



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.  
Posgrado en Ciencias Biológicas

**LAS COMUNIDADES DE LOMBRICES DE TIERRA  
(ANNELIDA: OLIGOCHAETA) EN UN GRADIENTE  
DE SUCESIÓN SECUNDARIA DE SELVA MEDIANA  
SUBCADUCIFOLIA**

Tesis que presenta

**MARISOL GARCÍA ROBLES**

En opción al título de

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
Opción Recursos Naturales

Mérida, Yucatán, México. Enero 2012





## RECONOCIMIENTO



Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis titulado “Las comunidades de lombrices de tierra (Annelida: Oligochaeta) en un gradiente de sucesión secundaria en selva mediana subcaducifolia” fue realizado en los laboratorios de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. y el Departamento de Biología de Suelos del Instituto de Ecología, A.C. bajo la dirección de la Dra. Eurídice Leyequién Abarca y el Dr. Carlos Enrique Fragoso González, respectivamente, dentro de la Opción Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente,



---

**Dr. Oscar A. Moreno Valenzuela**

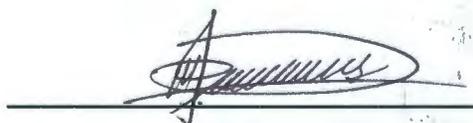
**Director Académico**

**Centro de Investigación Científica de Yucatán, AC.**

Mérida, Yucatán, México; a 10 de enero de 2012

### **DECLARACIÓN DE PROPIEDAD**

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos Experimentales, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de experimentación realizadas durante el periodo que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se regirán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.



Marisol García Robles

## **DEDICATORIA**

*A mis dos grandes amores, mis hijos.*

*Gracias por ser parte de mi vida  
y llenarla de felicidad.*

*A mis padres y hermanos*

*por todo su amor  
y confianza.*

*Por creer en mí y  
apoyarme incondicionalmente.*

## AGRADECIMIENTOS

A CONACyT por otorgarme la beca número 235996, gracias a la cual me fue posible realizar mis estudios de Maestría.

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán A. C. por las facilidades brindadas durante mis estudios de posgrado.

Al Instituto de Ecología A. C. por acogerme y permitirme realizar una estancia de investigación para el desarrollo de este estudio.

A mis directores de tesis la Dra. Eurídice Leyequién Abarca y Dr. Carlos Enrique Fragoso González por su orientación académica y apoyo financiero, sin los cuales no hubiera sido posible realizar este trabajo de investigación.

A los miembros de mi comité tutorial Dr. Juan Manuel Dupuy Rada y MSc. Jorge Montero Muñoz por su asesoría académica, sus acertadas sugerencias y su tiempo.

A los miembros del jurado la Dra. Eurídice Leyequién Abarca, Dra. Luz María Calvo Irabién, Dr. Carlos Enrique Fragoso González, Dr. Juan Manuel Dupuy Rada y MSc. Jorge Montero Muñoz por la revisión del escrito, por sus valiosos comentarios y observaciones que enriquecieron este trabajo.

A los técnicos que me acompañaron a campo Br. Filogonio May Pat, Lic. María Rosalina Rodríguez Román, Br. José Luis Simá Gómez, Ing. Roberth Armando Us Santamaria y M. en C. Rodrigo Hernández por su valiosa ayuda.

A la Johana Zarate Escobedo y a Dina Alcántara Sánchez quienes me acompañaron durante todo el trabajo de campo, por su iniciativa y grata compañía.

Al Lic. José Antonio Ángeles Varela técnico del Departamento de Biología de Suelos por su apoyo y facilidades que me permitieron realizar y concluir satisfactoriamente mi estancia de investigación en el Instituto de Ecología A. C.

A Mario, Santos y Erick Uc Uc por su guía y trabajo en campo, por su disposición y apreciable compañía.

A los dueños de las milpas que nos permitieron llevar a cabo los muestreos en sus propiedades, gracias por las facilidades otorgadas.

A Don Ezequiel y su familia por hospedarnos en su casa en Yaxhachén durante el tiempo que duró el muestreo, por su amable atención.

A Betty por brindarme hospedaje durante mi estancia en el INECOL, por su amistad y su buen ánimo.

Finalmente quiero agradecer a mis compañeros de posgrado, particularmente a los de la Unidad de Recursos Naturales por su brindarme su amistad y por su compañerismo. En especial agradecer a Gaumer y Hiatzy por su afecto y confianza, por todos los momentos compartidos, por convertirse en grandes y muy queridos amigos.

<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b> .....	iii
<b>ÍNDICE DE CUADROS</b> .....	iv
<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>ABSTRACT</b> .....	3
<b>CAPÍTULO I</b> .....	5
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	5
<b>ANTECEDENTES GENERALES</b> .....	6
Las lombrices de tierra y su papel en el ecosistema .....	6
Clasificación de las lombrices de tierra .....	7
Factores que afectan a las comunidades de lombrices de tierra .....	9
Lombrices de tierra en México: estudios en selvas tropicales secas .....	13
El disturbio del hábitat y la invasión de especies exóticas .....	14
La sucesión secundaria en selvas tropicales secas: su efecto en el suelo y en las comunidades de lombrices de tierra .....	15
<b>PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN Y PREDICCIONES</b> .....	17
Preguntas de investigación .....	17
Predicciones .....	18
<b>OBJETIVOS Y ESTRATEGÍA DE INVESTIGACIÓN</b> .....	20
Objetivo general .....	20
Objetivos específicos .....	20
Estrategia de investigación .....	21
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	21
<b>CAPÍTULO II. COMPOSICIÓN, ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD ALFA DE LAS COMUNIDADES DE LOMBRICES DE TIERRA (ANNELIDA: OLIGOCHAETA) EN UN GRADIENTE DE SUCESIÓN SECUNDARIA EN SELVAS MEDIANAS SUBCADUCIFOLIAS</b> .....	29
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	29
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	32
Área de estudio .....	32
Selección y descripción de los sitios de muestreo .....	35
Diseño de muestreo .....	36
Método de colecta, preservación e identificación de las lombrices de tierra .....	36
Evaluación de las características del microambiente .....	38

## Índice

---

Análisis de datos.....	39
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>41</b>
Caracterización del microambiente a lo largo del gradiente de sucesión.....	41
Cuadro 3. Valores promedio del porcentaje de textura de los suelos a lo largo del gradiente de sucesión.....	45
Las comunidades de lombrices de tierra.....	46
Relación entre la composición de especies de las comunidades de lombrices de tierra y las variables microambientales.....	52
<b>DISCUSIÓN.....</b>	<b>57</b>
Caracterización del microambiente.....	57
Las comunidades de lombrices de tierra a lo largo del gradiente de sucesión.....	59
Relación entre la composición de las comunidades de lombrices de tierra y las variables microambientales.....	67
<b>BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>68</b>
<b>CAPÍTULO III. CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS.....</b>	<b>79</b>
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>79</b>
<b>PERSPECTIVAS.....</b>	<b>80</b>
<b>ANEXOS.....</b>	<b>83</b>
<b>ANEXO I. LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA Y OBSERVACIONES DE LOS SITIOS DE ESTUDIO Y CATEGORÍAS DE SUCESIÓN.....</b>	<b>83</b>
<b>ANEXO II. VALORES PROMEDIO DE LAS VARIABLES MICRO AMBIENTALES POR CATEGORÍA DE SUCESIÓN Y SITIOS.....</b>	<b>84</b>
<b>ANEXO III. DIAGNOSIS DE LAS ESPECIES DE LOMBRICES DE TIERRA COLECTADAS.....</b>	<b>85</b>
<b>ANEXO IV. MATRIZ DE CORRELACIÓN/COEFICIENTES DEL ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES ENTRE LA COMPOSICIÓN DE LAS COMUNIDADES DE LOMBRICES EN TÉRMINOS DE SU DENSIDAD Y LAS VARIABLES MICROAMBIENTALES Y LA EDAD DE SUCESIÓN.....</b>	<b>87</b>
<b>ANEXO V. MATRIZ DE CORRELACIÓN/COEFICIENTES DEL ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES ENTRE LA COMPOSICIÓN DE LAS COMUNIDADES DE LOMBRICES EN TÉRMINOS DE SU BIOMASA Y LAS VARIABLES MICROAMBIENTALES Y LA EDAD DE SUCESIÓN.....</b>	<b>88</b>
<b>ANEXO VI. LOMBRICES DE TIERRA REGISTRADAS PARA EL ESTADO DE YUCATÁN Y EN ESTE ESTUDIO... 89</b>	<b>89</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Hipótesis de la secuencia de invasión .....	15
<b>Figura 2.</b> Ilustración del modelo de rutas por las cuales la lombrices de tierra exóticas afectan a las especies nativas en ecosistemas.....	16
<b>Figura 3.</b> Ubicación de los sitios de estudio .....	33
<b>Figura 4.</b> Esquema del muestreo empleado en la colecta de lombrices de tierra y el registro de las variables microambientales.....	36
<b>Figura 5.</b> Ilustración del monolito que es la unidad base de colecta empleada para la extracción manual de macrofauna del suelo .....	37
<b>Figura 6.</b> Cambios en la apertura del dosel, la temperatura del suelo, el contenido de humedad y cantidad de hojarasca a lo largo del gradiente de sucesión. ....	43
<b>Figura 7.</b> Cambios en el contenido de carbono, nitrógeno total, la relación C:N y fósforo disponible .....	44
<b>Figura 8.</b> Cambios en la capacidad de intercambio catiónico y el pH del suelo a lo largo del gradiente de sucesión. ....	45
<b>Figura 9.</b> Dendrograma de similitud WPGMA entre replicas (sitios) de las categorías sucesionales evaluadas. ....	46
<b>Figura 10.</b> Densidad y biomasa promedio de las lombrices de tierra a lo largo del gradiente de sucesión. ....	49
<b>Figura 11.</b> Densidad y biomasa relativa de las especies de lombrices de tierra colectadas a lo largo del gradiente de sucesión .....	51
<b>Figura 12.</b> Distribución vertical de <i>B. pearsei</i> a lo largo del gradiente de sucesión en las selvas medianas subcaducifolias de Yucatán.....	52
<b>Figura 13.</b> Diagrama de ordenación basado en un análisis de componentes principales de la composición de la comunidad de lombrices de tierra en términos de su densidad con respecto a las ariables microambientales y la edad de sucesión.....	54

**Figura 14.** Diagrama de ordenación basado en un análisis de componentes principales de la composición de la comunidad de lombrices de tierra en términos de su biomasa con respecto a las variables microambientales y la edad de sucesión..... 56

### ÍNDICE DE CUADROS

**Cuadro 1.** Clasificación de las lombrices de tierra en categorías ecológicas ..... 8

**Cuadro 2.** Modelos lineales generalizados asumiendo una distribución gamma con función de enlace Log para el contenido de humedad y la temperatura del suelo. .... 42

**Cuadro 3.** Valores promedio ( $\pm$  EE) del porcentaje de textura de los suelos a lo largo del gradiente de sucesión. .... 45

**Cuadro 4.** Origen biogeográfico y categoría ecológica de las especies de lombrices colectadas a lo largo del gradiente de sucesión de selvas medianas subcaducifolias en Yucatán. .... 47

**Cuadro 5.** Presencia (1) y ausencia (0) de las especies de lombrices de tierra colectadas por edad sucesional y sus respectivas repeticiones a lo largo del gradiente de sucesión . .... 47

**Cuadro 6.** Riqueza observada ( $R_o$ ) y estimada ( $R_e$ ) promedio a lo largo del gradiente de sucesión ..... 48

**Cuadro 7.** Densidad y biomasa promedio ( $\pm$  EE,  $n=20$ ) de las especies de lombrices de tierra encontradas, en diferentes estratos del suelo a lo largo del gradiente de sucesión en selvas medianas subcaducifolias en Yucatán..... 50

**Cuadro 8.** Resultados de los modelos lineales generalizados (asumiendo una distribución gamma con una función de enlace Log) para la densidad y biomasa de *B. pearsei* a lo largo del gradiente de sucesión y de los estratos del suelo y hojarasca..... 51

**Cuadro 9.** Correlación entre la composición de la comunidad de lombrices de tierra en términos de su densidad y biomasa, y las variables microambientales empleadas en el ACP con los dos primeros componentes de la ordenación.....55

## RESUMEN

En ambientes tropicales, el abandono de parcelas agropecuarias genera un mosaico de hábitats en diferentes edades de sucesión vegetal. En general se ha observado que en áreas tropicales perturbadas por la actividad humana, las especies nativas de lombrices de tierra son a menudo desplazadas por especies exóticas. Sin embargo, se sabe poco sobre los patrones de recolonización de las lombrices de tierra en parcelas agropecuarias abandonadas sujetas a sucesión. El objetivo de este estudio fue evaluar los cambios en la estructura, diversidad y composición de las comunidades de lombrices de tierra en un gradiente de sucesión de milpas abandonadas en selvas medianas subcaducifolias en Yucatán. Este gradiente está integrado por cuatro categorías de sucesión: milpas, vegetación secundaria de 3 años y selvas secundarias de 20 y 50 años. Se registraron cinco especies pertenecientes a la categoría endógena, cuatro nativas (*Balanteodrilus pearsei*, *Diplostrema oxcutzcabensis*, *Mayadrilus Calakmulensis* y *Ocnerodrilus sp. nov.*) y una exótica (*Dichogaster affinis*). La especie exótica fue colectada en milpa. La milpa registró la mayor riqueza de especies, la cual se redujo en medida que la edad de sucesión se incrementó. La especie nativa *B. pearsei* fue la más abundante y de mayor biomasa, exceptuando en las milpas en donde co-dominó con la especie nativa *D. oxcutzcabensis*. La biomasa de lombrices de tierra incrementó significativamente de milpas ( $1.41 \text{ g m}^{-2}$ ) a edades sucesionales de 50 años ( $20.45 \text{ g m}^{-2}$ ). La densidad de lombrices de tierra presentó una variación significativa entre las selvas secundarias de 50 años y el resto de las categorías evaluadas, esta distribución varió con respecto a la profundidad del suelo. Se observó que la mayor densidad y biomasa de lombrices de tierra se asoció al estrato 0-10 cm de profundidad en todas las categorías de sucesión, excepto en milpas donde los valores más altos se registraron en el estrato 10-20 cm de profundidad. El análisis de componentes principales permitió asociar la edad de sucesión y los cambios en el microambiente característicos del proceso de sucesión. *B. pearsei* mostró mayor afinidad por ambientes con alto contenido de hojarasca, nutrientes (N y C) y CIC, dosel cerrado y baja temperatura del suelo, por lo que presentó altas densidades y biomasa en categorías de sucesión avanzadas (SS50).

**Palabras clave:** categorías de sucesión, comunidades de lombrices, especies nativas, especies exóticas, variables microambientales.

## ABSTRACT

In tropical regions, the abandonment of agricultural land creates a mosaic of habitats differing in successional age of vegetation. In general, in human-disturbed tropical areas, it has been observed that native earthworms are often displaced by exotic species. However, there is a lack of knowledge about re-colonization patterns of earthworms in abandoned agricultural lands subject to succession. The objective of this study was to evaluate shifts in the structure, diversity and composition of earthworm communities along different succession ages in abandoned plots after slash-and-burn shifting cultivation in a medium stature semi-deciduous forest in Yucatan, Mexico. The successional categories were the following: *milpas*, 3- year secondary vegetation, 20- and 50-year-old secondary forests. Five species were registered belonging to the ecological category of endogeic, from which four were native (*Balanteodrilus pearsei*, *Diploptrema oxcutzcabensis*, *Mayadrilus Calakmulensis* y *Ocnerodrilido sp. nov.*) and one exotic (*Dichogaster affinis*). The exotic species was collected only in *milpa*. The *milpa* had the highest species richness, which decreased with an increase in successional age. The native species, *B. pearsei*, presented the highest abundance and biomass, except in *milpas* where the native species *D. oxcutzcabensis* co-dominated. The biomass of earthworms increased significantly from *milpas* ( $1.41 \text{ g m}^{-2}$ ) to old succession age (i.e., 50 yr:  $20.45 \text{ g m}^{-2}$ ). The density of earthworms presented a significant variation between the 50-year old secondary forests and the rest of the categories evaluated, this distribution varied with soil depth. The highest density and biomass of earthworms in all succession categories was associated to the 0-10 cm stratum of soil depth, with the exception of *milpas* in which the highest values were registered in the 10-20 stratum. The Principal Component Analysis allowed to associate the successional age with changes in the microenvironment characteristic of succession. *B. pearsei* showed greater affinity for environments with high content of litter, nutrients (N and C) and CIC, closed canopy, low soil temperature and was therefore found at high densities and biomass in advanced successional categories (SS50).

**Keywords:** succession categories, earthworm communities, native species, exotic species, micro-environmental variables.

## INTRODUCCIÓN

La fauna del suelo constituye un recurso poco valorado y estudiado, en gran parte debido a que muchos de los beneficios que proporciona tienden a ser imperceptibles a corto plazo (Turbé *et al.*, 2010). Las lombrices de tierra, como parte de la fauna del suelo, juegan un papel muy importante a nivel del ecosistema, ya que directa o indirectamente participan en el ciclaje de nutrientes, el ciclo del agua y la pedogénesis (Bhadauria y Saxena, 2010; Lavelle y Spain, 2001; Lavelle *et al.*, 1998). A través de estos procesos, las lombrices modifican o crean hábitats para otros organismos del suelo (Brown *et al.*, 2001; Lavelle *et al.*, 1994). Sin embargo, el conocimiento sobre sus efectos en el suelo es muy escaso. Es importante destacar que la multiplicidad de actividades realizadas por estos animales, sumado a su alto grado de endemismo (James, 2004; Lee, 1985), convierte a las lombrices de tierra en un grupo clave, cuyo inventario, conservación y recuperación de especies nativas debería ser una prioridad.

En ambientes tropicales, el cambio de uso de suelo y el posterior abandono de campos agropecuarios han generado un mosaico de hábitats en diferentes edades de sucesión vegetal (Giller *et al.*, 1997). En los sistemas agropecuarios, las especies nativas de lombrices de tierra son por lo general sustituidas por especies exóticas (González *et al.*, 2006; Hendrix y Bohlen, 2002; Fragoso *et al.*, 1999b). Sin embargo, se sabe poco sobre los patrones de recolonización de las lombrices tanto nativas como exóticas en parcelas agropecuarias abandonadas (Römbke *et al.*, 2009; Sánchez de León *et al.*, 2003; Zou y González, 1997; González *et al.*, 1996).

