effects (positive and/or negative) on edaphic processes and plant productivity.

Key Words: Macrofauna, soils, diversity, function, disturbance, Los Tuxtlas, tropical forests, invertebrates

INTRODUCCIÓN

Los invertebrados terrestres juegan un papel importante en la productividad de los agroecosistemas, no sólo como plagas o vectores de patógenos, sino también como benefactores por su capacidad de alterar el ambiente superficial y edáfico en el cual se desarrollan las plantas (Lavelle *et al.* 1994). Los invertebrados-plagas reciben mucha atención y representan enormes gastos de millones de dólares

anualmente por parte de los agricultores e investigadores, mientras que los invertebrados benéficos reciben relativamente poca atención. Generalmente se da por hecho su acción y en pocas ocasiones se hace algún cambio en el manejo del ecosistema para beneficiarlos. Sin embargo, es probable que la degradación física y química del suelo, o sea la pérdida de su estructura (por efecto de la erosión, sedimentación, disgregación o compactación) y fertilidad (materia orgánica, nutrientes), esté íntimamente relacionada con la disminución de las poblaciones o la pérdida cuantitativa y/o cualitativa de invertebrados clave de la macrofauna edáfica que regulan el ciclo de la materia orgánica y la producción de estructuras físicas biogénicas (Lavelle 2000, Pankhurst *et al.* 1994, 1997).

En el presente trabajo sintetizamos el conocimiento actual de la macrofauna de los suelos de México, mediante la comparación de sus patrones de distribución espacial y temporal en diferentes ecosistemas; así mismo presentamos un panorama de su diversidad taxonómica y sus principales grupos funcionales y evidencias de la importancia fundamental de estos organismos para el mantenimiento de la fertilidad de los suelos, la conservación de los procesos biológicos de regulación edáfica y la producción agrícola.

Clasificación de la macrofauna edáfica y su importancia funcional

La fauna del suelo o edáfica está constituida por organismos que pasan toda o una parte de su vida sobre la superficie inmediata del suelo, en los troncos podridos y la hojarasca superficial y bajo la superficie de la tierra, incluyendo desde animales microscópicos hasta vertebrados de talla mediana (*e.g.* tuzas). Para vivir en el suelo, estos organismos han tenido que adaptarse a un ambiente compacto, con baja concentración en oxígeno y luminosidad, pocos espacios abiertos, baja disponibilidad y calidad de alimentos y fluctuaciones microclimáticas que pueden llegar a ser muy fuertes (Lavelle *et al.* 1992).

En los trópicos la macrofauna es la fauna animal más conspicua del suelo e incluye los invertebrados con un diámetro mayor de 2 mm y fácilmente visibles en la superficie o interior del suelo. Entre sus miembros se encuentran los termes, las lombrices de tierra, los escarabajos, las arañas, las larvas de mosca y de mariposa, los caracoles, los milpiés, los ciempiés y las hormigas. De estos organismos, los escarabajos suelen ser los más diversos (con mayor número de especies), aunque en abundancia predominan generalmente los termes y las hormigas y en biomasa las lombrices de tierra (Lavelle *et al.* 1994). La abundancia de toda la macrofauna puede alcanzar varios millones de individuos por ha y su biomasa varias toneladas por ha. Su diversidad podría llegar a superar el millar de especies en ecosistemas complejos (como la selva tropical), aunque todavía carecemos de datos exactos

sobre la diversidad específica de la macrofauna tropical edáfica en un ecosistema dado.

El Cuadro 1 muestra algunos de los principales grupos de la macrofauna edáfica encontrada en ecosistemas mexicanos, incluyendo su nombre común y algunas familias u órdenes representativos de cada grupo. En este cuadro también se proporciona una estimación de su riqueza de especies para el país y una tentativa de clasificación funcional. Se estima que más de 14500 especies están presentes en el país, muchas de las cuales probablemente sean endémicas debido al alto grado de endemismo de algunos grupos (Llorente *et al.* 1996a, Cordero & Llorente 2000). El grupo con mayor número de especies estimadas son los escarabajos, seguido de las arañas y mariposas. El conocimiento en cuanto a la riqueza de especies de cada grupo varía mucho pero, en general, la estimación del número de especies debe ser tomada como una subestimación debido al mínimo esfuerzo taxonómico realizado para la mayor parte de los grupos. Algunos grupos no han sido estudiados a nivel nacional y no existen taxónomos preparados para estimar el número de especies y sus principales familias/órdenes en el país. Un excelente resumen de la diversidad de muchos grupos de artrópodos en México se encuentra en los trabajos de Llorente *et al.* (1996a) y Cordero & Llorente (2000) y en los volúmenes 1 y 2 de los libros editados por Llorente *et al.* (1996b, 2000).

Los animales geófilos incluyen las lombrices endogeas y los tercos húmidos (Cuadro 1) que ingieren suelo y se alimentan principalmente de la materia orgánica del suelo a diferentes niveles de humificación y/o de raíces muertas. Los detritívoros son descomponedores o desintegradores que se alimentan de material vegetal o animal (carroñeros o necrófagos) en distintos grados de descomposición (detritos). Incluyen varios micro y macro-artrópodos, las lombrices epigeas y anécicas, caracoles y larvas de moscas, entre otros. Los fitófagos y rizófagos se alimentan de plantas vivas (raíces y/o partes aéreas) e incluyen algunos micro y macro-artrópodos y caracoles. Los depredadores son principalmente carnívoros y se alimentan de otros organismos, incluyendo varias familias de escarabajos, hormigas, ciempiés, arácnidos y escorpiones. Los omnívoros comen todo tipo de alimento, tanto de origen vegetal como animal. Los parásitos son organismos que viven a costas de otro (*i.e.*, sin darle ningún beneficio) e incluyen algunas moscas y nemátodos. Aunque los nemátodos son generalmente considerados como parte de la microfauna, el grupo de los mermítidos, principalmente entomopatógenos, llegan a alcanzar varios centímetros de longitud y pueden ser considerados como macrofauna.

La macrofauna puede además subdividirse en organismos epigeos, endogeos y anécicos (Lavelle 1997), presentando cada categoría un papel diferente en el funcionamiento del ecosistema edáfico, aunque miembros de una misma categoría

(*e.g.* los endogeos) pueden también tener efectos distintos sobre el suelo (*e.g.* compactantes y descompactantes). Los epigeos viven y comen en la superficie del suelo; la mayor parte se alimentan de la hojarasca (macroartrópodos detritívoros, pequeñas lombrices de tierra pigmentadas), otros comen plantas vivas (larvas de mariposas, caracoles) y otros (arañas, hormigas, ciempiés y algunos escarabajos) son predadores del resto de la fauna. La función primordial de los epigeos es fragmentar la hojarasca y promover su descomposición.

Los endogeos, representados principalmente por las lombrices de tierra geófagas y los termes, viven en el suelo y se alimentan de materia orgánica o de raíces (vivas o muertas). Debido a la baja cantidad y calidad de los recursos nutritivos del suelo, suelen seleccionar partículas más ricas en C y tienen que ingerir grandes cantidades de suelo para alimentarse, produciendo consecuentemente amplias galerías y abundantes excretas de diferentes tamaños y composiciones físico-químicas y biológicas. Las galerías pueden llegar a ser muy profundas y representar una parte importante de la macro-porosidad del suelo. Las excretas pueden estar depositadas dentro del suelo o en la superficie y a veces son concentradas en forma de nidos (termes).

Los anécicos, representados por las lombrices de tierra, los termes y las hormigas, se alimentan principalmente de la hojarasca de la superficie (también pueden ingerir estiércol de ganado o excretas de otros invertebrados), pero viven en el suelo formando redes semi-permanentes de galerías y a veces nidos como vivienda y lugar para acumular recursos. Para construirlos, ingieren o transportan grandes cantidades de suelo que alteran la agregación del suelo y producen galerías abiertas hacia la superficie del suelo que promueven la oxigenación e infiltración del agua. Sin embargo, el papel principal de los anécicos está en la reubicación de la hojarasca, cambiando la dinámica de su descomposición y su distribución espacial.

Algunos individuos o grupos de la macrofauna (*e.g.* lombrices de tierra, termes u hormigas) pueden actuar como ingenieros del ecosistema (*sensu* Jones *et al.* 1994), al realizar cambios físicos en el suelo que controlan la disponibilidad de los recursos para otros organismos edáficos, incluyendo las plantas y sus raíces. Con su actividad los ingenieros crean estructuras físicas biogénicas que ejercen un efecto regulador sobre los organismos menores a través de: (1) la competencia por los recursos, principalmente materia orgánica, (2) la activación de la microflora edáfica, vía mutualismos y el "priming effect", (3) su influencia en el ciclo del carbono y la disponibilidad de nutrientes y (4) cambios en la actividad rizosférica, como el crecimiento de raíces y de poblaciones de organismos rizosféricos (Lavelle *et al.* 1997, Brown *et al.* 2000b).

Finalmente, la actividad de la macrofauna edáfica también puede aumentar o

disminuir la productividad del ecosistema. Efectos positivos han sido documentados para las lombrices y los termes (Brown *et al.* 1999b, Cherrett 1986, Lavelle 1997, Lee & Wood 1971, Lee 1985, Okello-Oloya & Spain 1989, Watson 1977, Wood 1996), mientras que la abundancia al nivel de plaga de algunos organismos como las larvas de los escarabajos rizófagos (especialmente Melolonthidae), hormigas, larvas de lepidópteros herbívoros y caracoles fitófagos, puede causar una considerable disminución de la biomasa aérea o de raíces, complicando el crecimiento y la absorción de agua y nutrientes de las plantas (Villalobos 1994). Esta relación se muestra en la figura 1, en la cual podemos apreciar como las actividades de la macrofauna, al provocar alteraciones directas a la productividad vegetal (fitofagia) y/o cambios en las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, afectan el crecimiento de las raíces y modifican por lo tanto, el crecimiento vegetal y la cantidad de materia orgánica (base de los recursos utilizados por la flora y fauna edáficas).

Estudiar la composición de la macrofauna en distintos ecosistemas es, por lo tanto, un importante punto de partida para entender sus efectos potenciales en el medio edáfico y en la productividad vegetal. Debido a que cada organismo puede tener una influencia distinta sobre los procesos edáficos y la productividad vegetal, su abundancia o biomasa puede alcanzar umbrales importantes, tanto positivos como negativos.

Patrones de distribución de la macrofauna edáfica mundial

A finales del año 2000 se habían realizado más de 560 muestreos en el mundo (Fragoso & Brown 2000) usando la metodología desarrollada por el "Tropical Soil Biology and Fertility Programme" (TSBF), descrita en el libro de Anderson e Ingram (1993). Hasta el momento, sin embargo, solo se ha publicado una revisión mundial de 73 comunidades de la macrofauna en 29 sitios (Lavelle *et al.* 1994), que mostró como la biomasa y la densidad en las comunidades de la macrofauna eran dominadas por tres grupos principales: las lombrices de tierra, los termes y los artrópodos epigeos. La predominancia de cada grupo varió de acuerdo al ecosistema, al uso de la tierra y a la región. La biomasa de lombrices de tierra y termes predominó en la mayor parte de los casos, aunque los termes parecieron ser más importantes en los ecosistemas africanos y australianos, en los bosques y sabanas, y en las zonas más áridas. Las lombrices de tierra tuvieron mayor presencia en los ecosistemas más húmedos y en los pastizales, mientras que los artrópodos epigeos, dependientes de la presencia de hojarasca para su supervivencia, se concentraron en bosques y pastizales.