Bajo este marco de referencia, nació la inquietud de plantear este proyecto de investigación con el objetivo de evaluar los cambios en la estructura, diversidad y composición de las comunidades de lombrices de tierra en un gradiente de sucesión. El gradiente de sucesión es el resultado del esquema de manejo de la milpa en Yucatán, que alterna el sistema de roza, tumba y quema con periodos de barbecho. Este trabajo también pretende contribuir al inventario de lombrices de tierra del estado de Yucatán, el cual sólo cuenta con el registro de cuatro especies nativas, *Balanteodrilus pearsei* (Gates, 1977; Pickford, 1938), *Diploptrema oxkutzcabensis* (Pickford, 1938), *Diploptrema murchiei* y

un Ocnerodrilido aún sin describir (García, 2005), probablemente endémico de las selvas bajas caducifolias (Fragoso *com. pers.*).

## ANTECEDENTES GENERALES

### Las lombrices de tierra y su papel en el ecosistema

Las lombrices de tierra (Annelida: Oligochaeta) constituyen un taxón antiguo, con un alto grado de endemismos (James, 2004). El origen de su diversidad está determinado parcialmente por la tectónica de placas (separación de los continentes durante el Cretácico), y el grado de endemismos depende de la historia geológica y climática de las regiones en las cuales se encuentran (Blakemore y Kaneko, 2006; Omodeo, 2000).

Las lombrices de tierra son los principales detritívoros en los ecosistemas terrestres en términos de su biomasa y actividad (Brown *et al.*, 2001; Lee, 1985), afectando positivamente la estructura y función del ecosistema (Lavelle *et al.*, 1994). Las lombrices de tierra intervienen en el ciclo de nutrientes, en el ciclo del agua, en el mantenimiento de la estructura y la fertilidad del suelo (Lavelle y Spain, 2001; Paoletti, 1999; Lavelle *et al.*, 1994) a través de: a) la excavación de galerías que facilitan la infiltración y distribución de agua, favorecen la aireación y reducen la compactación del suelo; b) la ingesta de materia orgánica en descomposición y suelo, que ayudan a la liberación de nutrientes esenciales como el fósforo y el nitrógeno; c) la simbiosis mutualista con bacterias, que favorecen el reciclaje de nitrógeno y les permiten degradar compuestos húmicos ricos en lignina; y d) el depósito de sus excretas (turrículos) que incrementan la estabilidad estructural (formación de macro y microagregados), creando o modificando microhábitats para otros organismos.

Además, las lombrices de tierra ejercen una influencia sobre el crecimiento vegetal, a través de siete mecanismos (Brown *et al.*, 2007): 1) promoviendo la actividad de organismos benéficos (p. ej. bacterias fijadoras de nitrógeno y micorrizas); 2) afectando las poblaciones de parásitos y patógenos de plantas (positivas y negativas); 3)

produciendo sustancias que promueven y/o regulan el crecimiento vegetal; 4) por medio de la abrasión de raíces e ingesta de partes vivas de las plantas; 5) afectando las tasas de distribución y germinación de semillas; 6) promoviendo cambios físicos en el suelo (p. ej. aireación e infiltración); y 7) regulando la disponibilidad temporal y espacial de nutrientes.

### **Clasificación de las lombrices de tierra**

La diversidad de lombrices de tierra puede ser estudiada bajo dos enfoques diferentes, pero complementarios: el taxonómico y el funcional (Fragoso *et al.*, 1997). El primero varía en función de la escala (regional vs local) y del origen biogeográfico (nativas vs exóticas); en el segundo caso las especies se separan por categorías ecológicas (epigeas, anécicas y endogeas) o gremio funcional (transformadores de la hojarasca e ingenieros del ecosistema (Fragoso, 2001; Lee, 1985).

*Origen biogeográfico.* Se consideran lombrices nativas aquellas especies que se originaron evolutivamente en la región en la que se encuentran (Lee, 1985). Las especies de lombrices nativas generalmente presentan una tolerancia ambiental baja, quedando restringidas a ambientes naturales (Lavelle *et al.*, 1998). Las lombrices exóticas o peregrinas, son aquellas que no se originaron en el sitio bajo estudio, y que fueron introducidas por las actividades humanas; estas especies en general presentan una gran tolerancia a diferentes condiciones edáficas y ambientales (Lee, 1985).

*Categorías ecológicas.* Las especies de lombrices de tierra difieren en el nicho que ocupan (distribución en el perfil edáfico) y su comportamiento alimenticio, por lo que se les clasifica en las siguientes categorías (Lavelle y Spain, 2001; Barois *et al.*, 1999; Jones *et al.*, 1994) (Cuadro 1):

- 1) Epigeas, habitan en la hojarasca, bromelias y los suelos orgánicos almacenados en las partes aéreas de los árboles. Se alimentan de materia orgánica en etapas primarias e intermedias de descomposición. Sus turrículos son esencialmente orgánicos.

## Capítulo I

- 2) **Anécicas:** por lo general son de gran tamaño, forman galerías esencialmente verticales y residen en madrigueras en el suelo mineral, pero se alimentan de materia orgánica en las fases intermedias de la descomposición en la superficie del suelo. Se alimentan de hojarasca y suelo con alto contenido de materia orgánica. A menudo entierran la hojarasca para promover su descomposición e incrementar su palatabilidad.
- 3) **Endogeas:** viven en el suelo y se alimentan esencialmente de materia orgánica. Desarrollan una relación mutualista con microflora (bacterias y hongos) para la digestión y la formación de turrículos minerales (a menudo enriquecidos con materia orgánica y/o arcilla). Este grupo incluye a la mayoría de las especies en todo el mundo y con las anécicas son responsables de las principales modificaciones físicas en el suelo y la disponibilidad de recursos (hábitat y alimento) para otros organismos del suelo; conjuntamente con las anécicas son consideradas como "ingenieros del ecosistema".

**Cuadro 1.** Clasificación de las lombrices de tierra en categorías ecológicas (Lavelle y Spain, 2001; Barois *et al.*, 1999).

Categoría	Subcategoría	Hábitat	Tamaño y pigmentación	Perfil demográfico
Epigeas	Epigea	Hojarasca, bromelias, suelo en copas de árboles	< 10 cm, pigmentación alta	r
	Epianécica	Superficie del suelo	10-15 cm, pigmentación media	r
Anécicas	Anécica	Viven en madrigueras	> 15 cm, pigmentación anterodorsal	K
	Polihúmicas	Superficie del suelo o rizósfera	< 15 cm, sin pigmentación	
Endogea	Mesohúmicas	Suelo 0-20 cm	10-20cm, sin pigmentación	Cambian de r a K o A
	Endoanécicas	0-50 cm, algunos en madrigueras	>20 cm, sin pigmentación	
	Oligohúmicas	15-80 cm	>20 cm, sin pigmentación	

r: especies con rápidas tasas de crecimiento, y alta fecundidad y mortalidad. K: especies de larga vida, tasas lentas de crecimiento y baja mortalidad. A: especies adaptadas a condiciones adversas.

Además de las categorías antes mencionadas, Bouché (1977 citado por Fragoso, 1992) reconoció la existencia, en el grupo de las endogeas, de las llamadas lombrices hidrófilas. La característica distintiva de este subgrupo es que son encontradas en suelos muy húmedos, y se reconocen por su coloración rojiza y aspecto filiforme.

*Gremios funcionales.* La división de las lombrices en gremios funcionales propuesta por Lavelle (1994 citado por Fragoso, 2001), separa las lombrices en dos grupos: 1) las ingenieras del ecosistema, lombrices que viven dentro del suelo e interactúan con la microbiota edáfica, modificando significativamente el perfil del suelo a través de la construcción de galerías y el depósito de turrículos; y 2) las transformadoras de la hojarasca, lombrices que viven en y se alimentan de la hojarasca y cuya interacción con la microbiota es muy reducida.

#### **Factores que afectan a las comunidades de lombrices de tierra**

Las comunidades de lombrices de tierra, son controladas a escala local por una variedad de factores tales como el clima, la vegetación, las propiedades edáficas y las interacciones bióticas en el suelo, los cuales varían en función de procesos biológicos e históricos ocurridos a lo largo del tiempo (González *et al.*, 2008; Fragoso *et al.*, 1999a).

**Factores Bióticos.** Estos pueden llegar a ser determinantes para las comunidades de lombrices, especialmente en áreas invadidas por especies exóticas (Hendrix y Bohlen, 2002). Interacciones como la depredación, el parasitismo y la competencia pueden cambiar la dinámica y composición de las comunidades de lombrices nativas (González *et al.*, 2008).

*Depredación.* Las lombrices son alimento de muchas especies de aves y de algunos mamíferos, reptiles, anfibios, peces, así como una variedad de invertebrados, como hormigas, grillos, escarabajos, larvas de dípteros, centípedos, caracoles y grandes planarias (Lee, 1985). Sin embargo, son escasos los datos cuantitativos del efecto de la depredación sobre las poblaciones de lombrices o como un componente significativo de la dieta de sus depredadores. Entre los pocos trabajos acerca de este tema, sobresalen el de Macdonald (1983) y la actualización de Edwards y Bohlen (1996), ambos señalan que

## Capítulo I

---

la presión de la depredación no siempre juega un rol significativo en las comunidades de lombrices de tierra, es más bien inconsistente y depende de la estacionalidad y de ciertas situaciones como cambios en la vegetación (pérdida de cobertura) y la invasión de nuevos depredadores. Para los trópicos prácticamente no hay información al respecto.

*Parasitismo.* Los parásitos reducen o afectan el desarrollo y el potencial biótico de las lombrices, además de controlar el incremento de la población. Las larvas de los mosquitos (*Pollenia rudis* y *Calliphora dispar*) parasitan y matan a las lombrices de tierra en Europa, Norteamérica y Tasmania (Walton, 1928, citado por Lee, 1985). Los ácaros (*Histiosoma murchiei*) parasitan los capullos de *Allobophora chlorótica* y *Eiseniella tetraedra* y destruyen a las lombrices (García y Solano, 2005). Los protozoarios son considerados parásitos importantes de las lombrices, debido a que han sido encontrados en diferentes partes del cuerpo de estos organismos, infestándolos y deteriorándolos (Edwards y Bohlen, 1996). Por otro lado, las lombrices llegan a ser huéspedes secundarios de organismos (p.ej. nemátodos) que son parásitos de los predadores de las lombrices de tierra (Edwards y Bohlen, 1996; Lee, 1985).

*Competencia.* Este es un factor que influye negativamente sobre las especies y puede ser intra o interespecífica. La competencia se acentúa entre especies que tienen hábitos tróficos o una distribución similar, o cuando los recursos en el ecosistema son limitados (García y Solano, 2005). Es importante hacer notar que en cuanto a las especies de lombrices nativas la mayoría tiene una tolerancia ambiental baja, quedando restringidas a ambientes naturales (Lavelle *et al.*, 1998). En contraste, la mayoría de las especies exóticas son eurícoras (o euricenóticas), es decir, de gran tolerancia ecológica, lo que les permite adaptarse a una amplia gama de condiciones ambientales, haciéndolas mejores competidoras. Cuando un ambiente natural es perturbado, las especies de lombrices nativas son reducidas en número de especies y en densidad, dejando nichos vacíos que son ocupados por las especies exóticas que actúan como oportunistas (Lavelle *et al.*, 1998).

Entre estas especies sobresale *Pontoxcoles corethrurus*. Lavelle *et al.* (1987) indican que esta especie (probablemente nativa del sur de Sudamérica) es la exótica con mayor distribución en las zonas tropicales de todo el mundo. Este éxito se debe a cuatro

características que le han dado una gran ventaja al ser dispersadas accidentalmente por el hombre (González *et al.*, 2006):

- 1) Reproducción partenogenética, es decir, son capaces de reproducirse a través de óvulos no fecundados.
- 2) Estrategia ecológica r, con altas tasas reproductivas y ciclo de vida corto.
- 3) Gran plasticidad adaptativa que le permite ocupar un amplio rango de tipos de suelo, que difieren tanto en textura y pH como en la cantidad de materia orgánica y nutrientes.
- 4) Eficiente sistema mutualista con las bacterias del suelo, que le permiten tener acceso a las fuentes de alimento de suelos pobres y con materia orgánica difícilmente asimilable.

**Comensalismo.** En las lombrices de tierra se han registrado, interacciones en las cuales una especie se beneficia mientras que la otra no es perjudicada ni beneficiada. Por ejemplo el microdrilo *Pelmatodrilus* (Enchytraeidae) es un ectocomensal de la lombriz de tierra *Eutrigaster sp.* proveniente de las montañas del este de Jamaica y de diversas especies de lombrices jamaicanas (Rodríguez *et al.*, 2007).

**Factores abióticos.** Estos factores controlan de manera importante la estructura de las comunidades de lombrices de tierra (González *et al.*, 2006; Fragoso, 1992). González *et al.* (2006) sugieren que los factores que mayor influencia tienen sobre las comunidades de lombrices son, en orden jerárquico, la temperatura, la disponibilidad de nutrientes en los suelos y las fluctuaciones de humedad. Fragoso y Lavelle (1992) suman a esta lista la textura del suelo como otro factor de importancia, que puede influenciar la distribución de las lombrices de tierra.

**Nutrientes del suelo.** Las lombrices se alimentan de nutrimentos de origen tanto vegetal como animal y de fauna y microflora de vida libre en el suelo (Lavelle y Spain, 2001). El recurso primario de alimentación para la biota del suelo en general son los restos vegetales, principalmente hojarasca, la cual varía en composición física y química, palatabilidad y calidad nutricional (Lee, 1985). En cuanto a la palatabilidad de la

hojarasca, el contenido de polifenoles puede afectar la abundancia y distribución espacial de especies, dado que se sabe que algunas especies son selectivas del detritus vegetal que consumen (Swift y Anderson, 1994 citados por González *et al.*, 1996). Debido a su reducida vagilidad (capacidad de dispersión), las lombrices están obligadas a vivir cerca de sus fuentes de alimento (González *et al.*, 2008).

*Textura del suelo.* Las lombrices son raras o están ausentes en suelos con textura gruesa, probablemente debido a abrasiones físicas de la superficie del cuerpo por el material mineral grueso y la susceptibilidad a la sequía de tales suelos. Generalmente están ausentes en los suelos con alto contenido de arena de las regiones con altas precipitaciones, debido a la susceptibilidad de tales suelos al déficit de oxígeno estacional o permanente (Lee, 1985).

*Temperatura y humedad del suelo.* Estas propiedades edáficas tienen un fuerte control sobre la estructura de las comunidades de lombrices de tierra (González *et al.*, 2008). La tolerancia a la temperatura en las lombrices, generalmente varía dependiendo de la especie y el sitio de colecta; sin embargo, se ha observado que el rango óptimo de temperatura para el crecimiento de lombrices de tierra en los trópicos es de 20 a 30°C en la superficie o subsuperficie del suelo (Lee, 1985).

La humedad del suelo, por su parte, determina la actividad, la dinámica y tamaño de las poblaciones de lombrices de tierra (Lee, 1985). Así como las estrategias adaptativas y los hábitos alimenticios adoptados y la localización en el suelo durante su época de actividad (González *et al.*, 2008; Lavelle y Spain, 2001). Los mecanismos para conservar agua están pobremente desarrollados en las lombrices de tierra; la respiración depende de la difusión de gases a través de la pared del cuerpo, la cual debe mantenerse húmeda, y mucha agua es perdida por la mayoría de las especies en la orina (Lee, 1985). En general el número y biomasa de lombrices de tierra se incrementa con el aumento de la humedad del suelo.

En respuesta a los cambios estacionales de la temperatura y humedad del suelo, las lombrices entran en un período de estivación, definido como la capacidad de algunos organismos para cesar su actividad; durante este período los individuos se sitúan en

estratos profundos en el suelo. Bouché (1972) y Olive y Clark (1978) (en Lee, 1985) distinguen tres tipos de inactividad en respuesta a la severidad del estrés hídrico:

- a) **Quiescencia:** causada por cambio en las condiciones ambientales. Los individuos permanecen extendidos, no forman cámaras. Sufren una gran deshidratación, vacían su contenido intestinal, pero no pierden los caracteres sexuales externos. El período de inactivación se interrumpe cuando las condiciones vuelven a ser favorables.
- b) **Paradiapausa (diapausa facultativa):** causada por la desecación del ambiente. Los individuos forman cámaras de estivación y se enrollan, sufren deshidratación leve, vacían su contenido intestinal y pierden los caracteres sexuales externos. El período de inactividad se interrumpe cuando la humedad ambiental se recupera.
- c) **Diapausa obligatoria:** los individuos forman cámaras de estivación, se enrollan, no presentan deshidratación, vacían su contenido intestinal y pierden los caracteres sexuales externos. Algunas especies aprovechan este estado para regenerar o aumentar sus segmentos. La interrupción del período de inactividad se da cuando las condiciones ambientales vuelven a ser favorables, subordinada a la respuesta fisiológica del organismo.

#### **Lombrices de tierra en México: estudios en selvas tropicales secas**

El conocimiento de la Oligoquetofauna terrestre en México es pobre, tanto desde el punto de vista biológico como sistemático (Fragoso, 1992). Fragoso (2007) señala que para México se han descrito 98 especies (47 nativas y 51 exóticas) y hay 37 especies nativas nuevas en proceso de descripción. Lo anterior revela que faltan por describir y clasificar 27% de las especies encontradas para México. Una gran parte de los estudios en ambientes tropicales se han realizado en selvas altas, con precipitaciones anuales por encima de los 1600 mm. En comparación, las selvas tropicales secas (medianas y bajas) han sido muy poco estudiadas, dado que la estacionalidad y bajas precipitaciones en estos ecosistemas limitan la actividad de estos organismos (si es que los hay) a la temporada de lluvias (Fragoso *et al.*, 2001; Lee, 1983).

Fragoso (2001) encontró para siete selvas bajas y medianas del sureste de México, un número promedio de tres especies por sitio (rango 1-4), con densidades y biomásas promedio de 200 ind m<sup>-2</sup> (rango 8-846) y 26 g m<sup>-2</sup> (rango 1-124), respectivamente. En estas selvas las especies nativas aportaron entre el 76 y el 90% de la densidad y la biomasa total, respectivamente. En contraste las selvas altas llegan a tener un promedio de siete especies por sitio (rango de 7-11; n=7), con densidades y biomásas promedio de 56 ind m<sup>-2</sup> (rango 22-121) y 18 g m<sup>-2</sup> (rango 3-42), respectivamente.

### **El disturbio del hábitat y la invasión de especies exóticas**

La modificación de los hábitats naturales producto de disturbios naturales y antropogénicos, puede alterar los factores bióticos y abióticos que regulan las comunidades de lombrices de tierra, en función de la intensidad y frecuencia de los mismos (González *et al.*, 2008; Huang *et al.*, 2006).

Las lombrices de tierra nativas están en su mayoría adaptadas a ambientes naturales y limitan su distribución principalmente a zonas no perturbadas (Righi y De María, 1998 citados por Machado *et al.*, 2008; Fragoso, 2007, 1999a; Lavelle *et al.*, 1998). Esto se debe a su baja plasticidad ecológica y reducida vagilidad (Lavelle *et al.*, 1998; Fragoso, 1992). Por lo que, cualquier cambio en la vegetación natural por la modificación en el uso del suelo, incide directamente en la reducción de sus poblaciones (Fragoso, 2001; Paoletti, 1999; Fragoso *et al.*, 1999a); favoreciendo el establecimiento de especies exóticas de mayor plasticidad ecológica (González *et al.*, 2008; Hendrix *et al.*, 2006; Fragoso *et al.*, 1999b).

El éxito en la invasión de las lombrices de tierra exóticas a nuevas áreas o su impacto potencial en las comunidades de lombrices de tierra nativas, depende en gran medida de las características de las especies, así como del ambiente local y de las propiedades del suelo (González *et al.*, 2006; Hendrix y Bohlen, 2002). Hendrix y colaboradores (2006) han planteado que la posible secuencia y éxito de la invasión depende del grado de disturbio del hábitat, bajo el supuesto de que la intensidad del disturbio en ecosistemas naturales (severo, moderado o mínimo) podría influenciar de forma distinta a las comunidades de lombrices nativas (Figura 1).



**Figura 1.** Hipótesis de la secuencia de invasión dependiendo el grado de disturbio del hábitat y del éxito de la invasión por lombrices exóticas (Hendrix *et al.*, 2006).

González *et al.* (2006), en consistencia con la hipótesis planteada por Hendrix *et al.* (2006) señalan diferentes vías por las que las lombrices de tierra exóticas pueden establecer poblaciones en hábitats tanto naturales como perturbados (Figura 2). El modelo está basado en la respuesta de las comunidades de lombrices nativas a la invasión de especies exóticas en ecosistemas perturbados y sin perturbación (González *et al.*, 2006).

**La sucesión secundaria en selvas tropicales secas: su efecto en el suelo y en las comunidades de lombrices de tierra.**

La sucesión secundaria es definida por Finegan (1996, 1992) como el proceso eventual por el cual se da la recuperación de la vegetación en tierras que son abandonadas o se dejan en descanso después de que su vegetación es modificada por las actividades humanas, proceso cuyo desarrollo depende de las condiciones al inicio de dicha sucesión.

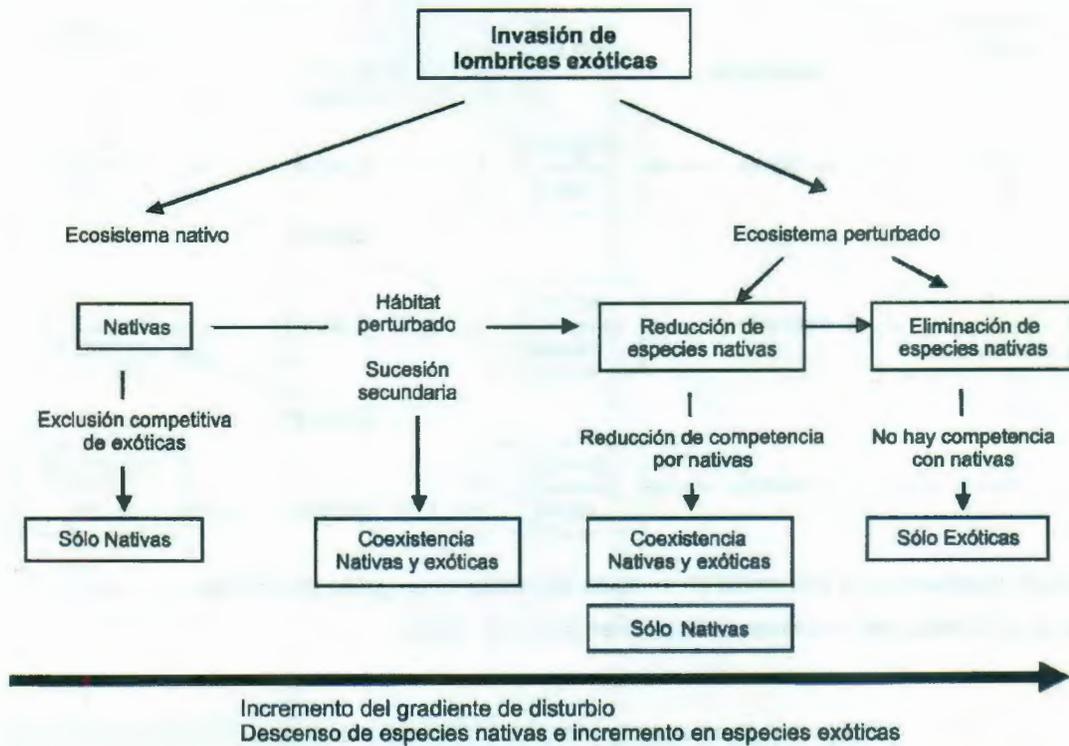


Figura 2. Ilustración del modelo de rutas por las cuales la lombrices de tierra exóticas afectan a las especies nativas en ecosistemas sin perturbación y perturbados (González *et al.*, 2006).

La variación estacional de las lluvias en las selvas tropicales secas, crea diferencias en los patrones de sucesión comparado con las selvas tropicales húmedas. Debido a que el estudio se desarrollo en selvas tropicales secas, únicamente nos enfocaremos en este ecosistema. Las selvas tropicales secas, en un número importante se caracterizan por presentar suelos ricos en materia orgánica y pobres en nutrientes (nitrógeno y fósforo disponible), cuya variación depende de la disponibilidad de agua, calidad del mantillo y el tipo de descomposición (Ceccon *et al.*, 2006; Giardia *et al.*, 2000).

La regeneración de la vegetación durante la sucesión secundaria es muy común en trópico seco, debido a una estructura y composición florísticamente simple, con un número de estados serales reducido, que le confieren un rápido potencial de recuperación y madurez (Murphy y Lugo 1986 citados por Kennard, 2002).

En general, la sucesión natural en áreas perturbadas por actividades humanas promueve la recuperación de la estructura y composición de la vegetación, proceso que favorece cambios graduales en las condiciones edáficas y en el microclima (Quesada *et al.*, 2009; Breugel *et al.*, 2006;). Estos cambios promueven la reducción en la apertura del dosel y la temperatura del suelo, así como un incremento en el contenido de humedad, hojarasca, capacidad de intercambio catiónico y nutrientes en el suelo (C, N y P).

En cuanto a las comunidades de lombrices de tierra, se ha demostrado que el proceso de sucesión secundaria puede revertir el efecto causado por la deforestación en las prácticas agrícolas, las cuales por lo general eliminan o reducen a las lombrices de tierra nativas (Sánchez de León *et al.*, 2003; Fragoso *et al.*, 1999b; Zou y González, 1997; González *et al.*, 1996), favoreciendo la introducción, establecimiento y dispersión de lombrices de tierra exóticas (González *et al.*, 2006; Hendrix *et al.*, 2006; Edward y Bohlen, 1996).

La respuesta de las lombrices de tierra a los factores del ambiente son variables, exhibiendo patrones irregulares y transitorios en su distribución y abundancia que dependen principalmente de la historia de manejo (intensidad y frecuencia del disturbio) (Sánchez de León y Zou, 2004; Fragoso *et al.*, 1999a), por lo general se encuentra una mayor densidad de lombrices de tierra y las comunidades son más diversas en donde hay mayor humedad y riqueza de nutrientes (Edwards y Bohlen, 1996), características que se recuperan en edades avanzadas de sucesión.

## **PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN Y PREDICCIONES**

### **Preguntas de investigación**

1. ¿Cómo varía la composición, estructura (densidad, biomasa, distribución vertical) y diversidad alfa de las comunidades de lombrices de tierra a lo largo de un gradiente de sucesión de la vegetación en una selva mediana subcaducifolia, sujeta a disturbio por agricultura de roza, tumba y quema?
2. ¿Cuál es la relación entre la composición y estructura de las comunidades de lombrices de tierra y las características del ambiente a lo largo del gradiente?

### **Predicciones**

**Premisa 1.** Los trópicos se caracterizan por presentar altas tasas de descomposición de la hojarasca (Lee, 1985), lo cual favorece la presencia de especies de lombrices de tierra endógenas, debido a que éstas se alimentan de y viven en el suelo (Lavelle y Spain, 2001). Por lo tanto, se predice que:

*P1: En todas las categorías de sucesión dominarán las lombrices de tierra endógenas.*

**Premisa 2.** Las selvas tropicales secas en México se caracterizan por presentar una baja riqueza de especies en un rango de una a cuatro ( $n=7$ ) (Fragoso, 2001). De acuerdo a esto la segunda predicción establece que:

*P2: En las categorías de sucesión avanzada las comunidades de lombrices de tierra estarán integradas por no más de cuatro especies.*

**Premisa 3.** La deforestación causada por las prácticas agrícolas, a menudo reduce o elimina las poblaciones de especies de lombrices de tierra nativas que no son capaces de tolerar los cambios en el suelo; favoreciendo la invasión, el establecimiento y la dominancia de un número reducido de especies de lombrices de tierra exóticas (Fragoso *et al.*, 1999b; Zou y González, 1997; González *et al.*, 1996; Fragoso y Lavelle, 1992). En contraste, el proceso de sucesión secundaria promueve la recuperación gradual en las condiciones edáficas y en el microclima, lo cual favorece la recuperación de la composición de especies y la estructura de las comunidades de lombrices de tierra nativas (González *et al.*, 2008). De acuerdo a esto se predice que:

*P3: Las comunidades de lombrices de tierra en milpas estarán integradas por un número reducido de especies exóticas.*

*P4: Las comunidades de lombrices de tierra en las categorías de sucesión avanzadas estarán integradas por la mayor cantidad de especies nativas.*

*P5: La riqueza de especie, densidad y biomasa de las comunidades de lombrices de tierra aumentarán con un incremento en la edad de sucesión.*

**Premisa 4.** En ecosistemas estacionales la actividad de las lombrices de tierra se restringe a la época de lluvias, y generalmente se lleva a cabo en los primeros centímetros del suelo donde los niveles de materia orgánica son más altos (Jiménez *et al.*, 2007). Por lo tanto, se predice que:

*P6: En todas las categorías de sucesión se espera una mayor concentración y biomasa de lombrices de tierra en el estrato 0-10 cm de profundidad en el suelo.*

**Premisa 5.** La respuesta de las lombrices de tierra a los factores del ambiente son variables, pero por lo general hay más lombrices y las comunidades son más diversas en donde hay mayor humedad y riqueza de nutrientes y un pH más neutro (Edwards y Bohlen, 1996). La sucesión natural en áreas perturbadas por actividades humanas, promueve la recuperación de la estructura y composición de la vegetación, proceso que promueve cambios graduales en las condiciones edáficas (incremento en la fertilidad) y en el microclima (aumento en la humedad y reducción en la temperatura del suelo favorecidos por el incremento en la altura y la cobertura de la vegetación) (Quesada *et al.*, 2009; Breugel *et al.*, 2006). Por lo que se predice que a medida que la edad de sucesión avanza habrá:

*P7: Una asociación significativa entre la composición de la comunidad de lombrices y el contenido de hojarasca, la disponibilidad de nutrientes (N, C, P y la relación C:N), la CIC y el contenido de humedad en el suelo.*

*P8: Una asociación significativa entre la composición de la comunidad de lombrices y la apertura del dosel, la temperatura y la acidez del suelo.*

## OBJETIVOS Y ESTRATEGÍA DE INVESTIGACIÓN

### Objetivo general

Evaluar los cambios en la composición (taxonómica, funcional y de origen biogeográfico), estructura (densidad, biomasa y distribución vertical) y diversidad alfa de las comunidades de lombrices de tierra en un gradiente de sucesión producto de la agricultura de roza, tumba y quema en selvas medianas subcaducifolias en Yucatán.

### Objetivos específicos

1. Describir y comparar en cada categoría de edad de sucesión los cambios en la apertura del dosel, y en las siguientes variables edáficas: temperatura, humedad, contenido de hojarasca, textura, pH, carbono y nitrógeno total, relación C:N, fósforo disponible y capacidad de intercambio catiónico.
2. Caracterizar las comunidades de lombrices de tierra en cada categoría de sucesión con base en los criterios de identidad taxonómica, origen biogeográfico (nativas-exóticas) y la categoría ecológica (epigeas, anécicas y endogeas).
3. Caracterizar y comparar las comunidades de lombrices en cada categoría de sucesión en términos de su diversidad, densidad, biomasa y distribución vertical en el suelo (hojarasca, 0–10 cm y 10–20 cm de profundidad).
4. Analizar la asociación entre la composición de las comunidades de lombrices de tierra y la edad sucesional, así como algunas variables microambientales y edáficas, determinando cuáles de estas ejercen mayor influencia la variación en la composición de las comunidades de lombrices de tierra.

### Estrategia de investigación

Para poner a prueba las predicciones planteadas se estableció un gradiente de sucesión, integrado por cuatro categorías: milpas, vegetación secundaria de 3 años y selvas secundarias de 20 y 50 años. El gradiente de sucesión es el resultado del esquema de manejo de la milpa en Yucatán, que alterna el sistema de roza, tumba y quema con periodos de barbechos. En total se seleccionaron 16 sitios (cuatro repeticiones por categoría de sucesión). Las características de los sitios se presentan en el ANEXO 1, mientras que los criterios de selección utilizados para la elección de éstos, se detallan en el apartado de materiales y métodos dentro del segundo capítulo.

### BIBLIOGRAFÍA

- Barois, I., P. Lavelle, M. Brussard, J. Tondoh, Ma. Martínez, J. Pierre, K. Bikram, A. Angeles, C. Fragoso, J. Jiménez, T. Decaëns, C. Lattaud, J. Kanyunyoj, E. Blanchart, L. Chapuis, G. Brown y A. Moreno (1999). Ecology of Earthworm Species with Large Environmental Tolerante and/or Extended Distributions, en: Earthworm Management in Tropical Agroecosystems, Lavelle, P., L. Brussaard y P. Hendrix (eds). CAB International. pp. 57-85.
- Bhadoria T. y K. G. Saxena (2010). Role of Earthworms in Soil Fertility Maintenance through the Production of Biogenic Structures. Applied and Environmental Soil Science, 1-7, doi:10.1155/2010/816073 (on line).
- Blakemore, R. J. y N. Kaneko (2006). Alien Earthworms in the Asia/Pacific Region with a Checklist of Species and the First Records of *Eukerria saltensis* (Oligochaeta: Ocnerodrilidae) and *Eiseniella tetraedra* (Lumbricidae) from Japan, and *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae) from Okinawa, en: Assessment and Control of Biological Invasion Risks, Koike, F., M. N. Clout, M. Kawamichi, M. De Poorter y K. Iwatsuki (eds). Shoukadoh Book Sellers, Kyoto, Japan and IUCN, Gland, Switzerland. pp. 173-181.

## Capítulo I

---

- Breugel, M., M. Martínez-Ramos y F. Borgers (2006). Community Dynamics During Early Secondary Succession in Mexican Tropical Rain Forests. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 663-674.
- Brown, G., C. Fragoso, I. Barois, P. Rojas, J. C. Patron, J. Bueno, A. G. Moreno, P. Lavelle y V. Ordaz (2001). Diversidad y rol funcional de la macrofauna edáfica en los ecosistemas tropicales mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana*, Número especial, 79-110.
- Brown, G. G., B. K. Senapati, B. Pashanasi, C. Villenave, J. C. Patrón, P. Lavelle, I. Barois y R. J. Blakemore (2007). Earthworms Stimulate Plant Production, en: *Minhocas na América Latina: biodiversidade e ecologia*, Brown G. G. y C. Fragoso (eds). EMBRAPA Soja, Brasil. pp. 155-173.
- Ceccon E. Huante, P. y E. Rincón. (2006). Abiotic Factors Influencing Tropical Dry Forests Regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49, 305-312.
- Edwards, C. A. y P. J. Bohlen (1996). *Biology and Ecology of Earthworms*. Chapman and Hall, London. 426 p.
- Finegan, B. (1992). The Management Potential of Neotropical Secondary Lowland Rain Forest. *Forest Ecology and Management*, 47, 295-321.
- Finegan, B. (1996). Pattern and Process in Neotropical Secondary Rain Forests: the First Hundred Years of Succession. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 119-124.
- Fragoso, C. (1992). Las lombrices terrestres de la Selva Lacandona, Ecología y Potencial Práctico, en: *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su uso*, Vásquez, M. A. y M. A. Ramos (eds). *Publicación Especial Ecósfera*, 1, 101-118.
- Fragoso, C. (2001). Las lombrices de tierra de México (Annelida, Oligochaeta): diversidad, ecología y manejo. *Acta Zoológica Mexicana*, número especial, 131-171.
- Fragoso, C. (2007). Diversidad y patrones biogeográficos de las lombrices de tierra de México (Oligochaeta, Annelida), en: *Minhocas na América Latina: Biodiversidade e*

- Ecologia, Brown, G. y C. Fragoso (eds). EMBRAPA Soja, Brasil. pp. 107-124.
- Fragoso, C. y P. Lavelle (1992). Earthworm Communities of Tropical Rain Forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 24, 1397-408.
- Fragoso, C. G. Brown, J. C. Patrón, E. Blanchart, P. Lavelle, B. Pashanasi, B. Senapati y T. Kumar (1997). Agricultural Intensification, Soil Biodiversity and Agroecosystem Function in the Tropics: the Role of Earthworms. *Applied Soil Ecology*, 6, 17-35.
- Fragoso, C., J. Kanyunyo, A. Moreno, B. Senapati, E. Blanchart y C. Rodríguez (1999a). Survey of Tropical Earthworms: Taxonomy, Biogeography and Environmental Plasticity, en: *Earthworm Management in Tropical Agroecosystems*, Lavelle, P., L. Brussaard y P. Hendrix (eds). CAB International. pp. 1-26.
- Fragoso C., P. Lavelle, E. Blanchart, B. K. Senapati, J. J. Jiménez, Ma. Martínez, T. Decaéns y J. Tondoh (1999b). Earthworm Communities of Tropical Agroecosystems: Origen, Structure and Influence of Management Practices, en: *Earthworm Management in Tropical Agroecosystems*, Lavelle, P., L. Brussaard y P. Hendrix (eds). CAB International. pp. 27-55.
- Fragoso, C., P. Reyes-Castillo y P. Rojas (2001). La importancia de la biota edáfica en México. *Acta Zoológica Mexicana*, número especial, 1-10.
- García, M. (2005). La comunidad de macroinvertebrados edáficos en sistemas agropecuarios en condiciones de karst reciente y selva baja caducifolia en Yucatán. Tesis de Licenciatura. Departamento de Ecología. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Autónoma de Yucatán. 79 p.
- García, M. R. y V. Solano (2005). Cría de la lombriz de tierra. Una alternativa ecológica rentable. Fundación Hogares Juveniles Campesinos, San Pablo, Colombia. 192 p.
- Gates, G. E. (1977). Studies on the Caves and Cave Fauna of the Yucatan Península. *Bulletin of the Association for Mexican Cave Studies*, 6, 1-4.