El análisis anterior mostró que la comunidad de la macrofauna de los agroecosistemas de labor (cultivos anuales) era muy pobre y contenía biomazas

totales mucho menores a los demás ecosistemas estudiados. El promedio de la biomasa total en agroecosistemas fue 5.1 g m^{-2} , mientras que en los bosques y las sabanas, la biomasa fue cuatro y siete veces mayor, respectivamente. Las plantaciones de árboles, los cultivos arbóreos y los acahuales alcanzaron 38 g m^{-2} , mientras que en los pastizales se aumentó extremadamente la macrofauna, llegando hasta los 73.2 g m^{-2} (en ambos casos el aumento de la biomasa fue debido principalmente a las lombrices de tierra, que representaron más del 90% de la biomasa total).

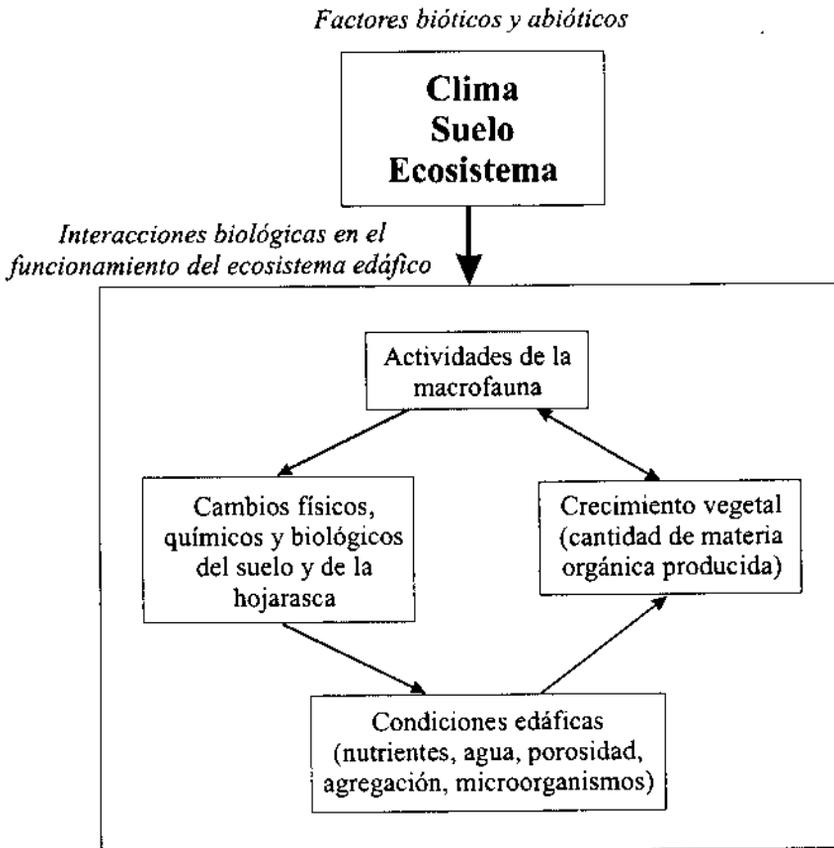


Figura 1

Relación entre las actividades de la macrofauna, las características edáficas y la productividad vegetal, representadas dentro del cuadro de interacciones biológicas y determinada por los factores bióticos y abióticos (modificado de Syers & Springett 1983).

Cuadro 1

Grupo taxonómico, nombre común, familias más representativas, el número de especies estimado para el país y clasificación en grupos funcionales de la macrofauna edáfica encontrada comúnmente en ecosistemas Mexicanos.

Grupo ¹	Nombre común	Nº spp. ²	Grupos funcionales	Familias/sub-familias representativas	Referencias
Coleoptera	escarabajos, gallinas ciegas, gusanos, brocas, rueda-cacas	>5000	Rizófagos, Depredadores, Detritívoros, Fitófagos	Carabidae, Elateridae, Staphylinidae, Passalidae, Chrysomelidae, Melolonthidae, Curculionidae, Scarabaeidae, Rutelidae, Tenebrionidae,	Ball & Shepley (2000); Haiffler & Edmonds (1980); Morón (1990, 1996a,b); Morón et al. (1997); Morón & Terrón (1988); Navarrete-Heredia & Newton (1996); Villalobos & Lavelle (1990)
Oligoqueta	lombrices de tierra	250 ³	Geófagos, Detritívoros, (Rizófagos?), Omnívoros	Megascolecidae, Ocneroftidae, Glossoscolecidae	Fragoso (1993, 2001); Fragoso et al. (1997)
Isoptera	termitas	150	Geófagos, Detritívoros, Rizófagos, Fitófagos, Cultivadores de hongos	Kalotermitidae, Rhinotermitidae, Termitidae (Termitinae, Apicotermitinae, Nasutitermitinae)	Cancello & Myles (2000); Cancelló (com. pers.)
Formicidae	hormigas, contadoras	500	Fitófagos, Depredadores, Detritívoros, Omnívoros, Nectarívoros, Cultivadores de hongos	Myrmicinae (Attini), Formicinae, Ponerinae, Dolichoderinae	Brandão (1991); Carrías (1993); Kempf (1972); Rojas (1996); Rojas & Carrías (1997); Rojas (2001)
Chilopoda ²	ciempiés	?	Depredadores	Scolopendromorpha, Lithobiomorpha, Geophilomorpha	Shelley (1990)
Diplopoda	milpiés	600 ³	Detritívoros	Sphaerodesmidae, Chelodesmidae, Rhachodesmidae, Spirobolidae, Glomeridae, Spirostreptidae	Bueno (1996; 2000); Bueno & Rojas (1989); Hoffman (1980)
Hemiptera	chinchas	>300	Rizófagos, Fitófagos, Depredadores	Cydnidae, Lygaeidae, Gellastocidae, Largidae, Berytidae, Saldidae, Nabidae, Reduviidae	Slater y Brailovsky (2000); Cervantes (com. pers.)
Homoptera ²	lonitos, chicharras	>1000	Rizófagos, Fitófagos, Detritívoros	Fulgoroidea, Cicadidae	O'Brien & Miller (1996); Moore (1996)
Orthoptera ²	grillos, saltamontes, chapulines	?	Detritívoros, Detritívoros, Omnívoros	Gryllidae, Acrididae	Morón & Terrón (1988)
Diptera	moscas, mosquitos, chaquetas	>1000	Detritívoros, Depredadores, Parasitos	Tipulidae, Bibionidae, Mycetophyidae, Mycidae, Asilidae, Stratiomyidae, Culicidae, Lonchaeidae, Muscidae, Drosophilidae, Sarcophagidae	Hernández-Ortiz (com. pers., 1996); Ibáñez-Bernal & Wirth (1998); James (1973); Lopes (1969); Martin (1970); Papavero (1996); Steyskal (1968); Fitzgerald (2000)

Grupo ¹	Nombre común	Nº spp. ²	Grupos funcionales	Familias/sub-familias representativas	Referencias
Aranae ²	arañas	>2500	Depredadores	Theridiidae, Araneidae, Zodariidae, Clubionidae, Ctenizidae, Atyphidae, Linyphiidae, Hahnidae, Lycosidae, Gnaphosomatidae	Jiménez (1996); Vázquez (com. pers.)
Opiliones	arañas patonas, pinacates	286	Depredadores	Sclerosomatidae, Cosmetidae,	Kury & Cokendolpher (2000)
Lepidoptera ²	mariposas, orugas, medidores, barrenadores, palomillas	>1500 ⁴	Fitófagos	Stygopopsidae, Stigmomatidae, Noctuidae, Saturniidae, Arctidae, Pyralidae, Geometridae, Springidae, Gelechiidae, Tortricidae	Morón & Terrón (1988); Razowski (1996); Solís (1996); León-Cortés (2000); Baltazar & Beutelspacher (2000a,b)
Blattaria ²	cucarachas	400 ⁵	Detritívoros, Fitófagos, Omnívoros	Blattidae, Blaberidae, Blattellidae, Polyphagidae, Cryptoceridae,	Atkinson et al. (1991); Castillo (com. pers.); Ibañez (com. pers.) Souza-Kury (2000); Mulaiik (1960)
Isopoda	cochinillas	83	Detritívoros	Armadillidae, Philocidae, Porcellonidae, Platyarthridae,	
Scorpionidae	escorpiones	177	Depredadores	Buthidae, Euscorpidae, Diplocentridae, Vaejovidae, Superstitionidae	Lourenço & Sissom (2000)
Pseudo- scorpionidae ²	falso-escorpión	>100	Detritívoros, Depredadores	Chironiidae, Bochiidae, Chermelidae, Ideoronidae	Muchmore (1990); Villegas (com. pers.)
Gastropoda	caracoles	>500	Fitófagos, Detritívoros	Spiraxidae, Subulinidae, Megalomastomidae, Vitrinidae, Pupillidae, Thysanophoridae	Naranjo-García (1991, 1993, 1997); Naranjo-García & Polacco (1997)
Dermaptera ²	tijerillas	?	Detritívoros	Forficulidae, Libiduridae	
Thysanura y Archaecognatha	pececillos de plata	50	Detritívoros	Machilidae, Nicoletidae, Meinerthellidae, Lepismatidae	Palacios-Vargas (2000a)
Diplura		48	Depredadores	Japygidae, Parajapygidae, Campodeidae	Palacios-Vargas (2000b)
TOTAL		>14500			

1. Solamente los principales grupos de invertebrados del suelo son mencionados. Otros grupos que también se encuentran frecuentemente en el suelo o su superficie incluyen planarias, ácaros, otros arácnidos (ej. Paipigradi, Solífagos, Ricinueli), los Neuropterios, algunos Hymenopteros (ej. Vespaídeos, Apídeos), los nemátodos entomatólogos, mirípodos e individuos o familias de mayor tamaño de grupos generalmente considerados como mesofauna (Sirmífida, Acan, Panuropoda y Protura). 2. Para estos grupos taxonómicos no se pudo obtener información completa sobre la diversidad de especies, familias representativas en México o referencias bibliográficas sobre su presencia y actividad en el suelo. 3. El signo ? indica que no se pudo obtener la información necesaria para completar el cuadro. El signo > significa que no existe un número exacto de especies conocidas asociadas al suelo y/o hojarasca y que el número de especies estimados probablemente sea mayor que la estimativa. Para todos los grupos no se pudo hacer la separación del nº exacto de especies asociadas al suelo y/o hojarasca, debido a la ausencia de datos correspondientes; por lo tanto, el nº de especies incluye principalmente especies asociadas al suelo/hojarasca, pero también especies cavendícolas y aquellas que viven en otros ambientes no-edáficos y raramente visitan la superficie del suelo. 4. Muchas mariposas forman sus pupas en cavidades en el suelo o en capullos reforzados de hojarasca y/o cubiertos de suelo. La estimativa del nº de especies es gruesa y basada en el nº estimado de especies de diversos grupos que forman sus pupas en la hojarasca o el suelo. 5. Nº estimado de especies en el país.