## Capítulo I

---

- Giardia C. P., Jr. Sanford y I. C. Døckersmith (2000). Changes in Soil Phosphorus Changes in Soil Phosphorus and Nitrogen During Slash-and-Burn Clearing of a Dry Tropical Forest. *Soil Science Society of America Journal*, 64, 399-405.
- Giller, K., M. Beare, P. Lavelle, M. Izac y M. Swift (1997). Agricultural Intensification, Soil Biodiversity and Agroecosystem Function. *Applied Soil Ecology*, 6, 3-16.
- González, G., X. Zou, y S. Borges (1996). Earthworm Abundance and Species Composition in Abandoned Tropical Croplands: Comparisons of Tree Plantations and Secondary Forests. *Pedobiologia*, 40, 385-391.
- González, G., C. Huang, X. Zou, y C. Rodríguez (2006). Earthworm Invasions in the Tropics. *Biological Invasions*, 8, 1247-1256.
- González, G., C. Huang, y S. Chuang (2008). Earthworms and Post-Agricultural Succession, en: *Post-Agricultural Succession in the Neotropics*, Myster, R. W. (ed). Springer Science, New York. pp. 115-137.
- Hendrix, P. F. y P. J. Bohlen (2002). Exotic Earthworm Invasions in North America: Ecological and Policy Implications. *Bioscience*, 52, 801-811.
- Hendrix, P., G. Baker, M. Callahan, F. Damoff, C. Fragoso, G. González, S. James, S. Lachnicht, T. Winsome y X. Zou (2006). Invasion of Exotic Earthworms in Ecosystems Inhabited by Native Earthworms. *Biological Invasions*, 8, 1287-1300.
- Huang, C., G. González y P. F. Hendrix (2006). The Re-colonization Ability of a Native Earthworm, *Estherella* sp., in Forests and Pastures in Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science*, 42, 386-396.
- James, S. W. (2004). Planetary Processes and Their Interactions with Earthworm Distributions and Ecology, en: *Earthworm Ecology*, Edwards C. A. (ed). St. Lucie Press, Boca Raton. pp. 54-62.
- Jiménez, J., T. Decaëns, L. Mariani y P. Lavelle (2007). Biología y ecología de las lombrices de tierra de las sabanas neotropicales de Colombia, en: *Minhocas na*

América Latina: Biodiversidade e Ecologia, Brown, G. y C. Fragoso (eds).  
EMBRAPA Soja, Brasil. 155-173 pp.

Jones C. G., J. H. Lawton y M. Shachak (1994). Organisms as Ecosystem Engineers.  
*Oikos*, 69, 373-386.

Kennard, D. K. (2002). Secondary Forest Succession in a Tropical Dry Forest: Patterns of  
Development Across a 50-year Chronosequence in Lowland Bolivia. *Journal of  
Tropical Ecology*, 18, 53-66.

Lavelle, P. y A. Spain (2001). *Soil Ecology*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands. 654  
p.

Lavelle, P., I. Barois, I. Cruz, C. Fragoso, A. Hernandez, A. Pineda y P. Rangel (1987).  
Adaptative Strategies of *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta),  
a Peregrine Geophagous Earthworm of the Humid Tropics. *Biology and Fertility of  
Soils*, 5, 188-94.

Lavelle, P., Dangerfield, M., Fragoso, C., Eschenbrenner, V., López, D., Pashanasi, B.  
and L. Brussaard (1994). The Relation between Soil Macrofauna and Tropical Soil  
Fertility, en: *The Biological Management of Tropical Soil Fertility*, Woormer P. L. y  
M. J. Seift (eds). TSBF. Wiley-Sayce Publication. pp. 137-169.

Lavelle, P., I. Barois, E. Blanchart, G. Brown, L. Brussaard, T. Decaëns, C. Fragoso, J.  
Jiménez, K. Kajondo, Ma. Martínez, A. Moreno, B. Pashanasi, B. Senapati y C.  
Villanueva (1998). Las lombrices como recurso en los agroecosistemas tropicales.  
*Naturaleza y sus recursos*. UNESCO, 34, 28-44.

Lee, K. (1983). Earthworm of Tropical Regions: some Aspects of their Ecology and  
Relationships with Soils, en: *Earthworm Ecology*, Satchell, J. E. (ed). Chapman  
and Hall, London. pp. 179-193.

Lee, K. (1985). *Earthworms their Ecology and Relationships with Soils and Land Use*.  
Academic Press, Australia. 411 p.

- Machado, A., A. Brescovit, O. Mielke, M. Casagrande, A. Silveira, F. Ohlweiler, D. Zeppelini, M. De Maria y A. Wieloch (2008). Panorama Geral dos Invertebrados Terrestres Ameaçados de Extinção, en: Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção, Barbosa, A., G. Moreira y A. Pereira (eds). Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Biodiversidade e Florestas Departamento de Conservação da Biodiversidade, Brasília. pp. 302-494.
- McDonald, D. W. (1983). Predation on Earthworms by Terrestrial Vertebrates, en: Earthworm Ecology, Satchell, J. E. (ed). Chapman and Hall, London. pp. 393-414.
- Omodeo, P. (2000). Evolution and Biogeography of Megadriles (Annelida, Clitellata). Italian Journal of Zoology, 67, 179-201.
- Paoletti, M. G. (1999). The Role of Earthworms for Assessment of Sustainability and as Bioindicators. Agriculture, Ecosystems and Environment, 74, 137-155.
- Pickford, E. (1938). Earthworms in Yucatan Caves. Publications of the Carnegie Institution of Washington, 491, 71-100.
- Quesada M., A. Sánchez-Azofeifa, M. Alvarez-Aroñe M., M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezariza-Mikel, D. Lawrence, L. Cerdeira, J. Powers, F. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago y G. Sánchez-Montoya (2009). Succession and Management of Tropical Dry Forests in the Americas: Review and New Perspectives. Forest Ecology and Management, 258, 1014-12024.
- Rodríguez, C., S. Borges, Ma. Martínez, C. Fragoso, S. James y G. González (2007). Biodiversidad y ecología de las lombrices de tierra en las islas caribeñas, en: Minhocas na América Latina: biodiversidade e ecologia, Brown, G. G. y C. Fragoso (eds). Embrapa Soja, Brasil. pp. 79-98.
- Römbke, J., P. Schmidt y H. Höfer (2009). The Earthworm Fauna of Regenerating Forests and Anthropogenic Habitats in the Coastal Region of Paraná. Pesquisa Agropecuária Brasileira, 44, 1040-1049.
- Sánchez de León, Y., X. Zou, S. Borges y H. Ruan (2003). Recovery of Native Earthworms in Abandoned Tropical Pastures. Conservation Biology, 17, 999-1006.

- Sánchez-de León, Y. y X. Zou (2004). Plant Influences on Native and Exotic Earthworms During Secondary Succession in Old Tropical Pastures. *Pedobiologia*, 48, 215-226.
- Turbé, A., De Toni, A., Benito, P., Lavelle, P., Lavelle, P., Ruiz, N., Van der Putten, W., Labouze, E. y S. Mudgal (2010). *Soil Biodiversity: Functions, Threats and Tools for Policy Makers*. Bio Intelligence Service, IRD, and NIOO, Report for European Commission (DG Environment). 250 p.
- Zou, X. y G. González (1997). Changes in Earthworm Density and Community Structure During Secondary Succession in Abandoned Tropical Pastures. *Soil Biology and Biochemistry*, 29, 621-629.

## COMPOSICIÓN, ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD ALFA DE LAS COMUNIDADES DE LOMBRICES DE TIERRA (ANNELIDA: OLIGOCHAETA) EN UN GRADIENTE DE SUCESIÓN SECUNDARIA EN SELVAS MEDIANAS SUBCADUCIFOLIAS

### INTRODUCCIÓN

Las lombrices de tierra de las selvas tropicales constituyen el componente más importante de la fauna edáfica, por su aporte a la biomasa total de los macroinvertebrados edáficos (invertebrados con un diámetro mayor a 2 mm) (Lavelle *et al.*, 1998, 1994; Fragoso y Lavelle 1992; Lee, 1985). Este patrón fue confirmado para México por Brown y colaboradores (2001), quienes determinaron que las lombrices de tierra constituyen el 58% de la biomasa total de los macroinvertebrados edáficos. Las lombrices de tierra son consideradas especies clave en los procesos edáficos (Fragoso *et al.*, 2001), dado que inciden en la estructura física y química del suelo, promueven la aireación (bioporos) y la formación de macroagregados estables (que conservan C), e influyen en la descomposición de la materia orgánica y la mineralización de nutrientes (Lavelle y Spain, 2001; Lavelle *et al.*, 1997).

Las selvas tropicales son reconocidas por su diversidad biológica y el papel que juegan en la provisión de servicios ecosistémicos elementales para el bienestar humano (De Groot *et al.*, 2002). En particular, las selvas tropicales secas representan el 42% de la vegetación tropical en el mundo (Murphy y Lugo, 1995 citados por Viera y Scariot, 2006); y son el ecosistema terrestre tropical más amenazado debido a la conversión de estas áreas a tierras agrícolas (Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005; Khurana y Singh 2001; Mooney *et al.*, 1995). En México las selvas tropicales secas tienen una gran importancia tanto en términos de su extensión, como en la riqueza de especies y el número de endemismos que presentan (Becerra y Venable, 2008; Dirzo, 1995), por lo que han sido consideradas como prioritarias para la conservación biológica (CONABIO, 1998). En la Península de Yucatán (PY), la selva seca es el principal tipo de vegetación en el norte y noreste, ocupando el 37% del su territorio (Ceballos y García, 1995). Particularmente, la selva

mediana subcaducifolia es el segundo tipo de vegetación más importante en extensión, cubriendo el 15% de la superficie de la PY (Flores y Espejel, 1994).

El disturbio del hábitat, ejerce un impacto negativo sobre la biodiversidad del suelo, debido a la compactación y a la pérdida de carbono y nutrientes (Chapin *et al.*, 2000; Giller *et al.*, 1997). El proceso de regeneración natural de la vegetación en hábitats perturbados, sin embargo, puede revertir estos cambios por lo que la sucesión secundaria es reconocida como un proceso importante para conservar la biodiversidad en los trópicos (Dunn, 2004; Brown y Lugo, 1990). Además, dada la pérdida tan grave de bosques maduros en todo el planeta (WRI, 1997) es urgente comprender los procesos ecológicos en las selvas secundarias, las cuales son de vital importancia para la conservación de los procesos a nivel de ecosistemas. El manejo óptimo de las selvas y el establecimiento de programas de restauración viables dependen del conocimiento integral que se tenga sobre estos ecosistemas.

Aunque la recuperación de las selvas secundarias ha sido estudiada en los trópicos (Quesada *et al.*, 2009; Chazdon *et al.*, 2007), poca atención ha sido puesta en la recuperación de la fauna del suelo, particularmente de los invertebrados del suelo (Mathieu *et al.*, 2005; Sánchez de León *et al.*, 2003). El conocimiento y conservación de la fauna del suelo, en particular las lombrices de tierra, organismos de mayor biomasa en el suelo, son indiscutiblemente importantes por todas las funciones ecosistémicas que desempeñan.

La deforestación causada por las prácticas agrícolas, a menudo reduce la abundancia de lombrices de tierra nativas e incrementa la abundancia de las lombrices de tierra exóticas (Fragoso *et al.*, 1999b; Zou y González, 1997; González *et al.*, 1996). La mayoría de las lombrices de tierra nativas no pueden tolerar cambios en el suelo causados por las prácticas agrícolas, las cuales conducen a la dominancia de unas pocas especies exóticas (Fragoso *et al.*, 1999b; Edward y Bohlen, 1996; Fragoso y Lavelle, 1992). La invasión o el incremento en la abundancia de las especies exóticas pueden causar efectos negativos en las propiedades del suelo (Chauvel *et al.*, 1999 citado por Sánchez de León *et al.*, 2003) y en las funciones del ecosistema, como el ciclo de nitrógeno y carbono (Groffman y Bohlen, 1999).

En la PY existen escasos remanentes de selvas que no han sido alterados en la cobertura y estructura forestal, como resultado del uso histórico de los suelos durante los periodos Maya, Post-Maya, Colonial y Moderno (Turner *et al.*, 2001). En las zonas rurales de la PY las principales causas de pérdida de cobertura vegetal están asociadas al establecimiento de pastizales para ganadería, áreas agrícolas y al crecimiento urbano (Reyes *et al.*, 2003; Turner *et al.*, 2001). Dentro de las áreas agrícolas, el sistema tradicional de agricultura migratoria, conocida localmente como milpa o *kol* en lengua maya y que se basa en la roza, tumba y quema (RTQ), forma parte de la estrategia de manejo de los recursos naturales de muchas comunidades indígenas y campesinas de la PY desde hace muchos siglos (Pool y Hernández, 1995). El sistema de RTQ está particularmente asociado a los suelos calcimórficos y pedregosos en la PY (Levy y Hernández, 1992). Sin embargo, las presiones socioculturales (emigración), económicas (políticas públicas agrícolas y apertura comercial) y ambientales (lluvias erráticas), han obligado que el sistema agrícola milpero se haya ido diversificando (Moya *et al.*, 2003). En la comunidad de Yohuayán en el municipio de Oxcutzcab, por ejemplo, Moya *et al.* (2003) encontraron cinco variantes de la milpa que van desde la forma más tradicional (*chacben* o milpa de roza-tumba-quema recién abierta) hasta versiones modernizadas, no ambulantes («arado») e incluso ecológicas e intensivas («labranza-mínima»).

La milpa ha generado un mosaico de parches en constante cambio entre cultivos y sitios de vegetación con diferentes edades de sucesión secundaria (Klepeis y Vance, 2003; Lawrence y Foster, 2002; Giller *et al.*, 1997). Lo anterior provee la oportunidad de estudiar los cambios en las comunidades de lombrices de tierra durante la sucesión de milpas abandonadas. Por lo que se planteó el objetivo de evaluar los cambios en la estructura, diversidad y composición de las comunidades de lombrices de tierra a lo largo de un gradiente de sucesión de milpas abandonadas en selvas medianas subcaducifolias en Yucatán.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

*Localización geográfica.* El área de estudio se localiza en la parte norte-central de la Península de Yucatán dentro los meridianos 89°36' y 89°31' y los paralelos 20°08' y 20°04'; comprende las localidades de Xkobehtún y Santa Rita aledañas a la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic en el municipio Oxkutzcab (Figura 3).

*Geomorfología.* El área de estudio se ubica al interior del sistema carso-tectónico de lomeríos de elevaciones bajas menores de 200 msnm y planicies interiores (Bautista *et al.*, 2005a), conocido como Puuc en Maya-Yucateco, perteneciente al miembro Pisté del Eoceno medio en la formación de Chichén Itzá. Esta formación se constituye principalmente de calizas fosilíferas de color amarillento a blanco más o menos masivas y con un alto contenido de yeso (Flores y Espejel, 1994). Los lomeríos se encuentran aislados debido a prolongados periodos de denudación y disolución, con predominio de planicies residuales extendidas que carecen de red hidrográfica; el manto freático se encuentra a grandes profundidades, con un promedio de 82 m (Bautista *et al.*, 2005a).

*Clima.* El clima de la región es cálido subhúmedo (tipo Aw), con lluvias en verano y principios de otoño y una marcada sequía a mediados y fines de la primavera (Köppen modificado por García, 1973). La temperatura media anual es de 26°C; la media del mes más cálido es de 28°C; la media del mes más fresco es de 23°C. La precipitación media anual oscila entre 900 y 1300 mm, con tres temporadas: lluvias (mayo a octubre), en la que dominan los vientos del sureste con influencia ciclónica; nortes (noviembre a enero) caracterizada por vientos provenientes del norte, bajas temperaturas y lluvias esporádicas; y una marcada y calurosa sequía (febrero a mayo).

*Suelos.* En los declives y cerros, los suelos son someros y pedregosos (litosoles y rendzinas) y se distribuyen alternando con afloramientos rocosos. En las partes planas, los suelos son más profundos y libres de piedras y rocas (luvisoles y cambisoles) (Chablé *et al.*, 2004). Las principales características de estos suelos, basadas en la clasificación

INEGI (FAO/UNESCO, 1968 modificado por CETENAL citada por Bautista *et al.*, 2005b) son las siguientes:

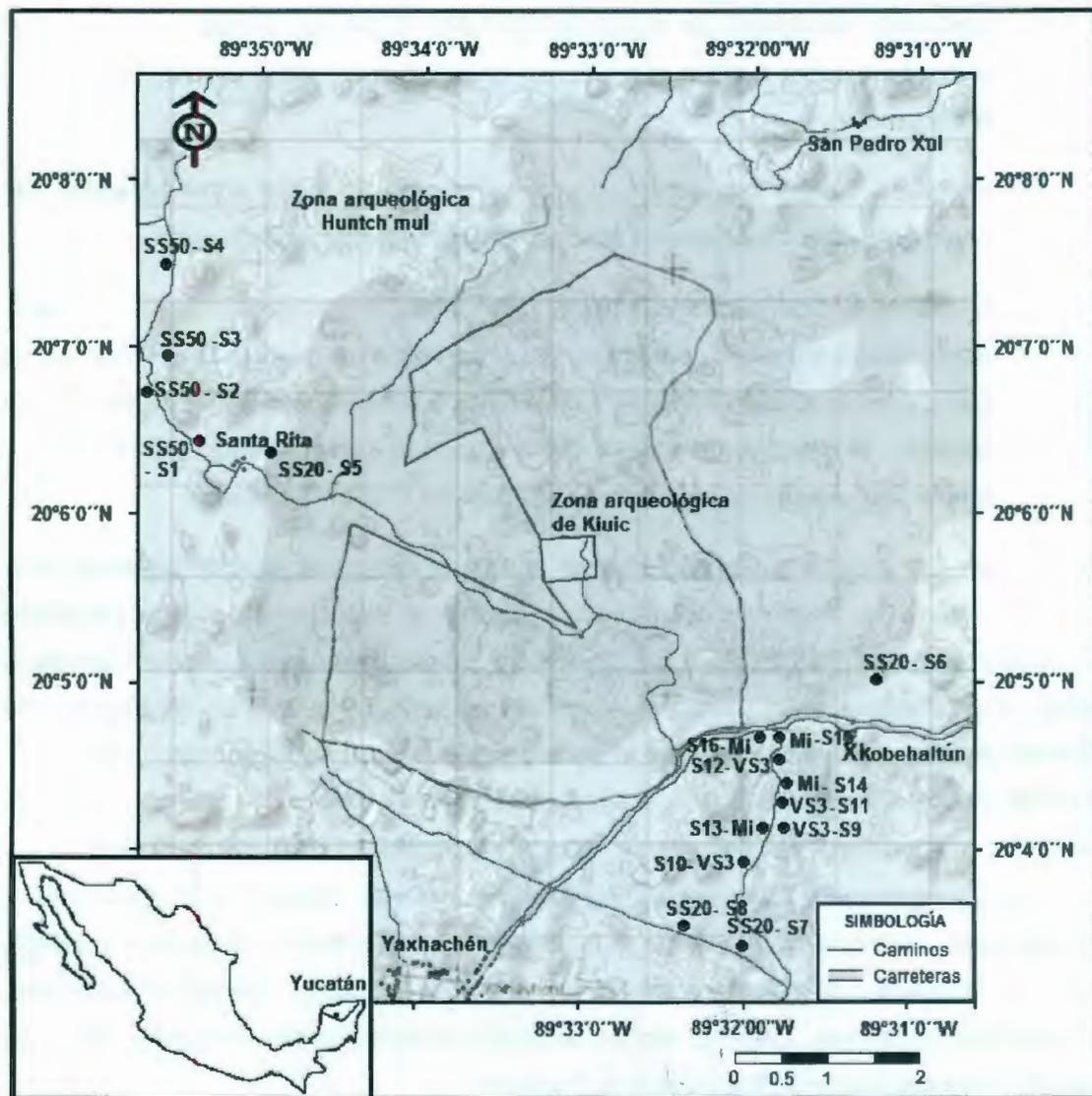


Figura 3. Mapa de México y área conurbada a la Reserva Biocultural Kaxil Kiuc (polígono) en el municipio de Oxcutzcab en Yucatán, mostrando la ubicación de los sitios de estudio. Mi= milpas, VS3= vegetación secundaria de tres años, SS20= selvas secundarias de 20 años y SS50= selvas secundarias de 50 años.

## Capítulo II

---

- 1) Litosoles. Suelos someros, sin desarrollo del perfil, con una profundidad menor a los 10 cm. Están constituidos por gravas, piedras y materiales rocosos.
- 2) Redzinas. Suelos someros (menos de 50 cm de profundidad), con una capa superficial abundante en humus y muy fértil (horizonte mólico) que descansa sobre roca caliza o algún material rico en cal (más de 40%) y generalmente son arcillosos.
- 3) Luvisoles. Suelos que tienen un enriquecimiento de arcilla en el subsuelo, son levemente ácidos y altamente fértiles, son de color rojo a pardo rojizo.
- 4) Cambisoles. Son suelos jóvenes y poco desarrollados pueden presentar ligera acumulación de arcilla, carbonato de calcio, hierro y manganeso. Estos suelos son de moderados a altamente susceptibles a la erosión en ausencia de cubierta vegetal. El grado de pendiente sobre el cual se ubican, condiciona la mayor o menor profundidad de los mismos así como los riesgos de erosión.

*Vegetación.* De acuerdo a Flores y Espejel (1994), el tipo de vegetación presente en el área de estudio es la selva mediana subcaducifolia, la cual forma parte de las selvas tropicales secas en México. Está constituida por árboles cuya estatura promedio oscila entre 10 y 20 metros en el estrato superior; alrededor del 50 al 75% de las especies de árboles pierden sus hojas en la época seca del año (Miranda y Hernández, 1963). Las familias mejor representadas son: Fabaceae, Euphorbiaceae y Rubiaceae. Entre las especies dominantes se encuentran (Flores y Espejel, 1994): *Acacia pennatula*, *Caesalpinia gaumeri*, *Caesalpinia platyloba*, *Lysiloma latisiliquum*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Mimosa bahamensis*, *Cochlospermum vitifolium*, *Guazuma ulmifolia*, *Annona reticulata*, *Gyrocarpus americanus*, *Piscidia piscipula*, *Pithecellobium dulce*, *Pithecellobium albicans*, *Gliricidia sepium*, *Acacia cornigera*, *Bursera simaruba*, *Simaruba glauca*, *Vitex gaumeri* y *Gymnopodium floribundum*.

### **Selección y descripción de los sitios de muestreo**

Los sitios de muestreo corresponden a un gradiente de sucesión resultado del esquema de manejo de la milpa en Yucatán, que alterna el sistema de roza, tumba y quema con periodos de barbecho. Este gradiente de sucesión está integrado por cuatro categorías: milpas, vegetación secundaria de tres años y selvas secundarias de 20 y 50 años. En total se seleccionaron 16 sitios (cuatro repeticiones por categoría de sucesión).

La ubicación de los sitios se realizó utilizando el mapa de uso/cobertura del suelo del municipio de Oxcutzab, así como información generada a partir del proyecto "Planeación sustentable del uso del suelo para maximizar actividades productivas y conservar la diversidad de plantas, aves e insectos en una selva mediana subcaducifolia", Fondo Mixto CONACYT-Gobierno del Estado de Yucatán (108863) bajo la dirección del Dr. José L. Hernández Stefanoni. Además se contó con la valiosa colaboración de los habitantes de la localidad de Xkobehaltún quienes además de proporcionar información sobre la historia de uso del suelo participaron también como guías de campo.

Aunque originalmente se pretendía contar con un control, no fue posible encontrar sitios con vegetación primaria. La selección de los sitios de muestreo se realizó con base en los siguientes criterios:

- 1) *Historia de uso del suelo.* Sitios perturbados por la agricultura de roza, tumba y quema (RTQ). Dentro de cada categoría de sucesión se trató que los sitios tuvieran una historia de manejo lo más similar posible.
- 2) *Topografía.* Sitios planos, dado que los suelos en cerros son muy someros y están asociados a montículos de piedra y laja, lo cual dificulta su muestreo.
- 3) *Tipo de suelo.* Se seleccionó el Cambisol (Kankab), por ser el más abundante en la zona de estudio, además de que su distribución está asociada a sitios planos.
- 4) *Distancia:* los sitios se ubicaron a una distancia mínima de 200 m entre ellos. El anexo 1 contiene la clave de identificación de los sitios, tipo de vegetación, edad y ubicación geográfica.

### Diseño de muestreo

El muestreo se llevó a cabo durante los meses de julio y agosto de 2010, que corresponde a la temporada de lluvia. Durante ésta temporada las comunidades de lombrices de tierra de ecosistemas estacionales, como las selvas medianas subcaducifolias objeto de este estudio, entran en actividad (Jiménez *et al.*, 1999).

En cada sitio se trazó un transecto de 50 m con dirección norte, sobre el cual se ubicaron a cada 10 m de distancia cinco puntos de muestreo. En cada punto se extrajo un monolito para la colecta manual de lombrices. Se tomaron muestras de suelo y se midieron variables microambientales in situ. Tanto la dirección como el trazo del transecto fueron modificados cuando las condiciones del terreno lo requirieron, particularmente la presencia de montículos de piedra y laja. En la figura 4 se ilustra el diseño de muestreo empleado.

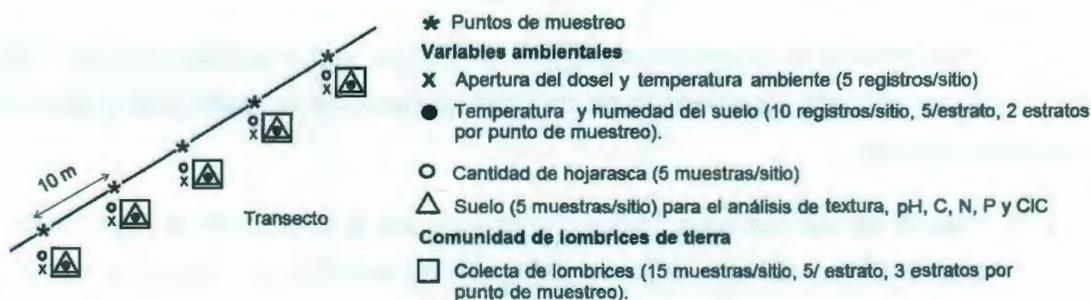
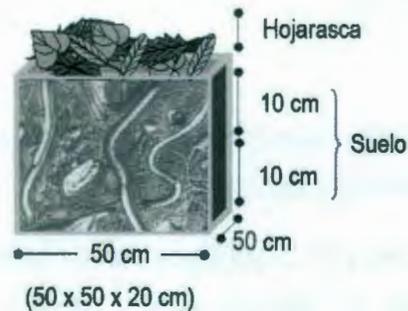


Figura 4. Esquema del muestreo empleado en la colecta de lombrices de tierra y el registro de las variables microambientales.

### Método de colecta, preservación e identificación de las lombrices de tierra

Para la colecta de las lombrices de tierra, se empleó el método recomendado por el programa internacional "Biología y Fertilidad de Suelos Tropicales" (TSBF, por sus siglas en inglés), que consiste en la extracción de columnas de suelo de 25 x 25 x 30 cm, que reciben el nombre de monolitos. Los monolitos son divididos para su revisión en cuatro estratos: Hojarasca, 0-10 cm, 10-20 cm y 20-30 cm (Anderson e Ingram, 1993), lo que

permite contar con información sobre la distribución vertical de los individuos colectados. La extracción del monolito se realiza cavando una zanja alrededor del mismo, con la finalidad de facilitar la separación del suelo en estratos y evitar la migración lateral de algunas lombrices fuera del monolito. Para el caso particular de este estudio, el tamaño de los monolitos fue de 50 x 50 cm de área (que es un tamaño más adecuado para solo muestrear lombrices de tierra) y únicamente se realizó la revisión de la hojarasca y los dos primeros estratos del suelo (Figura 5). Esta decisión se tomó con base en un muestreo preliminar, donde se constató la ausencia de lombrices de tierra por debajo de los 20 cm de profundidad en el suelo. La delimitación de los monolitos se realizó mediante el empleo de un cuadro de tubo PVC de 50 cm por lado. Los monolitos fueron revisados *in situ* para la extracción manual de las lombrices.



**Figura 5.** Se ilustra el monolito que es la unidad base de colecta empleada para la extracción manual de macrofauna del suelo, recomendado por el programa internacional de Biología y Fertilidad de Suelos Tropicales (Anderson e Ingram, 1993).

Las lombrices colectadas fueron lavadas en agua, fijadas y conservadas en formol al 4% (Moreno, 2002) y posteriormente identificadas a nivel de especie bajo la asesoría del Dr. Carlos Fragoso González del Instituto de Ecología A. C. (INECOL). Las especies fueron clasificadas según su origen (nativas o exóticas) y categoría ecológica (epigea, anécica o endogea) (Lavelle *et al.*, 1994; Blakemore, 2006). Los criterios utilizados para esta caracterización fueron la profundidad a la que se encontraron y la información publicada en la literatura.

La revisión y separación del material se realizó con el empleo de un microscopio estereoscópico, cuantificando para cada especie el número y peso de los ejemplares fijados en formol (el peso en formol es en promedio un 15% menor que su peso vivo (Jiménez *et al.*, 2007); estos datos se extrapolaron a un metro cuadrado para obtener los valores de densidad (individuos  $m^{-2}$ ) y biomasa ( $g m^{-2}$ ). El peso se registró con el empleo una balanza digital OHAUS Serie YJ. Todos los ejemplares colectados fueron depositados en la Colección Oligochaeta (IEOL) del Instituto de Ecología, Xalapa, México (INECOL).

### Evaluación de las características del microambiente

Las variables evaluadas para describir las condiciones del ambiente en cada sitio se agruparon de la siguiente forma:

#### 1. Microclima.

- a) *Apertura del dosel (%)*. Registrada desde cada monolito en forma directa con el empleo de un densímetro esférico cóncavo.
- b) *Temperatura del suelo ( $^{\circ}C$ )*: Registrada con un sensor de temperatura Termopar OAKTON tipo T en los estratos 0-10 y 10-20 cm de profundidad de cada monolito.
- c) *Contenido de humedad del suelo ( $m^3 .m^{-3}$ )*. El contenido de humedad en el suelo se midió con un sensor de humedad Theta Probe tipo ML2x Delta-T Devic, registrando dos mediciones por monolito, una por cada estrato de profundidad en el suelo (0-10 y 10-20 cm).

Los registros de humedad y temperatura del estrato 0-10 cm, se realizaron antes de colectar la hojarasca, mientras que para el estrato 10-20 estos datos se tomaron inmediatamente después de remover el estrato superior.

2. *Cantidad de hojarasca ( $g m^{-2}$ )*. Considerando hojarasca como todo material orgánico sobre el suelo mineral. Ésta se colectó manualmente sobre la superficie de cada monolito ( $0.25 m^2$  de área) y se secó en estufa a  $70^{\circ}C$  hasta alcanzar un peso constante. El peso

se obtuvo mediante una balanza granataria de triple brazo OHAUS sensibilidad de 0.1 g. La biomasa es expresada como gramos de peso seco por m<sup>2</sup>.

3. *Propiedades físicoquímicas del suelo.* En cada monolito se tomó una muestra de suelo en el estrato 0-10 cm de profundidad de aproximadamente 300 g (n=80). Posteriormente las muestras de suelo se secaron en una estufa a 70°C hasta alcanzar un peso constante (Fragoso *et al.*, 1993) y se tamizaron con una malla de 2 mm. Una cantidad de aproximadamente 100 g de cada muestra de suelo seco y tamizado fue enviada para su análisis al Laboratorio de Suelos del Instituto de Ecología A. C. en Xalapa Veracruz, a cargo de la I.Q. Sandra Rocha Ortiz. Los análisis realizados a las muestras fueron los siguientes: pH 1:2 H<sub>2</sub>O, textura por el método de Bouyocous, carbono y nitrógeno total por medio del analizador CN TrusPec marca LECO, fósforo disponible por el método de Olsen y capacidad de intercambio de cationes por acetato de amonio a pH 7.

#### **Análisis de datos**

*Variables microambientales.* Para la comparación a lo largo del gradiente de sucesión de las variables edáficas C, relación C:N, CIC y N se realizaron análisis de varianza (ANOVA) de un factor, empleando pruebas de comparaciones múltiples post hoc DHS de Tukey con un  $\alpha = 0.05$  cuando se detectaron diferencias significativas. Los datos de nitrógeno total no cumplieron con el supuesto de homocedasticidad (Prueba de Leven), por lo que fueron transformados a arcoseno.

Por otro lado, los datos de apertura del dosel, cantidad de hojarasca y P disponible, no lograron ser ajustados mediante transformaciones, por lo que se optó por el empleo de modelos lineales generalizados (GLZ, por sus siglas en inglés) con distribución de probabilidades Gamma y función de enlace Log, así como comparaciones múltiples empleando la corrección de Sidak cuando se detectaron diferencias significativas.

Los datos de temperatura y humedad no cumplieron el supuesto de homocedasticidad, por lo que para analizar la variación entre estratos de profundidad en el suelo, así como entre categorías de sucesión, se emplearon GLZ, anidando los estratos a la categoría de sucesión (diseño de parcelas divididas: "Split-plot"), así como comparaciones múltiples empleando la corrección de Sidak cuando se detectaron diferencias significativas. La

## Capítulo II

---

selección del modelo de distribución de probabilidad al que mejor se ajustaron los datos para llevar a cabo los GLZ, se determinaron por medio del criterio de bondad de ajuste de Akaike (Quinn y Keough, 2002).

En el caso de la comparación de la textura del suelo entre categorías de sucesión, se llevó a cabo un análisis de varianza multivariado (MANOVA) para la comparación de los porcentajes de arena y arcilla que mostraron una correlación inversa entre sí ( $R = -0.902$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 80$ ). Los porcentajes de arena y arcilla fueron transformados con arcoseno para el cumplimiento de los supuestos de normalidad y homocedasticidad.

En cuanto al porcentaje de limo, este no mostró correlación con los porcentajes de arena y arcilla, por lo que no fue incluido en el MANOVA. Los porcentajes de limo no pudieron ser ajustados por medio de transformaciones, por lo que se empleó un GLZ con distribución de probabilidades Gamma y función de enlace Log.

Se realizó un análisis de conglomerados de encadenamiento promedio ponderado y distancia euclídea (weighted average linkage, WPGMA; Di Rienzo *et al.*, 2008) con los valores estandarizados de las variables ambientales empleando el software estadístico InfoStat versión 2008 (Di Rienzo *et al.*, 2008), para corroborar la homogeneidad del ambiente dentro de las replicas de cada categoría sucesional.

*Comunidades de lombrices de tierra.* Para evaluar si el muestreo empleado en este estudio fue representativo de la comunidad de lombrices de tierra y estimar la riqueza específica se empleó el estimador no paramétrico de riqueza Chao2. Se comparó la riqueza de especies observadas y las esperadas por el estimador para determinar el porcentaje de especies colectado para cada edad sucesional muestreada (Soberón y Llorente 1993; Villarreal *et al.*, 2006). El cálculo de los estimadores se realizó con el programa EstimateS Win 7.52 (Colwell, 2000).

Las densidad y biomasa de las comunidades de lombrices de tierra a lo largo del gradiente de sucesión fueron evaluadas empleando un ANOVA de un factor y cuando se detectaron diferencias significativas, se emplearon pruebas de comparaciones múltiples post hoc DHS de Tukey con un  $\alpha = 0.05$ .

El análisis de la distribución vertical, se llevó a cabo únicamente para *B. pearsei*, especie que además de presentar los mayores valores de densidad y biomasa, fue la única que se presentó en los tres estratos evaluados. Para analizar la variación de la densidad y biomasa entre estratos de profundidad en el suelo, así como entre categorías de sucesión, se emplearon GLZ, anidando los estratos a la categoría de sucesión (diseño de parcelas divididas: "Split-plot"), así como comparaciones múltiples empleando la corrección de Sidak cuando se detectaron diferencias significativas. La selección del modelo de distribución de probabilidad al que mejor se ajustaron los datos para llevar a cabo los GLZ, se determinaron por medio del criterio de bondad de ajuste de Akaike (Quinn y Keough, 2002).

Los ANOVA, el MANOVA y las pruebas de sus supuestos, así como los GLZ se realizaron empleando el programa IBM SPSS 19 Statistics.

*Relación entre las variables biológicas y los parámetros del suelo.* Se realizaron Análisis de Componentes Principales (ACP) para explorar la asociación entre la composición de especies de las comunidades de lombrices de tierra en términos de su abundancia y biomasa y las variables microambientales evaluadas, empleando como factor de clasificación el gradiente de sucesión. Adicionalmente, dentro de las variables ambientales se consideró la edad de sucesión como otra característica a considerar en el análisis, donde a milpas se les asignó la edad 0. El ACP se realizó empleando el software estadístico InfoStat, versión 2008 (Di Rienzo *et al.*, 2008).

## RESULTADOS

### Caracterización del microambiente a lo largo del gradiente de sucesión

*Variables microclimáticas.* El porcentaje de apertura del dosel presentó diferencias significativas a lo largo del gradiente de sucesión ( $\chi^2$  de Wald= 51.02, g.l.=3,  $P<0.001$ ); observándose una reducción en la apertura de dosel a medida que la edad de sucesión incrementó (Figura 6A).