RESULTADOS

La macrofauna edáfica en México: metodología y sus limitaciones

En México y fundamentalmente en el Instituto de Ecología, A.C., se han estudiado aspectos ecológicos y biológicos de la macrofauna del suelo desde hace más de 20 años. Varios de estos estudios tratan sobre la influencia de algunos macro-organismos en las propiedades físicas, la fertilidad, la descomposición de la hojarasca y la fertilidad del suelo (Angeles 1996, Barois *et al.* 1998, 1999, Brown 1999, Bueno 2002, Elizondo 1999, Fragoso & Rojas 1994, Fragoso *et al.* 1993, Ordaz *et al.* 1996a, Patrón 1993, 1998, Prieto *et al.* 1997). Otros estudios se han limitado principalmente a la diversidad de especies o de grupos de la macrofauna y su distribución en diferentes ecosistemas (Fragoso 1997, Fragoso *et al.* 1999a, b y referencias de el Anexo 1 y Cuadro 1).

Los muestreos de las comunidades de macrofauna realizados a nivel nacional se basaron en el método del TSBF (Anderson e Ingram 1993) con algunas modificaciones, dependiendo del estudio (Anexo 1). En la mayoría de los casos se hicieron 5-10 monolitos cuadrados de 25 x 25 cm de lado por 30 ó 40 cm de profundidad, a lo largo de un transecto de 25 a 50 m en línea recta. El suelo fue revisado manualmente en el campo; la fauna, preservada en formalina al 4% (lombrices) y en alcohol 70% (resto de la macrofauna), fue llevada al laboratorio en donde se enumeró y pesó cada grupo taxonómico principal (de acuerdo al Cuadro 1). Las muestras fueron principalmente tomadas al final de la época de lluvias (septiembre u octubre) cuando hay mayor densidad poblacional de la macrofauna. Cuando algunas muestras fueron tomadas durante la época de sequía (Anexo 1), casi siempre se tomaron muestras del mismo lugar en la época de lluvias.

La eficacia del método manual es baja y tiende a subestimar las poblaciones de la macrofauna, especialmente los organismos de menor tamaño (Lavelle *et al.* 1981). Además, lo reducido de las muestras del método TSBF a veces puede subestimar la población de organismos mayores como algunas lombrices de tierra gigantes (>25 cm de longitud), que no caben dentro de las muestras o son cortadas al preparar el monolito. Finalmente, la estimación de la macrofauna por este método se ve afectada por la variabilidad espacial (vertical y horizontal) de los propios organismos, variable relacionada con las variaciones climáticas y el comportamiento de la fauna. El comportamiento estacional faunístico y las variaciones climáticas pueden hacer que algunos miembros de la fauna (*e.g.* lombrices) bajen a profundidades mayores que las contempladas por esta metodología, especialmente durante la época de sequía. Las condiciones edáficas crean con cierta frecuencia patrones de distribución horizontal en forma de

manchones de vegetación o de recursos más abundantes, que se reflejan en la distribución de la fauna y que a menudo no son tomados en cuenta por el método del transecto lineal.

Por estas razones, cuando se necesitan resultados más exactos de las poblaciones presentes en un determinado sitio para diferentes grupos de la macrofauna, se emplean métodos distintos o complementarios. Por ejemplo, para los macroartrópodos, especialmente las hormigas se usan trampas (*e.g.* Pitfall), embudos del tipo Berlesí o Tullgreen, etc. Otra alternativa es hacer una estimación de la eficacia del método a través de lavados sucesivos de la tierra y aplicar una corrección a los datos (Lavelle *et al.* 1981). Finalmente, si se desea tener una idea de la variabilidad espacial y temporal de la fauna, se necesitan hacer varios muestreos a lo largo del año (y no sólo en época de lluvias) y realizar un muestreo ya sea basado en los patrones de distribución vegetal, o con un gran número de muestras a la vez (> 60) en un determinado sitio. Este tipo de muestreo permitirá revelar las manchas de mayor y menor abundancia de cada grupo faunístico, relacionándolas con los factores edáficos y vegetativos.

Lavelle *et al.* (1981) calcularon la eficacia del método manual de separación para los principales grupos taxonómicos de la macrofauna en los pastizales cerca de Laguna Verde, Ver. La eficacia de este método fue mayor del 40% para los organismos mayores como algunas larvas de escarabajos y homóptera, lombrices de tierra, nemátodos, mermítidos y cucarachas, mientras que para los menores la eficacia alcanzó menos de un 20-30%. Este factor de error puede ser importante y debe ser considerado, especialmente cuando los organismos menores resultan abundantes en algunas muestras (a pesar de la baja eficacia). Sin embargo, la gran ventaja de este método, radica en su empleo relativamente fácil y en la rapidez con la cual se pueden muestrear, de forma comparativa, un gran número de ecosistemas y localidades.

Investigadores del grupo Macrofauna (Fragoso & Brown 2000) han recopilado una base de datos con un gran número de sitios y muestreos TSBF (> 560) de diferentes países y ecosistemas, incluyendo información abiótica (clima, suelos, etc.) y biótica (fauna edáfica). A continuación, presentamos los resultados del análisis de los datos disponibles en esta base para los diferentes ecosistemas mexicanos, mostrando los patrones generales de su distribución espacial y temporal, evaluando la importancia de cada organismo en el total de la macrofauna y analizando en un estudio de caso uno de los sitios clave de biodiversidad nacional, la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas.

La macrofauna edáfica en los ecosistemas mexicanos

Los sitios muestreados para el presente trabajo incluyeron 37 localidades y un total de 127 muestreos (Anexo 1 y Fig. 2). La variedad de los ecosistemas no fue grande, predominando los pastizales (62 puntos), los bosques y/o selvas (21 puntos), los cultivos anuales (15 puntos), los cítricos y los cafetales. La localidad más austral fue en el ejido de Boca de Chajul, Reserva de Montes Azules, Chis., la más boreal y occidental fue la Reserva de El Cielo, Mpio. de Gomez Farías, Tamps. y la más oriental fue la Reserva de Sian Ka'an, Q. Roo. La mayoría de las localidades (28) se encontraron en el Estado de Veracruz, con sólo 9 localidades muestreadas en otros estados y todas en el Este o Sureste de México. Los siguientes resultados, por lo tanto, aunque dan una idea de los patrones generales de la fauna edáfica en algunos de los principales ecosistemas mexicanos, están limitados por su discriminación geográfica a una pequeña porción de la superficie total del país. Puesto que estas regiones son las de mayor precipitación y temperatura media anual al nivel nacional (principalmente con climas tropicales cálidos y húmedos), los resultados se inclinan hacia la fauna que está adaptada a estas condiciones climáticas. Es muy probable que si se hicieran muestreos en altitudes mayores (ej. las Sierras Madres), o en climas más templados y secos típicos de los altiplanos centrales, o más áridos como los encontrados en la zona norte, los patrones presentados en este trabajo cambiarían marcadamente.

La variación en la densidad y la biomasa de los diferentes organismos dentro de los diferentes ecosistemas y entre ecosistemas fue grande, con coeficientes de variabilidad frecuentemente mayores que 100% (aunque estos datos no están demostrados estadísticamente, los datos del trabajo de Lavelle *et al.* 1994, muestran coeficientes similarmente altos). Este fenómeno puede ser debido al análisis conjunto de muestras tomadas en diferentes épocas del año, en diferentes años y en diferentes zonas con condiciones edáficas o climáticas distintas. Además, el número de repeticiones (número de sitios dentro de cada tipo de ecosistema) fue pequeño en varios casos (ej. caña = 3, cacao = 2, cocotal = 1) y, en algunas ocasiones, el tipo de ecosistema específico fue muestreado en solamente una o dos regiones (ej. cítricos en la región de Huimanguillo, Tab.; café en la región de Coatepec, Ver.), disminuyendo así la representatividad de la muestra. Esta alta variancia se reflejó en las pocas diferencias estadísticamente significativas observadas entre la densidad o biomasa total y/o de cada grupo de los diferentes ecosistemas estudiados (a pesar de que se observaron marcadas diferencias visuales entre los valores de biomasa o abundancia de algunos ecosistemas; Fig. 3).

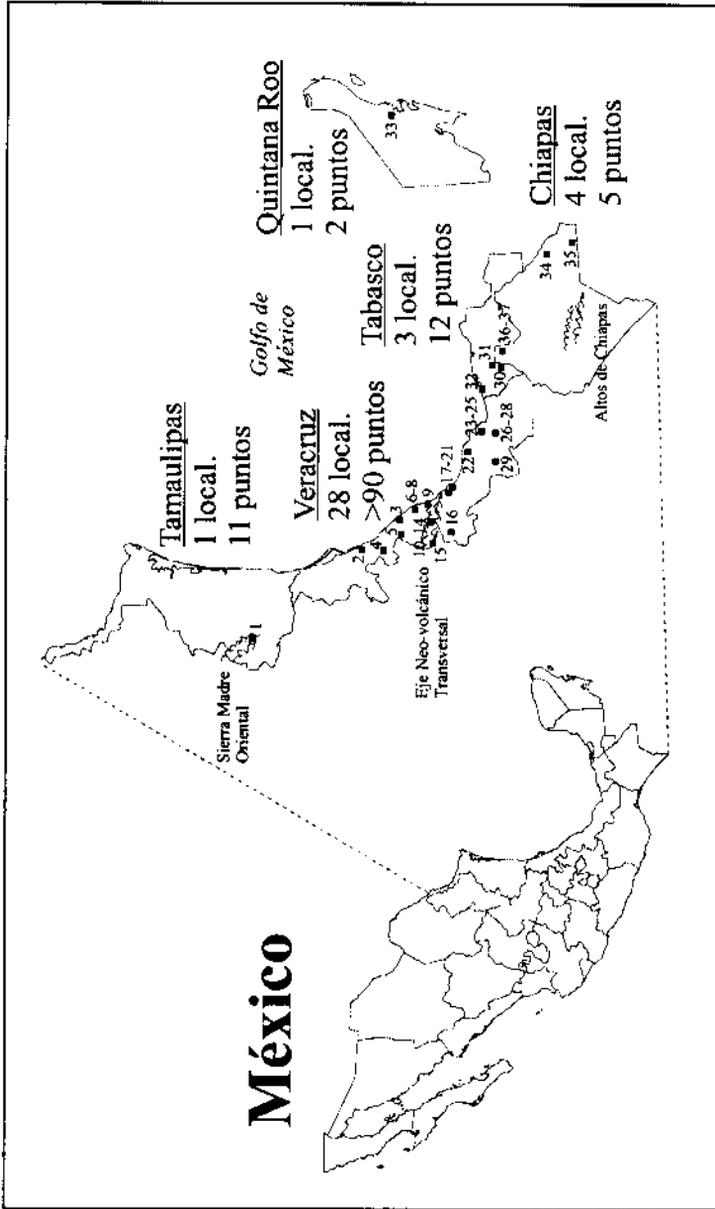


Figura 2
Localización de los 37 sitios (ver números en el Anexo 1) y 127 puntos de muestreo de la macrofauna edáfica, en diferentes ecosistemas mexicanos. local. = localidades