## Capítulo II

La temperatura y humedad promedio del suelo variaron significativamente entre categorías de sucesión; sin embargo, no hubieron diferencias significativas al analizar sus valores entre estratos de profundidad en el suelo, ni en la interacción de estos con la categoría de sucesión (Cuadro 2). Dado que la temperatura y la humedad no variaron entre estratos dentro de las categorías de sucesión, en las Figuras 6B y 6C únicamente se representa el estrato 0-10 cm de profundidad como referencia.

En la Figura 6B se observa que la temperatura varió a lo largo del gradiente de sucesión, donde la milpa registró la mayor temperatura promedio 30.77°C, mientras que la SS20 registró los valores promedio más bajos con 26.19°C. La SS20 presentó diferencias significativas con la milpa y la VS3; mientras que la SS50 no presentó diferencias significativas con ninguna categoría de sucesión. En cuanto al contenido de humedad, los valores promedio más altos se registraron en SS20 ( $0.32 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ ) y los más bajos en milpa ( $0.24 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ ), ambas categorías sucesionales presentaron diferencias significativas entre sí y con la VS3 y SS50 (Figura 6C).

**Cuadro 2.** Modelos lineales generalizados asumiendo una distribución gamma con función de enlace Log para el contenido de humedad y la temperatura del suelo\*.

Variable	Factor	Chi <sup>2</sup> de Wald	g.l.	P
Humedad	Categoría	36.493	3	<b>0.0001</b>
	Estrato (Categoría)	7.102	3	0.069
	Estrato	0.025	1	0.875
Temperatura	Categoría	16.813	3	<b>0.0001</b>
	Estrato (Categoría)	0.32	3	0.998
	Estrato	0.261	1	0.610

\*Anidando el estrato de profundidad en el suelo a la categoría de sucesión (diseño de parcelas divididas: "Split-plot").

*Cantidad de hojarasca.* Se observaron diferencias significativas en la cantidad de hojarasca a lo largo del gradiente de sucesión (Chi<sup>2</sup> de Wald= 132.18, g.l.= 3, P<0.0001). Estas diferencias fueron significativas entre la milpa y la vegetación en diferentes edades de sucesión secundaria (Figura 6D).

*Propiedades fisicoquímicas del suelo.* El promedio en el contenido de C, N y la relación C:N se incrementó en función de la edad de sucesión. Las diferencias fueron significativas

tanto en el contenido de Carbono ( $F_{3,76}=34.82$ ,  $P<0.0001$ ; Figura 7A), Nitrógeno ( $F_{3,76}=34.78$ ,  $P<0.0001$ ; Figura 7B) como en la relación C:N ( $F_{3,76}=5.062$ ,  $P<0.001$ ; Figura 7C). El contenido de fósforo disponible fue mayor en milpa, que en edades intermedias de la sucesión, mientras que las selvas de más de 50 años de abandono presentaron valores intermedios ( $\chi^2$  de Wald= 14.73; g.l.= 3, 76;  $P<0.01$ ; Figura 7D).

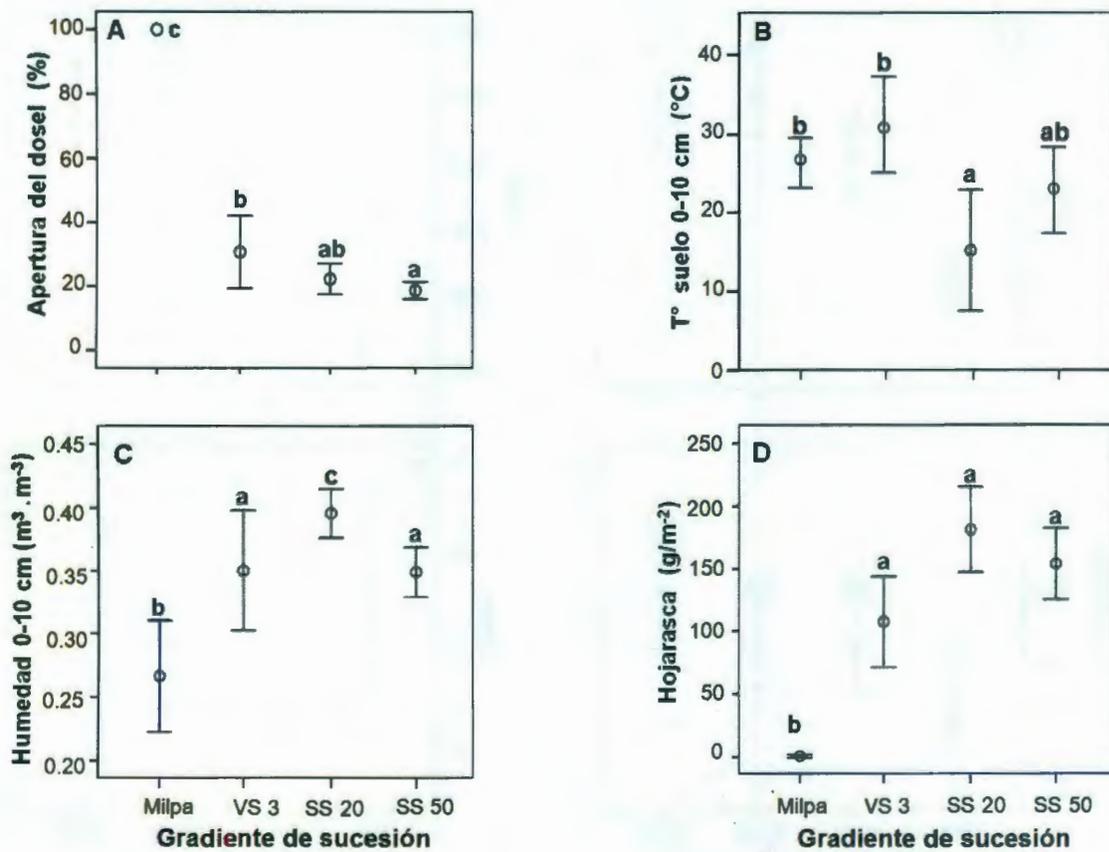
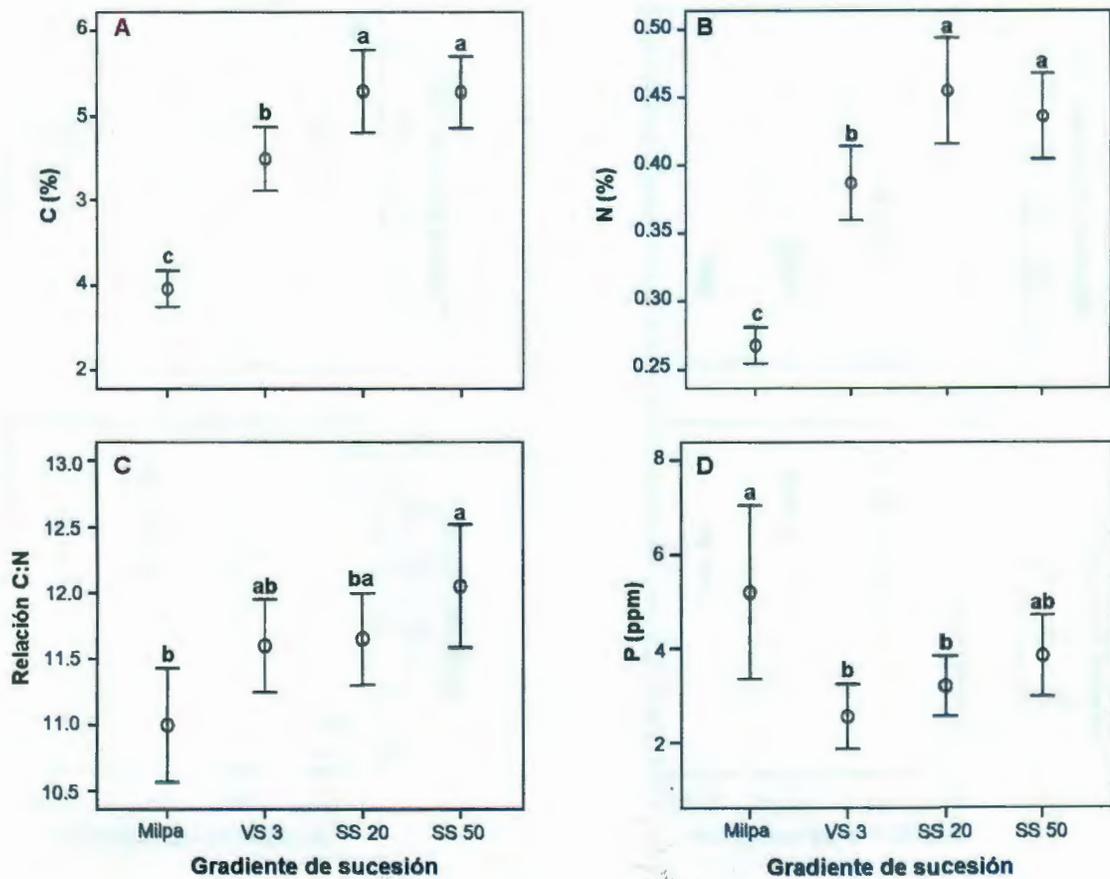


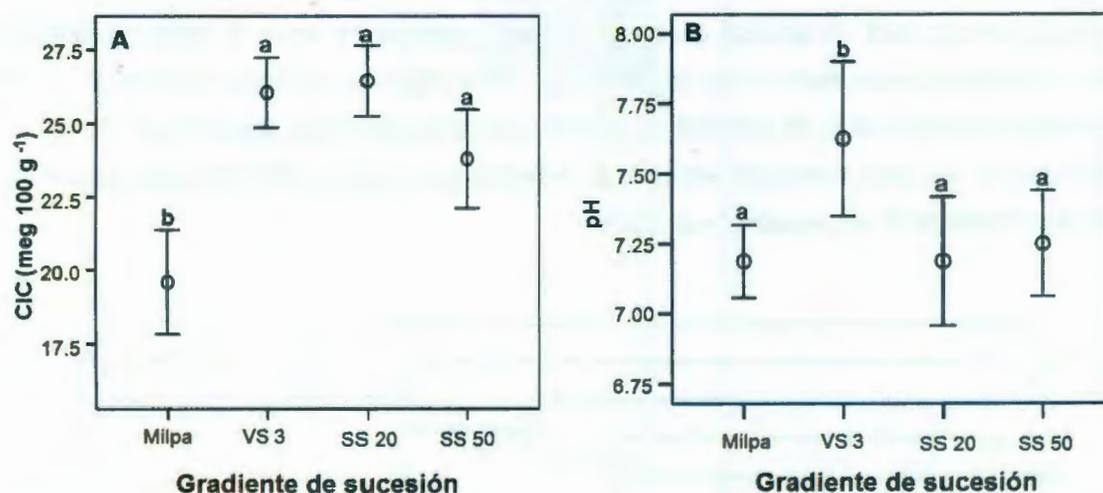
Figura 6. Cambios en: (A) la apertura del dosel, (B) la temperatura del suelo, (C) el contenido de humedad y (D) cantidad de hojarasca a lo largo del gradiente de sucesión. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza al 95% ( $n=80$ , excepto para apertura del dosel con  $n=70$ ). Letras diferentes indican diferencias significativas. VS3= vegetación secundaria con tres años de abandono, SS20= selvas secundarias de 20 años, SS50= selvas secundarias de más de 50 años.

## Capítulo II

La capacidad de intercambio catiónico (CIC) presentó diferencias significativas ( $F_{3,76}=19.738$ ,  $P<0.001$ ), donde los valores más bajos se presentaron en milpas (19.60 meg 100  $g^{-1}$ ), y los más altos en SS20 (26.45 meg 100  $g^{-1}$ ) (Figura 8A). En lo que concierne al pH, se observaron diferencias significativas entre la VS3 y el resto de las categorías de sucesión evaluadas (Figura 8B).



**Figura 7.** Cambios en: (A) el contenido de carbono, (B) nitrógeno total, (B) la relación C:N (C) y fósforo disponible (D) del estrato 0-10, a lo largo del gradiente de sucesión. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza al 95% ( $n=80$ ). Letras diferentes indican diferencias significativas. VS3= vegetación secundaria con tres años de abandono, SS20= selvas secundarias de 20 años, SS50= selvas secundarias de más de 50 años.



**Figura 8.** Cambios en: (A) la capacidad de intercambio catiónico y (B) el pH del suelo a lo largo del gradiente de sucesión. Valores promedio  $\pm$  intervalo de confianza al 95 % (n=80). Letras diferentes indican diferencias significativas. VS3= vegetación secundaria con tres años de abandono, SS20= selvas secundarias de 20 años, SS50= selvas secundarias de más de 50 años.

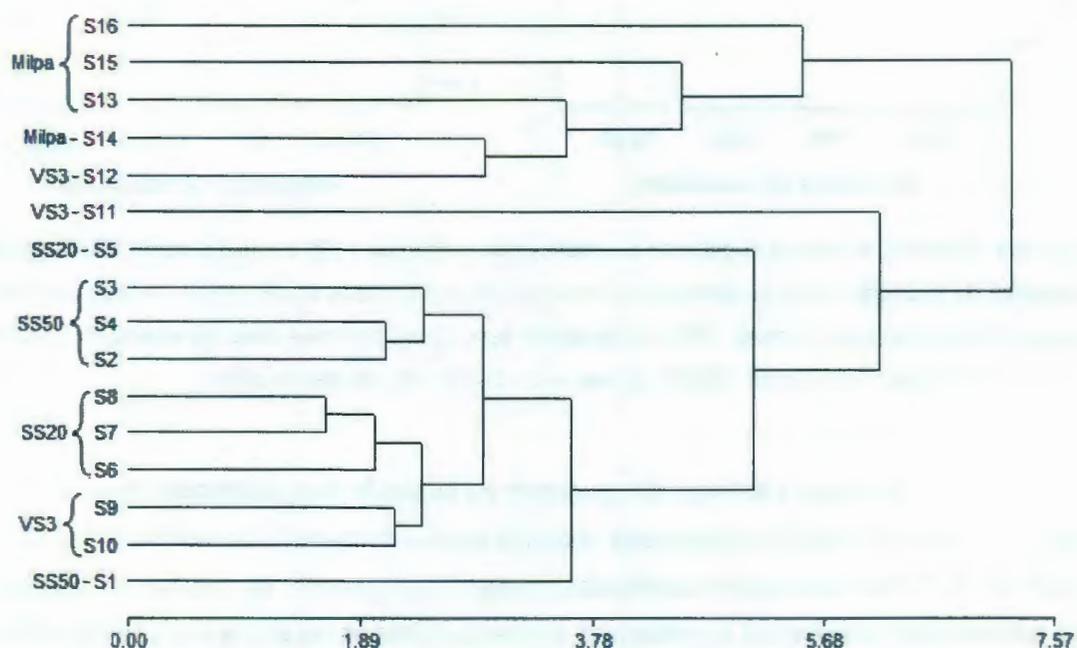
La textura de los suelos a lo largo del gradiente de sucesión fue clasificada como arcillosa para 77 de las 80 muestras analizadas, excepto para una muestra de suelos de las SS20 y dos de las SS50 que fueron clasificadas como arcilla-arenosa. El análisis de la textura del suelo mostró diferencias significativas en los porcentajes de arcilla y arena (MANOVA  $F_{6,152}=10.31$ ,  $P<0.0001$ ); mientras el porcentaje de Limo no varió significativamente entre categorías de edad sucesional ( $\chi^2$  de Wald= 3.314 g.l.= 3,  $P<0.346$ ; Cuadro 3).

**Cuadro 3.** Valores promedio ( $\pm$  EE) del porcentaje de textura de los suelos a lo largo del gradiente de sucesión.

Textura (%)	Milpa	VS3	SS20	SS50
Arcilla	61.8 (0.97) <sup>a</sup>	64.7 (1.31) <sup>a</sup>	54.4 (1.56) <sup>b</sup>	54.1 (1.46) <sup>b</sup>
Arena	21.6 (0.69) <sup>a</sup>	20.7 (1.05) <sup>a</sup>	31.10 (1.14) <sup>b</sup>	30.1 (1.41) <sup>b</sup>
Limo	6.6 (0.76) <sup>a</sup>	14.6 (0.62) <sup>a</sup>	16.2 (1.56) <sup>a</sup>	15.6 (0.63) <sup>a</sup>

\*Letras diferentes indican diferencias significativas entre edades sucesionales para cada uno de los componentes minerales del suelo (Prueba HSD de Tukey con un  $\alpha=0.05$ ; n=80, g.l.=3 para el caso de la arcilla y la arena; Kruskal Wallis, n=80 para el limo). VS3= vegetación secundaria con tres años de abandono, SS20= selvas secundarias de 20 años, SS50= selvas secundarias de más de 50 años.

**Análisis de similitud.** El análisis de conglomerados permitió observar el grado de similitud en el microambiente entre sitios (replicas) de las categorías de edad sucesional. En el dendrograma (Figura 9) se observa en general una homogeneidad del ambiente dentro de las replicas de cada categoría sucesional. Además se observa una marcada separación de las milpas de la vegetación secundaria.



**Figura 9.** Dendrograma de similitud WPGMA entre replicas (sitios) de las categorías sucesionales evaluadas. VS3= vegetación secundaria con tres años de abandono, SS20= selvas secundarias de 20 años, SS50= selvas secundarias de más de 50 años. La S indica el número de sitio de muestreo (ANEXO I).

### Las comunidades de lombrices de tierra

**Composición taxonómica.** En el área de estudio se encontraron cinco especies, distribuidas en dos familias: Acanthodrilidae (tres especies nativas y una exótica) y Ocnerodrilidae (una especie nativa) (Cuadro 4). En cuanto a la categoría ecológica todas las especies colectadas fueron endogeas. Dos especies nativas fueron mesohúmicas (*Balanteodrilus pearsei* y *Mayadrilus calakmulensis*), mientras que la especie nativa

*Diplostrema oxcutzcabensis* y la especie exótica *Dichogaster affinis* se clasificaron como polihúmicas (Cuadro 4). Del *Ocnerodrilido sp. nov.*, sólo se colectó un ejemplar, por lo que en principio no se cuenta con la información suficiente para incluirlo en alguna categoría; en general, sin embargo, la mayoría las especies de la familia *Ocnerodrilidae* son clasificadas como hidrófilas.

**Cuadro 4.** Origen biogeográfico y categoría ecológica de las especies de lombrices colectadas a lo largo del gradiente de sucesión de selvas medianas subcaducifolias en Yucatán.

FAMILIA	GÉNERO Y ESPECIE	ORIGEN	CATEGORÍA ECOLÓGICA
Acanthodrilidae	<i>Balanteodrilus pearsei</i> Pickford, 1938	Nativa	Endogea mesohúmica
	<i>Diplostrema oxcutzcabensis</i> (Pickford, 1938)	Nativa	Endogea polihúmica
	<i>Mayadrilus calakmulensis</i> Fragoso y Rojas, 1994	Nativa	Endogea mesohúmica
	<i>Dichogaster affinis</i> Michaelsen, 1890	Exótica	Endogea polihúmica
Ocnerodrilidae	<i>Ocnerodrilido sp. nov.</i>	Nativa	Endogea hidrófila

**Diversidad alfa y estructura.** La milpa presentó la mayor riqueza específica (n=4, 3 nativas y 1 exótica), siendo el único hábitat en el cual se registraron especies exóticas. La milpa fue seguida en número de especies por la VS3 y las SS20 con tres especies (nativas). Las SS50 presentaron el menor número de especies (sólo 2, nativas) (Cuadro 5).

**Cuadro 5.** Presencia (1) y ausencia (0) de las especies de lombrices de tierra colectadas por edad sucesional y sus respectivas repeticiones a lo largo del gradiente de sucesión en selvas medianas subcaducifolias en Yucatán. S: replica, Bp: *Balanteodrilus pearsei*, Do: *Diplostrema oxcutzcabensis*, Mc: *Mayadrilus calakmulensis*, Da: *Dichogaster affinis*, Osp: *Ocnerodrilido sp. nov.*

Especie	SS 50				SS 20				VS 3				Milpa			
	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15	S16
Bp	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1*
Do	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0
Mc	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
Da	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Osp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<b>Total</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>

\* Ejemplares colectados en la zanja cavada alrededor del monolito.

## Capítulo II

---

El cálculo del estimador no paramétrico de la riqueza de especies Chao2, permitió determinar que el muestreo realizado fue representativo de la comunidad de lombrices de tierra, colectándose más del 90% de la riqueza específica estimada para cada categoría de sucesión (Cuadro 6).

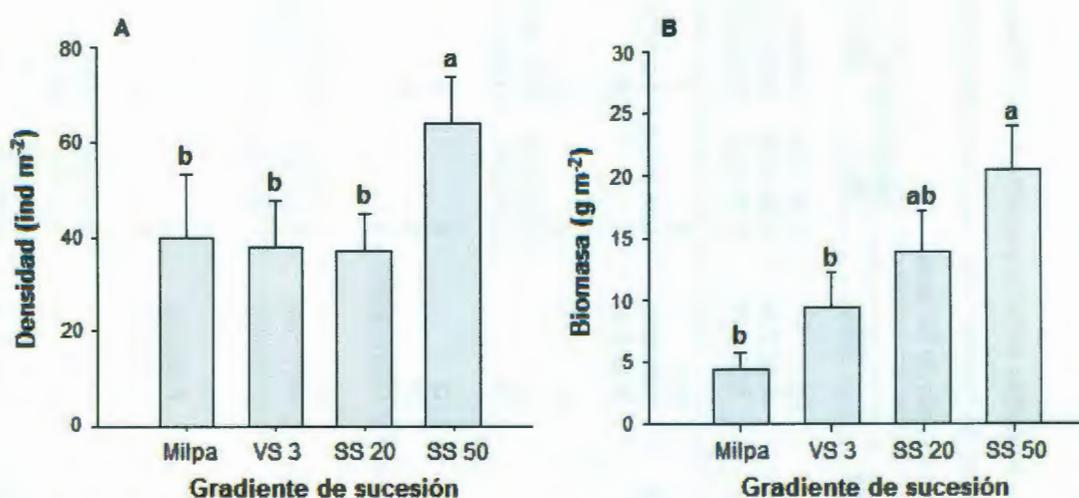
**Cuadro 6.** Riqueza observada (Ro) y estimada (Re) promedio a lo largo del gradiente de sucesión (n=20).

<i>Edad sucesional</i>	<i>Ro</i>	<i>Re</i>	<i>Ro/Re</i>
Milpa	3.35	3.43	0.97
VS3	2.57	2.69	0.96
SS20	2.4	2.58	0.93
SS50	1.53	1.53	1.00

En total se colectaron 894 individuos, con una biomasa total de 249.71 g. La densidad total promedio de lombrices de tierra presentó diferencias significativas a lo largo del gradiente de sucesión ( $F_{3,76}=4.182$ ,  $P=0.009$ ; Figura 10A), alcanzando los valores más altos en las SS50 (63.8 ind  $m^{-2}$ ; Cuadro 7). En cuanto a la biomasa total promedio de lombrices de tierra, esta se incrementó significativamente con el gradiente de sucesión, pasando de un promedio de 4.4 g  $m^{-2}$  en las milpas, a 20.45 g  $m^{-2}$  en las SS50 ( $F_{3,76}=11.31$ ,  $P<0.001$ ; Figura 10B; Cuadro 7). La especie nativa *B. pearsei* fue la más abundante y de mayor biomasa a lo largo del gradiente de sucesión, excepto en las milpas, en donde co-dominó con la nativa *D. oxcutzcabensis*, por quien fue ligeramente superada en número de individuos (en 7.5 %) (Figura 11).

En cuanto a la distribución vertical de las comunidades de lombrices de tierra, en el Cuadro 7 puede observarse que se registraron lombrices de tierra en los tres estratos evaluados (hojarasca, 0-10 y 10-20 cm de profundidad en el suelo) en todas las categorías de sucesión, excepto en las milpas, las cuales carecían del estrato superficial (hojarasca). El estrato 0-10 cm de profundidad en el suelo registró la mayor densidad y biomasa de individuos en todas las categorías sucesionales, excepto en las milpas donde la mayor densidad y biomasa fue registrada en el estrato 10-20 cm de profundidad

(Cuadro 7). Las diferencias observadas entre estratos y la interacción entre estratos y categoría sucesional fueron estadísticamente significativas (Cuadro 8).

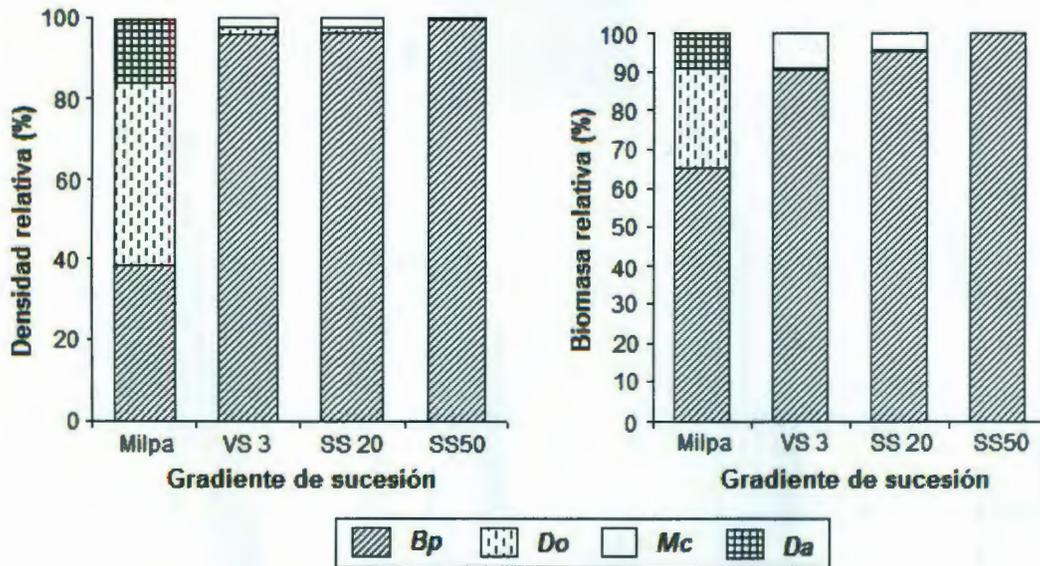


**Figura 10.** Densidad (A) y biomasa (B) promedio de las lombrices de tierra a lo largo del gradiente de sucesión. Valores promedio  $\pm$  EE representados ( $n=80$ ). Letras diferentes indican diferencias significativas. VS3= vegetación secundaria con tres años de abandono, SS20= selvas secundarias de 20 años, SS50= selvas secundarias de más de 50 años.

La distribución vertical de *B. pearsei* fue analizada con detalle, debido a que fue la especie que aportó la mayor densidad y biomasa, y la única que se distribuyó en los tres estratos de profundidad evaluados (Cuadro 7). Se observaron diferencias significativas entre la distribución de la densidad y biomasa de *B. pearsei* entre estratos y la interacción entre estratos y categoría sucesional (Cuadro 8). El estrato 0-10 cm de profundidad en el suelo, fue el único en el cual se observaron diferencias significativas en la distribución de la densidad ( $\text{Chi}^2$  de Wald= 43.29; g.l.= 3,  $P<0.01$ ) y biomasa ( $\text{Chi}^2$  de Wald= 46.52; g.l.= 3, 76;  $P<0.01$ ) de *B. pearsei* entre categorías de edad sucesional (Figura 12).

**Cuadro 7.** Densidad y biomasa promedio ( $\pm$  EE, n=20) de las especies de lombrices de tierra encontradas, en diferentes estratos del suelo a lo largo del gradiente de sucesión en selvas medianas subcaducifolias en Yucatán. VS3= vegetación secundaria con tres años de abandono, SS20= selva secundaria de 20 años, SS50= selva secundaria de más de 50 años.

Especies	Estrato	Densidad (ind m <sup>-2</sup> )				Biomasa (g m <sup>-2</sup> )			
		Milpa	VS 3	SS 20	SS 50	Milpa	VS 3	SS 20	SS 50
<b>Nativas</b>									
<i>Balanteodrilus pearsei</i>	Hojarasca	0	1.4 (1.01)	2 (0.6)	3 (1.1)	0	0.39 (0.3)	0.9 (0.3)	1.1(0.5)
	0 -10 cm	5.04 (2)	29.2 (5.7)	23.8 (3.9)	47.6 (6.2)	1.18 (0.4)	6.39 (1.6)	9.13 (1.6)	16.18 (2.4)
	10 - 20 cm	9.8 (3.3)	5.8 (2.3)	9.8 (2.8)	13 (2.5)	1.69 (0.6)	1.15 (0.6)	3.19 (1.04)	3.15 (0.7)
<i>Diplostrema oxcutzcabensis</i>	Hojarasca	0	0	0	0	0	0	0	0
	0 -10 cm	10.2 (6.3)	0.8 (0.5)	0.6 (0.5)	0.2 (0.2)	0.69 (0.4)	0.05 (0.04)	0.6 (0.05)	0.02 (0.02)
	10 - 20 cm	8 (2.2)	0	0	0	0.45 (0.1)	0	0	0
<i>Mayadrilus calakmulensis</i>	Hojarasca	0	0	0	0	0	0	0	0
	0 -10 cm	0	0.6 (0.5)	0.4 (0.4)	0	0	0.52 (0.5)	0.34 (0.4)	0
	10 - 20 cm	0	0.2 (0.2)	0.4 (0.3)	0	0	0.35 (0.4)	0.29 (0.2)	0
<i>Ocnerodrilido sp. nov.</i>	Hojarasca	0	0	0	0	0	0	0	0
	0 -10 cm	0	0	0	0	0	0	0	0
	10 - 20 cm	0.2 (0.2)	0	0	0	0.001 (0.001)	0	0	0
<b>Total de nativas</b>	Hojarasca	0	1.4 (1.09)	2 (0.6)	3 (1.1)	0	0.39 (0.3)	0.9 (0.3)	1.1 (0.5)
	0 -10 cm	15.6 (6.5)	30.6 (5.8)	24.8 (4.1)	47.8 (6.3)	1.87 (0.6)	7.5 (1.8)	9.53 (1.9)	16.2 (2.4)
	10 - 20 cm	18 (4.7)	6 (2.5)	10.2 (2.7)	13 (2.5)	2.14 (0.7)	1.49 (0.9)	3.48 (1.04)	3.15 (0.7)
<b>Exóticas</b>									
<i>Dichogaster affinis</i>	Hojarasca	0	0	0	0	0	0	0	0
	0 -10 cm	2.4 (1.6)	0	0	0	0.23 (0.2)	0	0	0
	10 - 20 cm	4 (2.04)	0	0	0	0.17 (0.08)	0	0	0
<b>Total</b>	Hojarasca	0	1.4 (1.1)	3 (1.1)	3 (1.1)	0	0.39 (0.3)	0.9 (0.3)	1.1 (0.5)
	0 -10 cm	18 (6.9)	30.6 (6.6)	47.8 (6.4)	47.8 (6.4)	2.1 (1.04)	7.5 (2.1)	9.53 (2.02)	16.2 (23.9)
	10 - 20 cm	22 (5.9)	6 (2.5)	13 (2.5)	13 (2.5)	2.31 (0.9)	1.49 (0.9)	3.48 (1.3)	3.15 (0.7)
	<b>Total</b>	<b>40 (17.6)</b>	<b>38 (10.2)</b>	<b>63.8 (10)</b>	<b>63.8 (10.03)</b>	<b>1.41 (1.9)</b>	<b>9.38 (3.3)</b>	<b>13.91 (3.6)</b>	<b>20.45 (3.6)</b>

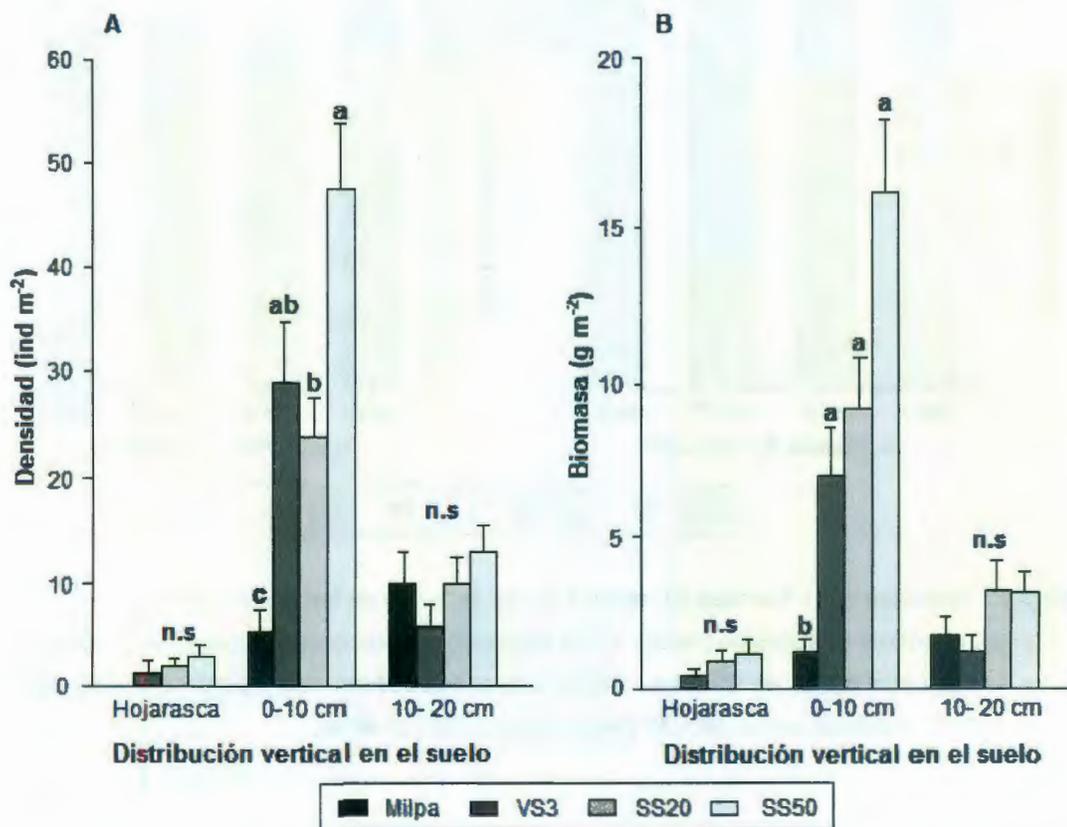


**Figura 11.** Densidad (A) y biomasa (B) relativa de las especies de lombrices de tierra colectadas a lo largo del gradiente de sucesión (n=20). VS3= vegetación secundaria con tres años de abandono, SS20= selvas secundarias de 20 años, SS50= selvas secundarias de más de 50 años. Bp= *B. pearsei*, Do= *D. oxcutzcabensis*, Mc= *M. calakmulensis*, Da= *D. affinis*.

**Cuadro 8.** Resultados de los modelos lineales generalizados (asumiendo una distribución gamma con una función de enlace Log) para la densidad y biomasa de *B. pearsei* a lo largo del gradiente de sucesión y de los estratos del suelo y hojarasca.

Variables	Recurso	g.l.	Chi <sup>2</sup> de Wald	P
<b>Comunidad</b>				
Densidad	Estrato	2	46.73	<0.001
	Estrato (Categoría)*	5	37.01	<0.001
Biomasa	Estrato	2	36.14	<0.001
	Estrato (Categoría)*	5	22.85	<0.001
<b><i>B. pearsei</i></b>				
Comunidad	Estrato	2	46.73	<0.001
	Estrato (Categoría)*	5	37.01	<0.001
Biomasa	Estrato	2	36.14	<0.001
	Estrato (Categoría)*	5	22.85	<0.001

\*Anidando la distribución la distribución vertical en el suelo a la categoría de sucesión (diseño de parcelas divididas: "Split-plot").



**Figura 12.** Distribución vertical de *B. pearsei* a lo largo del gradiente de sucesión en las selvas medianas subcaducifolias de Yucatán (n= 80). Letras diferentes dentro de cada estrato indican diferencias significativas entre categorías de sucesión. n.s. indica que no se encontraron diferencias significativas en la comparación por pares. VS3= vegetación secundaria con tres años de abandono, SS20= selvas secundarias de 20 años, SS50= selvas secundarias de más de 50 años.