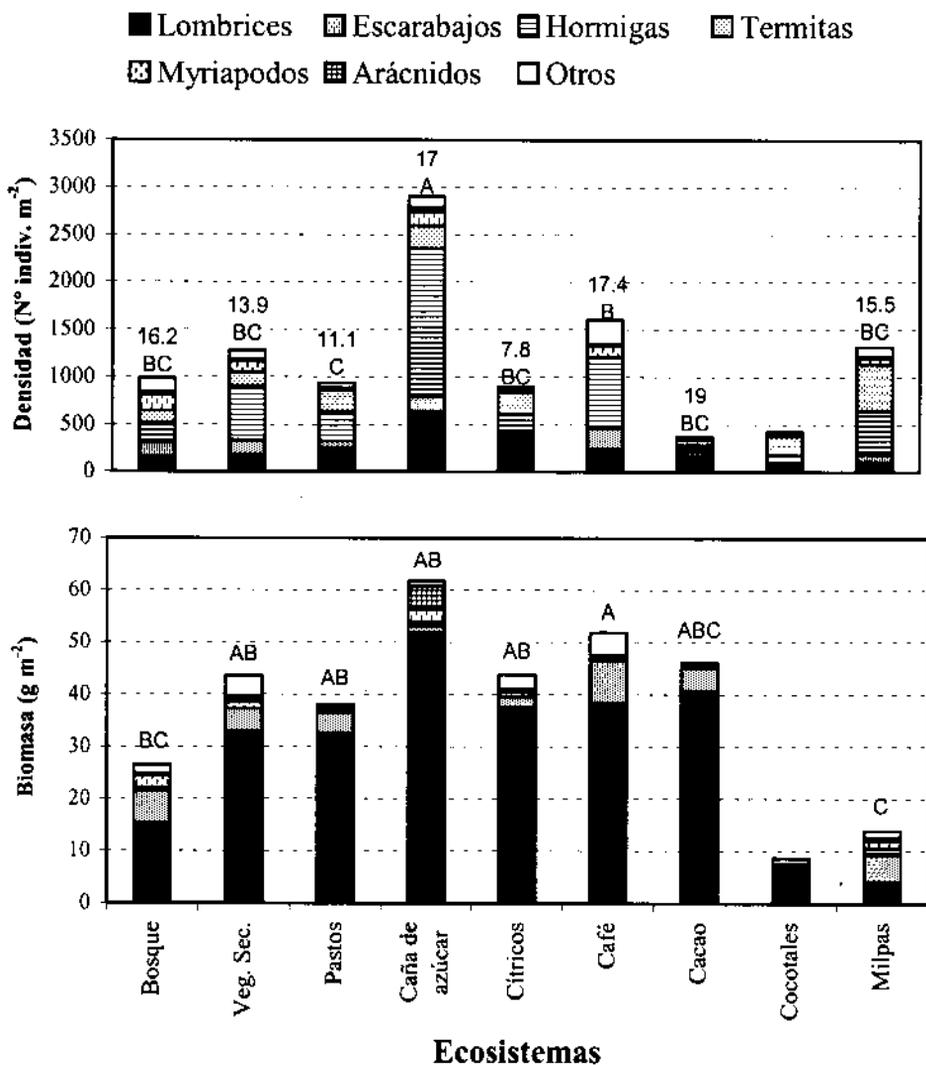


Figura 3

Densidad (N° de individuos m⁻²) y biomasa (peso en g m⁻²) de los principales grupos de la macrofauna edáfica y el N° de grupos taxonómicos (valores arriba de las columnas de densidad) en los ecosistemas muestreados en México (n = 127, 37 localidades). Diferentes letras mayúsculas arriba de las columnas indican diferencias estadísticas significativas (a p < 0.1) entre las biomásas y/o densidades totales de organismos de los diferentes ecosistemas.

De los 9 sistemas principales muestreados, fue en la caña de azúcar donde se encontró la mayor densidad (casi 3000 individuos m^{-2}) y biomasa (más de 60 g m^{-2}) de macrofauna (Fig. 3). Sin embargo, es importante resaltar que dos de los tres cañaverales muestreados estaban bajo un sistema de manejo de bajo impacto sobre el suelo, con ausencia de quemas en cada cosecha, una espesa capa de hojarasca y gran cantidad de materia orgánica en el suelo. En este sistema, las lombrices de tierra predominaron en cuanto a la biomasa (82% del total) y las hormigas en cuanto a la abundancia (52% del total). Bajo estas condiciones y con los futuros cambios previstos en el manejo de la caña al nivel nacional (recolecta verde), la macrofauna edáfica probablemente jugará un papel cada vez más importante en la descomposición de la materia orgánica, en el reciclado de nutrientes y en el mantenimiento de la estructura del suelo bajo los cañaverales.

Los cocotales y las milpas tuvieron la menor biomasa de todos los ecosistemas estudiados (Fig. 3). Con poco más de 10 g m^{-2} , las milpas soportan una biomasa baja, posiblemente por la escasa cantidad de materia orgánica y por la intensidad de la labor (perturbación física) presente en este ecosistema. A pesar de la baja abundancia total de organismos, la alta biomasa encontrada en el cacao, los cítricos y los pastos, se debe a la contribución de las lombrices de tierra (81-96% del total).

En la vegetación original (bosques) se observó la distribución más equilibrada de la abundancia total entre los diferentes organismos presentes. La conversión de bosques a pastos o cultivos implica, generalmente, la pérdida total o parcial de la capa de hojarasca así como cambios micro-climáticos en el suelo y en sus características físicas y químicas (debido a una mayor foto-oxidación, lixiviación de los nutrientes y erosión, entre otras modificaciones). Estos cambios hacen desaparecer principalmente a los organismos dependientes de la hojarasca para su supervivencia, dejando paso al desarrollo de organismos oportunistas invasores, como lo son algunas lombrices de tierra geófagas exóticas (ej. *Pontoscolex corethrurus*) o plagas invasoras como termes y hormigas (ver más adelante).

Brown *et al.* (1999b) mencionan que a partir de una biomasa 30 g m^{-2} , las lombrices de tierra pueden tener importantes consecuencias sobre el suelo y la productividad vegetal. En los ecosistemas estudiados, los pastizales y la vegetación secundaria alcanzaron biomasa cercanas a este valor y los cañaverales, los cítricos, los cafetales y los cacaotales rebasaron esta biomasa. Por lo tanto, podemos suponer en estos sistemas una importancia mayor de las lombrices con relación al resto de la macrofauna. De hecho, en todos los sitios, excepto el cultivo anual de maíz (30% del total), las lombrices de tierra constituyeron la mayor parte de la biomasa total de la macrofauna (>55%).

Al usar los datos disponibles de los distintos grupos (Cuadro 1), se obtuvo un promedio de cerca de 17 grupos taxonómicos en cañaverales y cafetales, de 16 grupos en los bosques y de 14 grupos en la vegetación secundaria. En las milpas se observaron cerca de 15 grupos, con un predominio de termes y hormigas. En los cítricos se encontraron sólo ocho grupos, probablemente porque los muestreos se realizaron en la época de sequía, cuando suele haber menor abundancia y diversidad de fauna. Algunos sistemas parecen, por lo tanto, preservar la diversidad de grupos de la macrofauna. Sin embargo, es probable que la diversidad a nivel de especies sea menor en muchos sistemas perturbados, aún cuando se mantenga una alta diversidad a nivel de gran grupo (ver Cuadro 1). En la mayor parte de los casos no se ha estudiado la diversidad específica de cada grupo para confirmar cambios en el número o en la dominancia de especies. Los valores de diversidad de grupos presentados arriba y en la figura 3 indican algunas tendencias que vale la pena mencionar, aunque éstas necesitan confirmación.

Usando los datos disponibles de la abundancia de 12 grupos taxonómicos principales y sumando la abundancia de los otros grupos representantes de la macrofauna edáfica mexicana en una sola variable, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con el programa SPAD (CISIA-CERESTA 1998). El resultado de este análisis (Fig. 4) mostró que los primeros 2 ejes (factores) explicaron 64% de la variancia total. El primer eje separó a los sitios más perturbados (cañaverales, milpas, cítricos) de los menos perturbados (bosque, cafetales, cocotales, pastizales y cacaotales). La vegetación secundaria tomó un lugar intermedio. La caña de azúcar se mostró como un ecosistema muy diferente de todos los demás, con una alta densidad de muchos grupos. Los sitios de menor densidad (cacao, pasto y coco) se agruparon juntos. El primer eje estuvo más correlacionado con los escarabajos (coeficiente de correlación, $cc = -0.93$) y los artrópodos epigeos como las arañas y ciempiés, mientras que el segundo eje estuvo más correlacionado con los hemípteros ($cc = 0.86$) y los termes ($cc = 0.71$). Este análisis preliminar revela tendencias diferentes de aquellas obtenidas por Lavelle *et al.* (1994), resaltando el regionalismo de este tipo de análisis y la necesidad de estudiar más a fondo las diferencias entre los patrones de distribución de la macrofauna en diferentes ecosistemas tanto a nivel nacional como continental. Estas diferencias podrían deberse a factores biogeográficos, bióticos o abióticos o a factores aún desconocidos. Para realizar estos estudios y llegar a un conocimiento más amplio de los patrones de distribución e importancia de cada grupo en los diferentes ecosistemas y a distintos niveles geográficos se precisa de más datos (principalmente en algunos ecosistemas) y una colaboración coordinada entre los investigadores que estudian organismos de la macrofauna edáfica tanto en México como en diferentes países del mundo.

Factor 2 = 24.6%

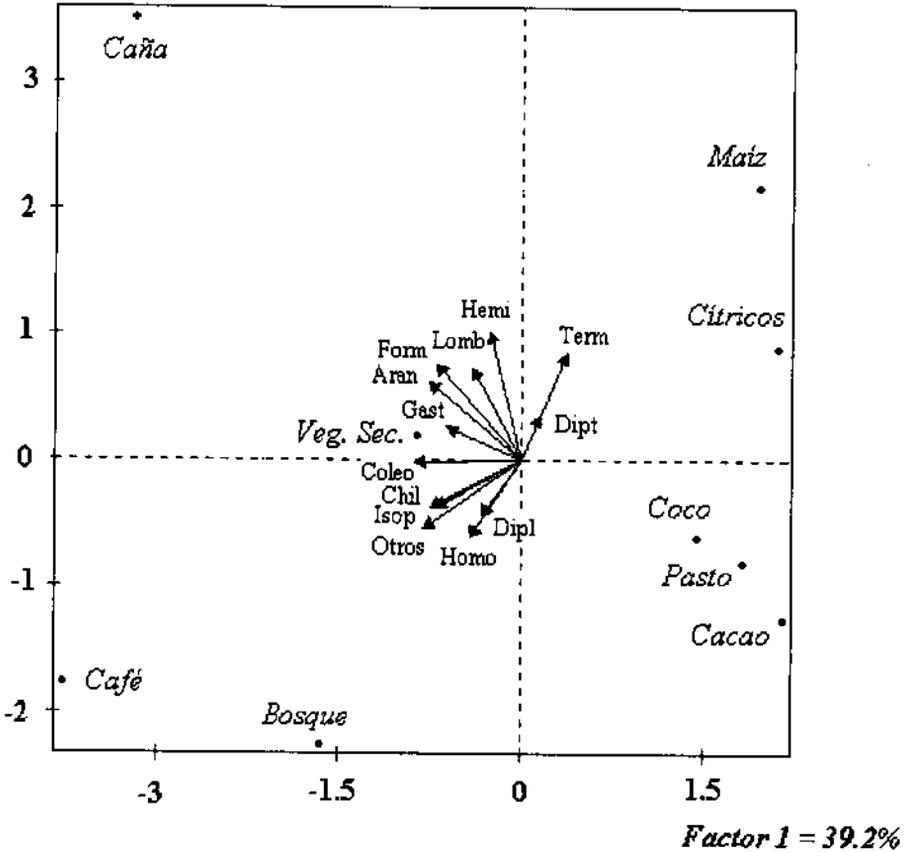


Figura 4

Resultado gráfico del Análisis de Componentes Principales (ACP) incluyendo: i) el peso de los factores 1 y 2 (% de variancia explicada), ii) localización de los tipos de ecosistemas muestreados dentro del cuadro de correlaciones y iii) la ubicación y relación con los factores de los diferentes grupos de la macrofauna edáfica. Para el ACP se usaron las medias de la densidad (no. individuos m^{-2}) de cada grupo, de los siguientes ecosistemas: cocotales ($n=1$); cacao ($n=2$); caña de azúcar ($n=3$); café ($n=8$); vegetación secundaria ($n=10$); cítricos ($n=12$); maíz ($n=14$); bosque ($n=21$); pastizales ($n=46$). Homo = Homoptera; Dipl = Diplopoda; Dipt = Diptera larvas; Term = termes; Hemi = Hemiptera; Lomb = lombrices de tierra; Form = Formicidae; Aran = Araneae; Gast = Gasteropoda; Coleo = Coleoptera (larvas + adultos); Chil = Chilopoda; Isop = Isopoda; Otros = todos los demás organismos (Blattaria, larvas de Lepidoptera, pupas, Orthoptera, Pseudoscorpionidae, Scorpionidae, Dermaptera, Thysanoptera, Diplura, Mermithidae y otros no identificables).

Estudio de caso: la macrofauna edáfica en las selvas, potreros y milpas de los Tuxtlas, Veracruz.

La eco-región de Los Tuxtlas es uno de los focos de alta biodiversidad de México. Situada en la planicie costera del Golfo de México, esta región tiene una de las precipitaciones más altas del país (4000-5000 mm anuales) debido a la presencia de un macizo de origen volcánico que incluye las Sierras de los volcanes Santa Marta, San Martín Pajapan y San Martín, cuyas cumbres más altas alcanzan los 1800 m de altitud. Los ecosistemas naturales, que incluyen selvas altas y medianas, bosques mesófilos, bosques enanos de montaña y bosques de pino-encino se alternan con manchones cada vez mayores de agroecosistemas y pastizales que rodean la base de las sierras. En esta zona se han desarrollado algunos estudios sobre grupos específicos de la macrofauna, ej. milpiés (Bueno 1996, Bueno & Rojas 1999), hormigas (Cartas 1993, Rojas & Cartas 1997) y lombrices de tierra (Fragoso 1997). Otros estudios de las comunidades de macrofauna han sido desarrollados por investigadores del Instituto de Ecología, A.C. (Fragoso, Rojas y Brown) en cinco zonas de la región de Los Tuxtlas.

En la primera zona que corresponde al interior y alrededores de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" de la UNAM, se muestrearon la selva alta, tres pastizales de diferentes edades y una milpa; las otras cuatro zonas se ubicaron en la Sierra de Santa Marta (Ocotol Chico y Ocotol Grande, Soteapan y Mirador Saltillo), donde se muestrearon ocho milpas de maíz (dos en cada sitio).

Los resultados (Cuadros 2 y 3) muestran claramente el efecto de la tala de la selva en los diferentes grupos taxonómicos de la macrofauna, siendo los principales patrones los siguientes:

- i) En la selva la diversidad total de grupos (19) fue mayor que en los otros sistemas, con un mayor número de grupos taxonómicos en cada muestra y mayores índices de diversidad y equitabilidad (Hill). Futuros estudios taxonómicos revelarán si el cambio de ecosistema afectó negativamente el número de especies en los ecosistemas perturbados.
- ii) Los números de Hill indican un menor número de organismos abundantes y superabundantes en la selva que en los demás sistemas.
- iii) los grupos afectados negativamente (en abundancia) por el desmonte incluyeron las hormigas (Formicidae), las cucarachas (Blattaria), los escarabajos (Coleoptera), las larvas de mariposas (Lepidoptera) y de moscas (Diptera) y las cochinillas (Isopoda).
- iv) Las lombrices de tierra fueron favorecidas en los pastizales, pues aumentaron hasta ocho veces en abundancia y casi tres veces en biomasa debido, principalmente, a la contribución de la especie introducida *P. corethrurus*. En la selva original las lombrices de tierra sólo ocuparon el 31% del total de la biomasa.

Cuadro 2

Abundancia absoluta (Nº individuos m⁻²) y relativa (porcentaje en paréntesis) de los principales grupos de la macrofauna, y valores de de C y pH del horizonte superficial (A) del suelo en 3 ecosistemas de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. (Brown *et al.*, Rojas *et al.* y Fragoso y Lavelle, datos no publicados). Los muestreos realizados fueron de acuerdo al método TSBF (Anderson e Ingram 1993), con 5-10 monolitos por cada ecosistema.

G r u p o Taxonómico y Característica edáfica	Milpas n=8	Milpa 1 año n=1	Pastizal 1 año n=1	Pastizal >10 años n=2	Selva original n=2
Oligoqueta	51 (4)	72 (13)	247 (55)	201 (41)	31 (4)
Coleoptera	37 (3)	38 (7)	37 (8)	59 (12)	90 (11)
Formicidae	187 (15)	178 (32)	48 (11)	39 (8)	507 (60)
Isoptera	590 (48)	2	39 (9)	37 (8)	33 (4)
Myriapoda	70 (6)	224 (40)	46 (10)	120 (25)	97 (11)
Arachnida	25 (2)	14 (3)	11 (2)	7 (1)	40 (5)
Isopoda	2	0	0	5	18 (2)
Blattaria	0	0	0	0	3
Diptera	0	2	0	0	4
Lepidoptera	1	0	0	1	6
Hemiptera	7	12	3	3	0
Dermaptera	6	2	2	0	0
Otros	244 (20)	14 (3)	12 (3)	16 (3)	21 (2)
Total	1221	556	446	484	846
% C suelo superficial	4.0	3.4	4.1	3.4	6.5
pH del suelo (H ₂ O)	5.8	5.4	5.2	5.1	5.8

v) En las milpas más antiguas las densidades de termites, chinches (Hemiptera), tijerillas (Dermaptera) y otros grupos (huevos y larvas de otros insectos) aumentaron.

vi) Las poblaciones de hormigas bajaron drásticamente en los pastizales.

vii) Los miriápodos se mantuvieron con altas densidades en los pastizales y en las milpas. Sin embargo, la biomasa de los diplópodos disminuyó en el pastizal recién implantado y presentó menores valores en el pastizal antiguo que en la selva original.

viii) En cuanto a la abundancia por grupo, las hormigas predominaron (60%) en la selva original, los termites (48%) y otros grupos (20%) en las milpas de Santa Marta, los miriápodos (40%) y hormigas (32%) en la milpa nueva, las lombrices de tierra (55%) en el pastizal nuevo y los miriápodos (25%) y lombrices (41%) en los pastizales antiguos.

Cuadro 3

Riqueza total (N° de grupos taxonómicos encontrados), diversidad (índice de Simpson), equitabilidad (índice de Hill), número de grupos taxonómicos de macrofauna abundantes (N₁ de Hill), muy abundantes (Hill N₂) y N° de grupos monolito¹ (medida de equitabilidad de la diversidad y riqueza taxonómica) en la selva, pastizales y milpa (n = 1 para cada ecosistema) de la región de Los Tuxtlas (Brown *et al.* datos no publicados). En los pastizales y la milpa n = 8 monolitos en cada, y en la selva n = 5 monolitos. Para los índices se usaron los datos de la abundancia de los organismos.

Índice/Factor	Selva	Pasto nuevo	Pasto > 10	Milpa
Simpson	0.55	0.38	0.15	0.27
N ₁ (Números de Hill)	3.47	5.04	9.89	5.34
N ₂ (Números de Hill)	1.80	2.66	6.46	3.76
Equitabilidad (Hill)	1.93	1.89	1.53	1.42
Diversidad total (N°)	19	14	14	14
Grupos taxonómicos	8.2	4.2	5.6	6.3

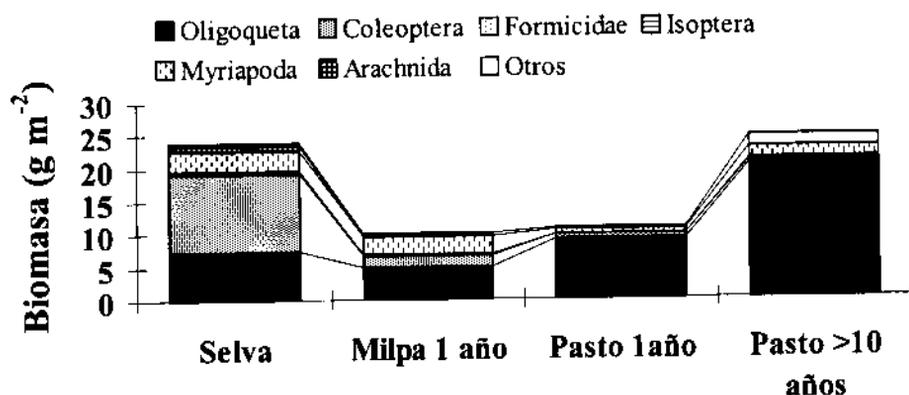


Figura 5

Biomasa (g m⁻²) de los principales grupos taxonómicos de la macrofauna presentes en el ecosistema natural (selva, n = 2) y en los ecosistemas derivados de diferentes edades (milpa, n = 1 y pastizales, n = 3), en los alrededores de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Ver. (Brown *et al.* y Fragoso, datos no publicados).

ix) Los escarabajos ocuparon el 50% de la biomasa total en la selva, pero ésta se redujo a 18% en la milpa nueva y a menos de 7% en los pastizales.

x) Los arácnidos, los termes y las hormigas, aunado a que tuvieron bajas biomásas en la selva ($< 1 \text{ g m}^{-2}$ y $< 4\%$ de la biomasa total), fueron negativamente afectadas por el sembrado de maíz y las pasturas.

xi) En la selva las lombrices ocuparon más del 30% de la biomasa total, mientras que en las milpas y pastizales, su contribución aumentó a 49% y 83-84%, respectivamente, llegando a pesar más de 20 g m^{-2} en los potreros antiguos.

Los análisis del suelo superficial (horizonte A) de cada localidad (Cuadro 2) muestran que el cambio impuesto sobre el ecosistema original estuvo relacionado con una pérdida de materia orgánica (de casi 50%) y una ligera acidificación del suelo, especialmente en los pastizales, en donde además los efectos negativos se incrementaron con la edad del pastizal.

Este análisis, aunque preliminar, ha demostrado el efecto negativo sobre la diversidad de la macrofauna edáfica de la conversión de la selva en agroecosistemas; así como el aumento de las poblaciones de algunos organismos, principalmente oportunistas.

Perspectivas futuras, limitaciones y prioridades para la investigación de la macrofauna edáfica en México

A pesar del trabajo realizado hasta el momento, el país continúa siendo un libro abierto en cuanto a las posibilidades de investigación sobre la macrofauna edáfica. Los estudios actuales están aún muy limitados geográfica y taxonómicamente. La metodología estandarizada empleada (TSBF) tiene serias limitaciones y los trabajos futuros deben tomarlas en cuenta y proponer nuevas pautas para estudios ecológicos y taxonómicos más completos. Existen, por lo tanto, varias prioridades para la investigación sobre la macrofauna edáfica a nivel nacional, tanto a nivel taxonómico como funcional (ampliado de Frago *et al.* 1999c).

Al nivel taxonómico se precisan:

1. Estudios más amplios y detallados de la diversidad específica de los grupos representativos de la macrofauna edáfica.
2. Más taxónomos especialistas en los grupos en que hay débil representación nacional como Blattaria, Isopoda, Dermaptera, Chilopoda y Pseudoscorpionida.
3. Conocer los patrones de diversidad al nivel de gran grupo y de especies para otras regiones de la República Mexicana (además del Sureste) y en distintos ecosistemas (especialmente los más secos y fríos).

4. Desarrollar muestreos en zonas claves de biodiversidad en el país (ej. Reservas de la Biósfera, Calakmul, El Ocote, El Triunfo, Sierra de Manantlán, etc.).

Al nivel funcional se necesita:

1. Aclarar la relación entre la biodiversidad y las clasificaciones funcionales de la macrofauna edáfica.
2. Analizar la utilidad de las actuales clasificaciones de la macrofauna (por tamaño, taxonómica, ecológica y funcional) en términos de su aplicabilidad, poder de generalización y utilidad práctica.
3. Investigar la presencia de los ingenieros del ecosistema (termes, lombrices y hormigas) en relación con el uso de la tierra y variables geográficas o filogenéticas.
4. Evaluar la importancia de hormigas, lombrices y termes como ingenieros del ecosistema (procesos de descomposición, flujos de nutrientes, fertilidad del suelo y productividad agrícola) en diferentes zonas climáticas del país y en diferentes sistemas de uso de la tierra.
5. Evaluar el efecto de las interacciones entre diferentes grupos de la macrofauna (ej. termes y lombrices) y entre la macro, meso y microfauna con la microflora (ej. lombrices y micorrizas) en la fertilidad del suelo y la producción vegetal.
6. Identificar para diferentes sistemas de uso de la tierra y para proyectos de rehabilitación y restauración, el potencial y la viabilidad de usar la macrofauna como indicador del status funcional (ej. salud, fertilidad, etc.) del suelo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al gran número de colegas investigadores que apoyaron con sus datos, artículos, trabajos no publicados y abundantes comentarios, que permitieron el desarrollo del Cuadro 1 y enriquecer el texto de este artículo. También agradecemos a Inês Fonseca por la ayuda en el análisis estadístico y a las instituciones que apoyaron el trabajo de campo, muestreos y discusiones colegiadas: el Instituto de Ecología, A.C. (902-07), TSBF, la Unión Europea (STD), CONACYT, IRD (ex-ORSTOM), AECl, IFS, UNAM, Universidad Veracruzana, CFE, CONABIO y CYTED.

LITERATURA CITADA

- Anderson J.M. & J.S.I. Ingram. 1993. *Tropical soil biology and fertility: A handbook of methods*, 2ª edición. CAB International, Wallingford. 221 pp.
- Angeles, J.A. 1996. *Aspectos demográficos de dos especies de Balanteodrilus (Oligochaeta: Annelida) en una selva costera del estado de Veracruz*. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Veracruzana, Córdoba. 76pp.
- Atkinson, T.H., P.G. Koheler & R.S. Patterson. 1991. Catalog and atlas of the cockroaches (Dictyoptera) of North America North of Mexico. *Misc. Public. Entomol. Soc. Amer.* 78: 1-86.

- Balcázar, M.A. & C.R. Beutelspacher.** 2000a. Saturniidae (Lepidoptera). Pp. 501-514. En: J.B. Llorente, E. González & N. Papavero (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. 2.* UNAM, México, D.F.
- _____. 2000b. Arctiidae: Lithosiinae, Arctiinae, Pericopinae (Lepidoptera). Pp. 515-526. En: J.B. Llorente, E. González & N. Papavero (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. 2.* UNAM, México, D.F.
- Ball, G.E. & D. Shpeley.** 2000. Carabidae (Coleoptera). Pp. 363-400. En: J.B. Llorente, E. González & N. Papavero (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. 2.* UNAM, México, D.F.
- Barois, I., D. Dubroeuq, P. Rojas & P. Lavelle.** 1998. Andosol-forming process linked with soil fauna under the perennial grass *Muhlenbergia macroura*. *Geoderma* 86: 241-260.
- Barois, I., P. Lavelle, M. Brossard, J. Tondoh, M.A. Martínez, J.P. Rossi, B.K. Senapati, A. Angeles, C. Fragoso, J.J. Jiménez, T. Decaëns, C. Lattaud, J. Kanyonyo, E. Blanchart, L. Chapuis-Lardy, G.G. Brown & A.G. Moreno.** 1999. Ecology of earthworm species with large environmental tolerance and/or extended distributions. Pp. 57-85. En: P. Lavelle, L. Brussaard & P.F. Hendrix (eds.). *Earthworm management in tropical agroecosystems.* CAB International, Wallingford.
- Barois, I., F.X. Villalobos, C. Fragoso & C. González.** 1991. Patterns of soil macrofauna along an altitudinal gradient from tropical to temperate forests in Northeast Mexico. Pp. 829-835. En: G.K. Veeresh, D. Rajagopal & C.A. Viraktamath (eds.). *Advances in management and conservation of soil fauna.* Oxford y IBH, New Delhi.
- Brandão, C.R.** 1991. Adendos ao catálogo abreviado das formigas da região Neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Bras. Entom.* 35: 319-412.
- Brown, G.G.** 1999. *Comment les vers de terre influencent la croissance des plantes: Études en serre sur les interactions avec le système racinaire.* Tesis de Doctorado en Ecología, Université Paris VI (Pierre et Marie Curie), Paris. 252pp.
- Brown, G.G., I. Barois & P. Lavelle.** 2000b. Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drilosphere and the role of interactions with other edaphic functional domains. *Eur. J. Soil Biol.* 36: 177-198.
- Brown, G.G., I. Barois & A.G. Moreno.** 1999a. *Relación entre la fauna edáfica, su biodiversidad, y la producción primaria y el secuestro de C en el suelo: pastizales nativos vs. introducidos en el estado de Veracruz.* Primer Informe Anual a la Agencia Española de Cooperación Internacional. Universidad Complutense de Madrid e Instituto de Ecología, A.C., Madrid y Xalapa.
- _____. 2000a. *Relación entre la fauna edáfica, su biodiversidad, y la producción primaria y el secuestro de C en el suelo: pastizales nativos vs. introducidos en el estado de Veracruz.* Segundo Informe Anual a la Agencia Española de Cooperación Internacional. Universidad Complutense de Madrid e Instituto de Ecología, A.C., Madrid y Xalapa.
- Brown, G.G., B. Pashanasi, C. Villenave, J.C. Patrón, B.K. Senapati, S. Giri, I. Barois, P. Lavelle, E. Blanchart, R.J. Blakemore, A.V. Spain & J. Boyer.** 1999b. Effects of earthworms on plant production in the tropics. Pp. 87-147. En: P. Lavelle, L. Brussaard

- & P.F. Hendrix (eds.). *Earthworm management in tropical agroecosystems*. CAB International, Wallingford.
- Bueno, J. 1996. *Estudio faunístico y taxonómico de la clase Diplopoda en la estación de "Los Tuxtles", Veracruz*. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa.
- _____. 2002. Los diplópodos del suelo. En: J. Álvarez & E. Naranjo-García (eds.). *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda*. UNAM, México, D.F. en prensa.
- Bueno, J. & P. Rojas. 1999. Fauna de milpiés (Arthropoda: Diplopoda) edáficas de una selva alta de Los Tuxtles, Ver., México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 76: 59-83.
- Bueno, J. & I. Barois. 1997. Monitoreo de la fauna del suelo en pastizales del municipio de Reforma, Chiapas. Informe del Proyecto "Monitoreo edafológico de áreas influenciadas por las actividades de PEMEX en el estado de Tabasco y Chiapas." UNAM, Instituto de Geología, México, D.F.
- Camacho, G.O. 1995. *Estudio de la macrofauna edáfica de 3 agroecosistemas en La Mancha, Ver.* Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Veracruzana, Córdoba.
- Cancello, E.M. & T.G. Myles. 2000. Isoptera. Pp. 295-315. En: J.B. Llorente, E. González & N. Papavero (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. 2*. UNAM, México, D.F.
- Cartas, A. 1993. *Aspectos ecológicos de la formicofauna (Hymenoptera: Formicidae) del Volcán San Martín Pajapan, Veracruz*. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa.
- Cherrett, J.M. 1986. Leaf-cutting ants. *Agric. Zool. Rev.* 1: 1-37.
- CISIA-CERESTA. 1998. SPAD, Versión 3.5. Montreuil. <http://www.cisia.com>
- Cordero, C. & J. Llorente. 2000. Los arthropoda de México: algunas comparaciones. Pp. 95-101. En: J.B. Llorente, E. González & N. Papavero (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. 2*. UNAM, México, D.F.
- Elizondo, Y. de la C. 1999. *Influencia de la humedad, el ganado y los árboles sobre la diversidad, actividad y abundancia de las lombrices de tierra en potreros de "La Mancha", Veracruz*. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa.
- Fitzgerald, S.J. 2000. Bibionidae (Diptera). Pp. 627-634. En: J.B. Llorente, E. González & N. Papavero (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. 2*. UNAM, México, D.F.
- Fragoso, C. 1993. *Les peuplements de vers de terre dans l'est et sud'est du Mexique*. Tesis de Doctorado en Ciencias de la Vida, Université Paris VI (Pierre et Marie Curie), Paris.
- _____. 1997. Annelida (Oligochaeta). Pp. 395-399. En: E. González, R. Dirzo & R. Vogt (eds.). *Historia natural de Los Tuxtles*. UNAM-CONABIO, México, D.F.
- _____. 2001. Las lombrices de tierra de México (Oligochaeta; Annelida): diversidad, ecología y manejo. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, Número especial 1 (en prensa).
- Fragoso, C., I. Barois, C. Arteaga, C. González & J.C. Patrón. 1993. Relationship between earthworms and soil organic matter levels in natural and managed ecosystems in the Mexican tropics. Pp. 231-239. En: K. Mulongoy & R. Merckx (eds.). *Soil organic matter dynamics and sustainability of tropical agriculture*. John Wiley & Sons, Chichester.

- Fragoso, C. & G.G. Brown. 2000. The Macrofauna database. Pp. 17-27. En: P. Lavelle & C. Fragoso (eds.). *The IBOY-MACROFAUNA project: Report of an international workshop held at Bondy (France) 19-23 June 2000*. IRD, Bondy.
- Fragoso, C., G.G. Brown, J.C. Patrón, E. Blanchart, P. Lavelle, B. Pashanasi, B.K. Senapati & T. Kumar. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and ecosystem function: The role of earthworms. *Appl. Soil Ecol.* 6: 17-35.
- Fragoso, C., J. Kanyonyo, A.G. Moreno, B.K. Senapati, E. Blanchart & C. Rodríguez. 1999b. A survey of tropical earthworms: Taxonomy, biogeography and environmental plasticity. Pp. 1-26. En: P. Lavelle, L. Brussaard & P.F. Hendrix (eds.). *Earthworm management in tropical agroecosystems*. CAB International, Wallingford.
- Fragoso, C., P. Lavelle, E. Blanchart, B.K. Senapati, J.J. Jiménez, M.A. Martínez, T. Decaens & J. Tondoh. 1999a. Earthworm communities of tropical agroecosystems: Origin, structure and influence of management practices. Pp. 27-55. En: P. Lavelle, L. Brussaard & P.F. Hendrix (eds.). *Earthworm management in tropical agroecosystems*. CAB International, Wallingford.
- Fragoso, C. & P. Rojas. 1994. Soil biodiversity and land management in the tropics. The case of ants and earthworms. Pp. 232-237. En: *Transactions of the 15th World Congress of Soil Science, Vol. 4a*. ISSS, Acapulco.
- Fragoso, C., P. Rojas & G.G. Brown. 1999c. The role of soil macrofauna in the paradigm of tropical soil fertility: Some research imperatives. Pp. 421-428. In: J.O. Siqueira, F.M.S. Moreira, A.S. Lopes, L.R. Guilherme, V. Faquin, A.E. Furtini & J.G. Carvalho (eds.). *Inter-relação fertilidade, biologia do solo e nutrição de plantas*. UFLA, Lavras, Brasil.
- Halffter, G. & W.D. Edmonds. 1982. *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): An ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, A.C. México, D.F. 176 pp.
- Hernández-Ortiz, V. 1996. Tephritidae (Diptera). Pp. 83-101. En: J.L. Llorente, A.N. García & E. González (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. UNAM, México, D.F.
- Hoffman, R.L. 1980. *Classification of the Diplopoda*. Muséum d'Histoire Naturelle, Genève. 237pp.
- Ibáñez-Bernal, S., W.W. Wirth & H. Huerta-Jiménez. 1996. Ceratopogonidae (Diptera). Pp. 567-577. En: J.L. Llorente, A.N. García & E. González (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. UNAM, México, D.F.
- James, M.T. 1973. Family Stratiomyidae 26. En: N. Papavero (ed.). *A catalogue of the Diptera of the Americas south of the United States*. Depto. de Zoología, Secretaria da Agricultura, São Paulo. 95pp.
- Jiménez, M.L. 1996. Aranae. Pp. 83-101. En: J.L. Llorente, A.N. García & E. González (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. UNAM, México, D.F.
- Jones, C.G., J.H. Lawton & M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Juárez, D. 2000. *Patrones de la macro y mesofauna edáficas en agroecosistemas cafetaleros con distinto grado de intensificación agrícola*. Tesis de Maestría en Ecología y Manejo de Recursos Naturales, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.

- Kempf, W.W.** 1972. Catálogo abreviado das formigas da região tropical (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entom.* 15: 3-344.
- Kury, A.B. & J.C. Cokendolpher.** 2000. Opiliones. Pp. 137-157. En: J.B. Llorente, E. González & N. Papavero (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. 2.* UNAM, México, D.F.
- Lavelle, P.** 1997. Faunal activities and soil processes: Adaptive strategies that determine ecosystem function. *Adv. Ecol. Res.* 24: 93-132.
- _____. 2000. Ecological challenges for soil science. *Soil Sci.* 165: 73-86.
- Lavelle, P., D. Bignell, M. Lepage, V. Wolters, P. Roger, P. Ineson, O.W. Heal & S. Ghillion.** 1997. Soil function in a changing world: The role of invertebrate ecosystem engineers. *Eur. J. Soil Biol.* 33: 159-193.
- Lavelle, P., E. Blanchart, A. Martin, A.V. Spain & S. Martin.** 1992. Impact of soil fauna on the properties of soils in the humid tropics. Pp. 157-185. En: R. Lal & P.A. Sánchez (eds.). *Myths and science of soils in the tropics.* SSSA Special Publication No. 29, Madison.
- Lavelle, P., M. Dangerfield, C. Fragoso, V. Eschenbrenner, D. López-Hernández, B. Pashanasi & L. Brussaard.** 1994. The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. Pp. 137-169. En: P.L. Woomer & M.J. Swift (eds.). *The biological management of tropical soil fertility.* John Wiley & Sons, Chichester.
- Lavelle, P. & B. Kohlmann.** 1984. Étude quantitative de la macrofaune du sol dans une forêt tropicale humide du Mexique (Bonampak, Chiapas). *Pedobiologia* 27: 377-393.
- Lavelle, P., M.E. Maury & V. Serrano.** 1981. Estudio cuantitativo de la fauna del suelo en la región de Laguna Verde, Veracruz: Época de lluvias. *Instituto de Ecología de México Public.* 6: 75-105.
- Lee, K.E.** 1985. *Earthworms. Their ecology and relationships with soils and land use.* Academic Press, Sydney. 411pp.
- Lee, K.E. & T.G. Wood.** 1971. *Termites and soils.* Academic Press, Londres. 249 pp.
- León-Cortés, J.L.** 2000. Sphingioidea (Lepidoptera). Pp. 483-500. En: J.B. Llorente, E. González & N. Papavero (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. 2.* UNAM, México, D.F.
- Llorente, J., E. González, A.N. García & C. Cordero.** 1996a. Breve panorama de la taxonomía de artrópodos en México. Pp. 3-14. En: J.B. Llorente, A.N. García & E. González (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento.* UNAM, México, D.F. 660 pp.
- Llorente, J., A.N. García & E. González (eds.).** 1996b. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento.* UNAM, México, D.F.
- _____. (eds.). 2000. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. 2.* UNAM, México, D.F.
- Lopes, H.S.** 1969. Family Sarcophagidae 103. En: N. Papavero (ed.). *A catalogue of the Diptera of the Americas south of the United States.* Depto. de Zoología, Secretaria da Agricultura, São Paulo. 88pp.
- Lourenço, W.R. & W.D. Sissom.** 2000. Scorpiones. Pp. 115-135. En: J.B. Llorente, E. González & N. Papavero (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. 2.* UNAM, México, D.F.

- Martin, C.H. 1970. Family Asilidae 35b. En: N. Papavero (ed.). *A catalogue of the Diptera of the Americas south of the United States*. Depto. de Zoología, Secretaria da Agricultura, São Paulo. 139pp.
- Moore, T. 1996. Cicadoidea. Pp. 221-223. En: J.B. Llorente, A.N. García & E. González (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. UNAM, México, D.F.
- Morón, M.A. 1990. Plagas del suelo y su control. Pp. 135-145. En: E.A. Malo & J.P. Liedo (eds.). *Curso internacional sobre protección de cultivos tropicales*. Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste, Tapachula, México.
- _____. 1996a. Scarabaeidae (Coleoptera). Pp. 309-328. En: J.L. Llorente, A.N. García & E. González (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. UNAM, México, D.F.
- _____. 1996b. Melolonthidae (Coleoptera). Pp. 287-307. En: J.L. Llorente, A.N. García & E. González (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. UNAM, México, D.F. 280 pp.
- Morón, M.A., B. Ratcliffe & C. Deloya. 1997. *Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia*. CONABIO, México, D.F. 504 pp.
- Morón, M.A. & R.A. Terrón. 1988. *Entomología práctica*. Instituto de Ecología, A.C., México, D.F.
- Muchmore, W. 1990. Pseudoscorpionida. Pp. 503-527. En: D.L. Dindal (ed.). *Soil biology guide*. John Wiley & Sons, New York.
- Mulaik, S.B. 1960. Contribución al conocimiento de los isópodos terrestres de México (Isopoda, Oniscoidea). *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 21: 79-292.
- Naranjo-García, E. 1991. Present status of the micromollusks of Northern Sonora, Mexico. *Amer. Malacol. Bull.* 8: 165-171.
- _____. 1993. The land snails of the western coast of Mexico. *West. Soc. Malacol., Ann. Rep.* 26: 8-11.
- _____. 1997. Terrestrial gastropods from tropical rain forest leaf litter, southern Veracruz, Mexico. *West. Soc. Malacol., Ann. Rep.* 30: 40-46.
- Naranjo-García, E. & O.J. Palacio. 1997. Moluscos continentales. Pp. 425-431. En: E. González, R. Dirzo & R. Vogt (eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO, México, D.F.
- Navarrete-Heredia, J.L. & A.F. Newton Jr. 1996. Staphylinidae (Coleoptera). Pp. 369-380. En: J.L. Llorente, A.N. García & E. González (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. UNAM, México, D.F.
- O'Brien, L.B. & D.R. Miller. 1996. Homoptera. Pp. 207-244. En: J.L. Llorente, A.N. García & E. González (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. UNAM, México, D.F.
- Okello-Oloya, T & A.V. Spain. 1989. Comparative growth of two pasture plants from north-eastern Australia on the mound materials of grass and litter-feeding termites (Isoptera: Termitidae) and on their associated surface soils. *Rev. Écol. Biol. Sol* 27: 377-394.
- Ordaz, V.M. 1995. *Impact de la culture intensive des agrumes sur le fonctionnement des sols dans une zone tropicale du Mexique (État de Tabasco)*. Tesis de Doctorado en Suelos, Institut National Agronomique Paris-Grignon. 150pp.

- Ordaz, V.M. & S.M. Avilés.** 1998. *Macrofauna del suelo en la sabana de Huimanguillo, Tabasco*. Reporte interno, Colegio de Postgraduados, Montecillos, México.
- Ordaz, V.M., I. Barois & A. Aguilar.** 1996b. Fauna del suelo de la sabana de Huimanguillo alterada por cambios en el uso de la tierra. *Terra* 14: 387-393.
- Ordaz, V.M., I. Barois & N. Fedoroff.** 1996a. Evolución de la estructura del suelo de la sabana de Huimanguillo por cambios en su uso. *Terra* 14: 357-369.
- Ortiz, B.** 2000. *Ganadería bovina, biodiversidad de suelo y sustentabilidad en el trópico Veracruzano*. Tesis de Doctorado en Ecología y Manejo de Recursos Naturales, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Palacios-Vargas, J.G.** 2000a. Archaeognatha y Zygentoma. Pp. 285-291. En: J.B. Llorente, E. González & N. Papavero (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Vol. 2. UNAM, México, D.F.
- 2000b. Protura y Diplura. Pp. 275-281. En: J.B. Llorente, E. González & N. Papavero (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Vol. 2. UNAM, México, D.F.
- Pankhurst, C.E., B.M. Doube, V.V.S.R. Gupta & P.R. Grace.** (eds.) 1994. *Soil biota: Management in sustainable farming systems*. CSIRO, East Melbourne. 262 pp.
- Pankhurst, C.E., B.M. Doube & V.V.S.R. Gupta** (eds.) 1997. *Biological indicators of soil health*. CAB International, Wallingford.
- Papavero, N.** 1996. Mydidae (Diptera). Pp. 619-634. En: J.L. Llorente, A.N. García & E. González (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. UNAM, México, D.F.
- Patrón, J.C.** 1993. *Estudio de una población introducida de lombrices Pontoscolex corethrurus (Oligochaeta) bajo diferentes tratamientos asociados al cultivo de maíz (Zea mays)*. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Tamaulipas, Ciudad Mante, Tamps. 53pp.
- 1998. *Dinámica del fósforo en el sistema suelo-planta por efecto de una población de lombrices geófagas Pontoscolex corethrurus*. Tesis de Maestría en Edafología, Colegio de Postgraduados, Montecillos, Edo. de México. 153pp.
- Prieto, D., C. Rodríguez & M.M Vázquez.** 1997. La Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an y sus recursos faunísticos del suelo. *Ava Cien* 20: 13-17.
- Rangel, P., R. Rochín & J. Vázquez.** 1990. Macroartrópodos edáficos de dos suelos de la selva Lacandona, Chiapas. Pp. 203-211. En: J. Camarillo & F. Rivera (eds.). *Áreas naturales protegidas en México y espacios en extinción*. UNAM, México, D.F.
- Razowski, J.** 1996. Tortricidae (Lepidoptera). Pp. 513-520. En: J.L. Llorente, A.N. García & E. González (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. UNAM, México, D.F.
- Rodríguez, C., M.M. Vázquez & D. Prieto.** 1998. Comunidades de macroinvertebrados edáficos en una selva baja inundable de la reserva de la biósfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México. *Ava Cien*, 24: 30-35.
- Rodríguez, M.C.** 1998. *Evaluación y diagnóstico de la macrofauna y la mesofauna edáficas de los suelos restaurados por industrias Apasco en el Cerro Buenavista, Ver.* Tesis de Maestría en Ecología y Manejo de Recursos Naturales, Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.

- Rojas, P. 1996. Formicidae (Hymenoptera). Pp. 483-500. En: J.L. Llorente, A.N. García & E. González (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. UNAM, México, D.F.
- _____. 2001. Diversidad y papel ecológico de las hormigas del suelo en México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, Número especial 1 (en prensa).
- Rojas, P. & Cartas, A. 1997. Ecitoninae. Pp. 349-353. En: E. González, R. Dirzo & R. Vogt (eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO, México, D.F.
- Shelley, R.M. 1990. The centipede *Theatops posticus* (Say) (Scolopendromorpha: Cryptopidae) in the southwestern United States and Mexico. *Can. J. Zool.* 68: 2637-2644.
- Slater, J.A. & H. Brailovsky. 2000. Lygaeidae (Hemiptera). Pp. 319-334. En: J.B. Llorente, E. González & N. Papavero (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Vol. 2. UNAM, México, D.F.
- Solis, M.A. 1996. Pyraloidea (Lepidoptera). Pp. 521-530. En: J.L. Llorente, A.N. García & E. González (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. UNAM, México, D.F.
- Souza-Kury, L. 2000. Oniscidea. Pp. 239-246. En: J.B. Llorente, E. González & N. Papavero (eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Vol. 2. UNAM, México, D.F.
- Steyskal, G.C. 1968. Family Otitidae 54 (Ortalidae; including Pterocallidae, Ulidiidae). En: N. Papavero (ed.). *A catalogue of the Diptera of the Americas south of the United States*. Depto. de Zoología, Secretaria da Agricultura, São Paulo. 31 pp.
- Syers, J. K. & J.A. Springett. 1983. Earthworm ecology in grassland soils. Pp. 67-83. En: J.E. Satchell (ed.). *Earthworm ecology: From Darwin to vermiculture*. Chapman and Hall, New York.
- Villalobos, F.J. 1994. The contribution of melonothid larvae to soil fertility. Pp. 129-143. En: *Transactions of the 15th World Congress of Soil Science, Vol. 4a*. ISSS, Acapulco.
- Villalobos, F.J. & P. Lavelle. 1990. The soil coleoptera community of a tropical grassland from Laguna Verde, Veracruz (Mexico). *Rev. Écol. Biol. Sol* 27: 73-93.
- Villalobos, F.J., R. Ortiz-Pulido, C. Moreno, N.P. Pavón-Hernández, H. Hernández-Trejo, J. Bello & S. Montiel. 2000. Patrones de la macrofauna edáfica en un cultivo de *Zea mays* durante la fase poscosecha en "La Mancha", Veracruz, México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 80: 167-183.
- Watson, J.P. 1977. The use of mounds of the termite *Macrotermes falciger* (Gerstaecker) as a soil amendment. *J. Soil Sci.* 28: 664-672.
- Wood, T.G. 1996. The agricultural importance of termites in the tropics. *Agric. Zool. Rev.* 7: 117-155.

Recibido: 30 de septiembre 2000

Aceptado: 3 de agosto 2001

Anexo 1

Localidades y ecosistemas mexicanos en donde se ha muestreado la macrofauna edáfica. El número indicado bajo cada ecosistema es el número de muestras realizadas en cada localidad (Total 127 muestras en 37 localidades; los números indican la ubicación en la figura 2). Todos los sitios, menos los que están remarcados (**negritas** = sequia y lluvias, **ítilicas** = sequia solamente) se muestrearon en época de lluvias. TSBF indica el método de extracción manual (5-10 monolitos de 25 x 25 cm y hasta 30 cm de profundidad) según Anderson e Ingram (1993). El asterisco * indica que solo se obtuvo abundancia y no biomasa de la fauna.

Número en el megal y Localidad	Pastizal	Maíz	Bosque y/o sebra	Otros Cultivos	Otra vegetación	Metodología empleada	Altitud (m)	Precip. (mm)	Referencias
1. El Cielo, Tamps.		3	5	1 cañahuale 2 cañaverales		TSBF, pero 0-20cm	240-1100	1850-2190	Barois et al. (1981); Fragoso & Lavelle (datos no publicados); Patrón (1993 y datos no publicados)
2. Tuxpan, Ver.	8					25 x 50cm	75	1952	Brown et al. (1999a, 2000a)
3. Carranza, Ver.	13					TSBF y 25 x 50cm TSBF	35	1179	Brown et al. (1999a, 2000a)
4. Plan de Hidalgo, Ver.	3				1 acahuale	TSBF	200	1169	Ortiz (2000)
5. Martínez de la Torre, Ver.	2					25 x 50cm	80	1509	Brown et al. (2000a)
6. Plan de las Hayas, Ver.	1					1 m ²	800	1275	Lavelle et al. (1981)
7. El Colorado, Ver.	1		1			1 m ²	50	1235	Lavelle et al. (1981)
8. Palma Sola, Ver.	2		1			1 m ²	350	1235	Lavelle et al. (1981)
9. La Mancha, Ver.	2*	2*	2*	1*	1 acahuale	TSBF, pero lavados con agua; maíz-sequia, 0-70cm TSBF	5	1300	Camacho (1995); Villalobos et al. (2000); Rojas & Velázquez (datos no publicados)
10. Coatepec, Ver.			1			TSBF	1200	1796	Juárez (2000)
11. San Marcos, Ver.				3 cafetales		TSBF	1200	1800	Juárez (2000)
12. Bella Esperanza, Ver.				1 cafetal		TSBF	1030	1750	Juárez (2000)
13. Teocelo, Ver.			1	2 cafetales		TSBF	1200	2086	Juárez (2000)
14. Alborada, Ver.				2 cafetales		TSBF	1085	1800	Juárez (2000)

Número (en el mapa) y Localidad	Pasizal	Maíz	Bosque y/o setva	Otros Cultivos	Otra vegetación	Metodología empleada	Altitud (m)	Precip. (mm)	Referencias
15. Cofre de Perote, Ver.	1		2 Pinares			TSBF	3000	1350	Rojas et al. (datos no publicados)
16. Cerro Buenavista, Ver.	2		1		4 acahuales	TSBF	1700	2155	Rodriguez (1998)
17. Medeflin, Ver.	3					TSBF	150	1667	Ortiz (2000)
18. La Vibora, Ver.	1	1				0-20cm en pastizal y TSBF	50	1440	Brown et al. (datos no publicados)
19. Los Negritos, Ver.	1					TSBF	84	1418	Brown et al. (datos no publicados)
20. Salinas, Ver.					1 sabana	TSBF	20	1700	Brown et al. (datos no publicados)
21. Paso del Toro, Ver.	4					TSBF	10	1500	Brown et al. (2000a)
22. Los Tuxtías, Ver.	3	1	2			TSBF	300	4725	Brown et al. y Fragoso y Lavelle (datos no publicados)
23. Soteapan, Ver.		2*				TSBF	400		Rojas et al. (datos no publicados)
24. Ocotzal Chico, Ver.		2*				TSBF	600		Rojas et al. (datos no publicados)
25. Ocotzal Grande, Ver.		2*				TSBF	660		Rojas et al. (datos no publicados)
26. Jalitipan, Ver.	2*				1 acahual	TSBF	133	1890	Fragoso et al. (datos no publicados)
27. Saltillo, Ver.		2				TSBF	190		Fragoso et al. (datos no publicados)
28. Acayucan, Ver.	1					TSBF	158	1700	Fragoso et al. (datos no publicados)
29. Isla, Ver.	8					25 x 50cm, 0-50cm TSBF	50	1200	Brown et al. (1999a, 2000a)
30. Huimanguillo, Tab.	2		2	6 cítricos		TSBF	15	2420	Ordaz (1995); Ordaz et al. (1996b);
31. Cartenas, Tab.				1 cacao		TSBF	23	2240	Ordaz & Avilés (1998)
32. Magallanes, Tab.				1 cocotal		TSBF	5	2240	Fragoso et al. (datos no publicados)

Número (en el mapa) y Localidad	Pestizal	Maíz	Bosque y/o selva	Otros Cultivos	Otra vegetación	Metodología empleada	Altitud (m)	Precip. (mm)	Referencias
33. Sian Ka'an, Q.Roo			2			TSBF	<30	1250	Rodriguez et al. (1998); Prieto et al. (1997)
34. Bonampak, Chis.			1			50 x 50cm	200	2600	Lavelle & Kohlman (1984)
35. Boca de Chajul, Chis.			1	1 cacao		50 x 50cm, 0-40cm		3023	Rangel et al. (1990); Fragoso (datos no publicados)
36. Cristo Rey, Chis.	1					TSBF	50	2000-2500	Bueno & Barois (1997)
37. Cactus Loma, Chis.	1					TSBF	60	2000-2500	Bueno & Barois (1997)
TOTAL	62	15	21	21	8				