### Relación entre la composición de especies de las comunidades de lombrices de tierra y las variables microambientales

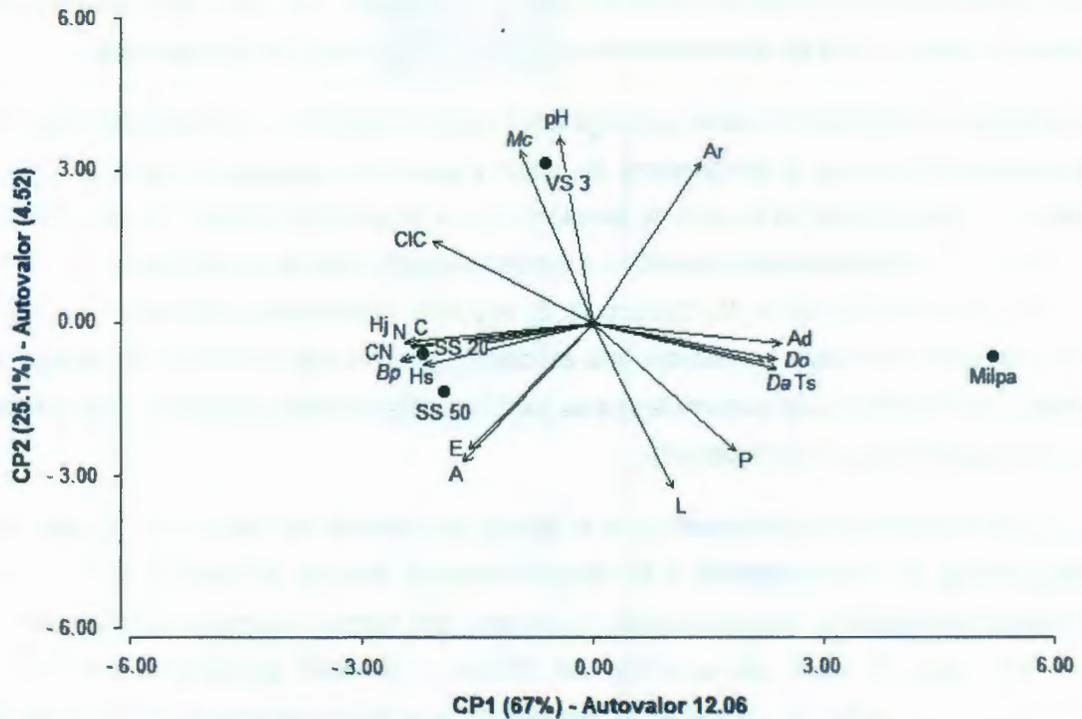
El análisis de componentes principales (ACP) de la composición de las comunidades de lombrices de tierra en términos de su densidad con respecto a las variables

microambientales y la edad de sucesión (Figura 13; Cuadro 9), determinó que los dos primeros componentes de ordenación explican el 92.1% del total de la variabilidad.

El primer componente (67% de la varianza total) mostró una fuerte asociación positiva con la apertura del dosel y la temperatura del suelo y una fuerte asociación negativa con el contenido de humedad, el N, el C, la relación C:N, la hojarasca y la CIC. La densidad de *D. affinis* y *D. oxcutzcabensis* mostró una fuerte asociación con el primer componente de ordenación del ACP (Figura 13; Cuadro 9). El segundo componente representó el 25.1% de la varianza observada, y presentó una asociación positiva con el pH y el porcentaje de arcilla. La densidad de *M. calakmulensis* se asoció positivamente al segundo componente de ordenación (Figura 13; Cuadro 9).

*B. pearsei* se asoció negativamente con el primer componente de ordenación (Cuadro 9), mientras que *D. oxcutzcabensis* y *M. calakmulensis* lo hicieron de manera positiva, sin embargo no mostraron una correlación importante con ninguna variable microambiental. Por otro lado, la edad de sucesión no mostró una clara asociación con ningún componente de ordenación en el ACP, exhibiendo una fuerte correlación positiva con el contenido de fósforo disponible y el porcentaje de limo (Cuadro 9 y ANEXO IV).

La ordenación llevada a cabo con el empleo de los valores de biomasa de la composición de especies de la comunidad de lombrices de tierra, permitió observar correlaciones más claras entre la composición de las comunidades de lombrices de tierra con las variables microambientales y la edad de sucesión, que las observadas con los valores de densidad. La varianza explicada por la ordenación mejoró en un 1.6% con respecto al ACP empleado en la ordenación de los valores de densidad, alcanzando el 93.7%. La asociación de las variables analizadas con los ejes de ordenación fue prácticamente la misma, observándose únicamente que el eje proyectado para *B. pearsei* se acercó más a variación de la edad entre categorías sucesionales (Figura 14; Cuadro 9).



**Figura 13.** Diagrama de ordenación basado en un análisis de componentes principales de la composición de la comunidad de lombrices de tierra en términos de su densidad con respecto a las variables microambientales y la edad de sucesión. Bp= *B. pearsei*, Mc= *M. calakmulensis*, Do= *D. oxcutzcabensis*, Da= *D. affinis*, Ad= apertura del dosel, Ts= temperatura del suelo, Hs= humedad del suelo, P= fósforo, C= carbono, C: N= relación C/N, Hj: hojarasca, CIC= capacidad de intercambio catiónico, L= limo, Ar= arcilla, A= arena, E= edad.

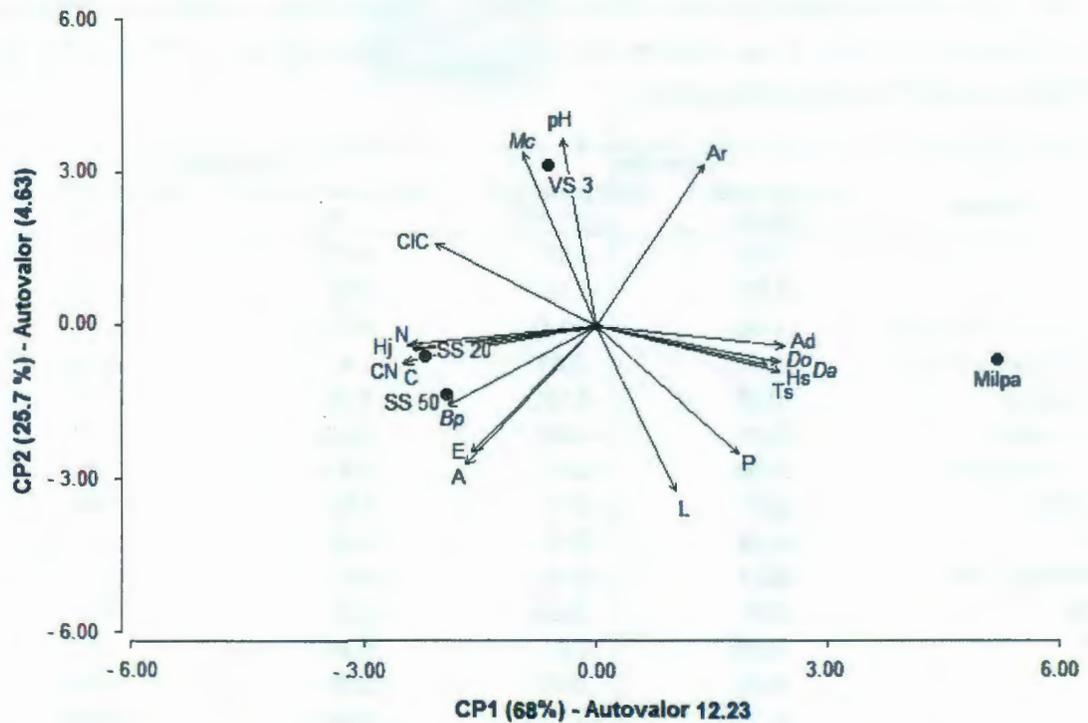
En cuanto a la correlación entre variables, el ACP empleando los valores de biomasa de la composición de especies permitió observar tendencias más claras en la asociación entre variables comparado con el empleo de los valores de densidad. La edad de sucesión se correlacionó de manera positiva con la relación CN, el contenido de N, C y arena en el suelo, y de manera negativa con el contenido de arcilla y la apertura del dosel. *B. pearsei* se asoció positivamente a la edad de sucesión (Figura 14; ANEXO V).

**Cuadro 9.** Correlación entre la composición de la comunidad de lombrices de tierra en términos de su densidad y biomasa, y las variables microambientales empleadas en el ACP con los dos primeros componentes de la ordenación.

Variable	Densidad		Biomasa	
	Componente 1 (67 %)	Componente 2 (25.1 %)	Componente 1 (67 %)	Componente 2 (25.1 %)
Edad	-0.63	-0.63	-0.63	-0.67
<i>B. pearsei</i>	<b>-0.81</b>	-0.12	<b>-0.82</b>	-0.48
<i>D. oxcutzcabensis</i>	<b>0.99</b>	-0.14	<b>0.99</b>	-0.14
<i>M. calakmulensis</i>	-0.44	<b>0.81</b>	-0.47	<b>0.78</b>
<i>D. affinis</i>	<b>0.98</b>	-0.19	<b>0.99</b>	-0.16
Humedad	<b>-0.91</b>	-0.26	<b>0.99</b>	-0.16
Temperatura	<b>0.94</b>	-0.14	<b>0.93</b>	-0.14
N total	<b>-0.99</b>	-0.13	<b>-0.98</b>	-0.14
C	<b>-0.99</b>	-0.15	<b>-0.98</b>	-0.17
Relación C:N	<b>-0.91</b>	-0.16	<b>-0.91</b>	-0.20
pH	-0.21	<b>0.93</b>	-0.23	<b>0.91</b>
P	<b>0.79</b>	-0.6	<b>0.80</b>	-0.59
CIC	<b>-0.89</b>	0.37	<b>-0.97</b>	0.16
Hojarasca	<b>-0.98</b>	-0.15	<b>-0.98</b>	-0.15
Apertura del dosel	<b>1</b>	-0.06	<b>1</b>	-0.03
Arcilla	0.55	<b>0.83</b>	0.53	<b>0.83</b>
Limo	0.45	<b>-0.82</b>	0.48	<b>-0.79</b>
Arena	-0.68	-0.71	-0.66	-0.72

Los coeficientes en negritas son los valores positivos y negativos más altos en cada componente.

*D. oxcutzcabensis* y *D. affinis* mostraron una fuerte asociación positiva con la temperatura, el contenido de P disponible y la apertura del dosel, mientras que se asociaron negativamente con contenido de hojarasca, N, C, la relación C:N y la CIC. En el diagrama de ordenación (Figura 14; ANEXO V), se observan asociadas a la milpa la apertura del dosel, la temperatura y el contenido de P, así como las especies *D. oxcutzcabensis* y *D. affinis*. Por su parte, *M. calakmulensis* mostró una fuerte asociación positiva con la CIC y negativa con el contenido de fósforo disponible, (ANEXO V).



**Figura 14.** Diagrama de ordenación basado en un análisis de componentes principales de la composición de la comunidad de lombrices de tierra en términos de su biomasa con respecto a las variables microambientales y la edad de sucesión. Bp= *B. pearsei*, Mc= *M. calakmulensis*, Do= *D. oxcutzcabensis*, Da= *D. affinis*, Ad= apertura del dosel, Ts= temperatura del suelo, Hs= humedad del suelo, P= fósforo, C= carbono, C: N= relación C/N, HJ: hojarasca, CIC= capacidad de intercambio catiónico, L= limo, Ar= arcilla, A= arena, E= edad.

La correlación observada entre las variables microambientales y la edad de sucesión, muestran una clara asociación entre el incremento en la cantidad de carbono y nitrógeno total en el suelo, así como en el porcentaje de arena (inverso a la reducción en arcilla) y la reducción de la apertura del dosel a medida que la edad de sucesión incrementó (ver Figuras 6, 7 y 8, y Cuadro 3). *B. pearsei* se mostró fuertemente correlacionada con la edad de sucesión. El análisis de ordenación muestra que las milpas se caracterizaron por ser sitios abiertos con una alta temperatura y contenido de P disponible, así como bajo contenido de hojarasca, N, C, relación C:N y CIC; parámetros a los cuales se asociaron fuertemente las especies *D. oxcutzcabensis* (nativa) y *D. affinis* (exótica).

## DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio muestran que la estructura y composición de las comunidades de lombrices de tierra, así como el microambiente, variaron a lo largo del gradiente de edad de sucesión. Adicionalmente, la composición de las comunidades se asoció con el microambiente de manera directa e independiente del gradiente de edad sucesional. La discusión se dividió en tres apartados para un mejor desarrollo. El primero acerca de la caracterización del microambiente en las categorías de sucesión evaluadas. El segundo apartado incluye el análisis de los cambios en la composición y estructura de las comunidades de lombrices de tierra observados a lo largo del gradiente sucesional. El tercer y último apartado analiza la relación entre la composición de las comunidades de lombrices de tierra y las variables microambientales evaluadas a lo largo del gradiente de sucesión.

### *Caracterización del microambiente*

Los resultados indican que tres años después de haberse iniciado la sucesión a partir de milpas, ya hay cambios significativos en las variables microclimáticas (apertura del dosel y humedad del suelo), la cantidad de hojarasca y las propiedades edáficas (contenido de C y N totales y la CIC). Sin embargo, después de los tres años estas variables prácticamente no cambian, excepto para el contenido de C y N que se incrementan significativamente a partir de los 20 años de sucesión (Figuras 6,7 y 8).

En cuanto al contenido de P disponible, se observan valores más altos en milpas en comparación con las categorías de edades de sucesionales, esto podría deberse a que las milpas reciben un importante aporte de P por la aplicación de fertilizantes. Sin embargo, es evidente el incremento gradual en el contenido de P disponible con el avance de la sucesión, el cual podría estar siendo favorecido, entre otros factores, por la actividad de las lombrices, lo cual tendría que ser probado en un futuro (Figura 8).

Yam (2008) analizó la relación suelo-planta en parcelas de diferente edad sucesional en la reserva de Kaxil Kiuik, aledaña al área de estudio. Este autor no encontró diferencias significativas con la edad sucesional, en la concentración de P, K, N, CIC y pH; sin

embargo, observó diferencias ( $p < 0.05$ ) entre el porcentaje de arcilla y la edad de sucesión, resaltando que la clasificación de textura de los suelos en el área de estudio es principalmente arcillosa. En otro estudio Ceccon y colaboradores (2002) estudiaron las propiedades del suelo en dos edades de sucesión (10 y 60 años) en una selva caducifolia secundaria al sur del estado de Yucatán. Sus resultados mostraron que el contenido de C y N total del suelo no varió con la edad de sucesión. De modo que los resultados de este estudio coinciden en gran medida con trabajos anteriores e indican que, en general, los principales cambios ambientales y edáficos en el proceso de sucesión de las selvas de Yucatán ocurren en los primeros dos años.

Estos resultados podrían ser explicados por el sistema de manejo tradicional de la milpa, en el cual la vegetación leñosa se restablece y propaga vegetativamente a través de tocones que persisten a la quema y que favorecen la dominancia de leñosas, a partir del segundo año de barbecho (Levy y Hernández, 1992). Con lo anterior se favorece la acumulación de hojarasca y por consiguiente un incremento en la humedad, el contenido de C, N y la CIC. Particularmente, las diferencias entre las edades de 20 y 50 años, podría deberse también a que la sucesión promueve la acumulación de nutrientes en la biomasa de las plantas en lugar del suelo, actuando las plantas como pozas de nutrientes, como en el caso del N (Hodge *et al.*, 2000). De modo que conforme va aumentando la biomasa vegetal con la sucesión, la acumulación de los nutrientes en el tejido vegetal impide observar su acumulación en el suelo. Futuros estudios en donde se evalúen los nutrientes no solo en el suelo, sino también en las plantas, serán necesarios para aclarar este patrón.

Otra fuente de carbono que podría explicar el incremento de éste en las edades de sucesión secundaria (y las diferencias entre ellas), además de la hojarasca, sería la biomasa radical debajo del suelo, pues se sabe que las raíces contribuyen a la materia orgánica disponible, así como con exudados solubles, que son importantes fuentes de carbono en el suelo (Johansson, 1994).

Por otra parte, es importante señalar que el método empleado en el análisis de la sucesión corresponde a una cronosecuencia, para la cual se asumieron similares historia de manejo de los sitios. Además de la historia de manejo, la sucesión en cada sitio puede

verse influenciada por una variedad de factores, como las condiciones climáticas durante el período de abandono, heterogeneidad espacial y la vegetación adyacente (Lawrence *et al.*, 2010). En este sentido, los sitios seleccionados para este estudio que corresponden a la categoría sucesional SS50, tienen una disposición agrupada, así como los de la categoría VS3 y las milpas (Figura 3); por lo que la ubicación espacial podría jugar un papel importante en las diferencias observadas, lo cual se aprecia en parte en el dendrograma de similitud (Figura 9). En general, los sitios de milpas muestran ser muy heterogéneos entre sí; sin embargo, se agrupan y separan de las categorías de sucesión SS20 y SS50. Sin embargo, algunos sitios de la categoría VS3 se agrupan junto con milpas, mientras que otros lo hacen con sitios de SS20 e inclusive presentan mayor similitud con los de SS50 que con las milpas en cuanto a su microclima (Figura 9).

#### **Las comunidades de lombrices de tierra a lo largo del gradiente de sucesión**

Hasta antes de este estudio se habían registrado para el estado de Yucatán seis especies de lombrices (Anexo VI). De estas, tres fueron encontradas en este estudio (*B. pearsei*, *D. affinis* y *D. oxcutzcabensis*). A esta lista de especies se añaden dos especies nativas: *M. calakmulensis* y el Ocnerodruido *sp. nov.* La primera fue descrita para el estado de Campeche, mientras que la segunda aparentemente representa una especie nueva.

Las comunidades de lombrices presentaron, a lo largo del gradiente de sucesión, varios patrones que examinaremos y discutiremos a la luz de las predicciones planteadas.

**Categorías Ecológica.** La primera predicción de este estudio, que señala un dominio de las lombrices endogeas en todas las etapas de la sucesión se cumplió totalmente. Todas las especies encontradas pertenecen a la categoría ecológica endogea: dos mesohúmicas, dos polihúmicas y una hidrófila (Cuadro 4). Se sabe que la actividad de las endogeas se relaciona con la creación de galerías y macroagregados, que en general mejoran las características físicas y químicas del suelo (Lavelle y Spain, 2001; Lee, 1985). El predominio de esta categoría se debe a que en las selvas tropicales las altas temperaturas y la humedad producen elevadas tasas de descomposición de la hojarasca (Lee, 1985), de modo que el recurso alimenticio para los organismos degradadores como las lombrices de tierra endogeas se concentra principalmente en el suelo (Lavelle y Spain,

2001). Por lo que, las lombrices de tierra epigeas y anécicas que requieren para su alimentación de materia orgánica en fases intermedias de la descomposición en la superficie del suelo, así como ambientes más húmedos y frescos, están ausentes en selvas tropicales estacionales. Fragoso y Lavelle (1992) indican que solo en selvas donde las precipitaciones anuales son muy elevadas y con una estacionalidad muy baja, las epigeas llegan a ser importantes. Dado que esto no ocurre en las selvas medianas subcaducifolias con una estacionalidad marcada y precipitaciones que oscilan entre 900 y 1300 mm la presencia de epigeas era improbable.

*Riqueza de especies.* Por tratarse de selvas tropicales secas que se caracterizan por presentar una baja riqueza de especies (Fragoso, 2001), la segunda predicción establece que las comunidades de lombrices de tierra en categorías avanzadas de sucesión están integradas por no más de cuatro especies. Esta predicción también se cumple ya que la riqueza específica en las comunidades de lombrices de tierra de las categorías SS20 y 50 es de tres y dos especies, respectivamente (Cuadro 5). Por otra parte, la tercera predicción que establece que las milpas están integradas por un reducido número de especies exóticas, no se cumple. Las comunidades de lombrices de tierra en milpas, están integradas por cuatro especies nativas; una de ellas corresponde a una especie exótica (Cuadro 5).

*Composición.* Si bien dominaron ampliamente las especies nativas (4 especies), lo cierto es que aún en las milpas las exóticas no representaron un porcentaje importante de la abundancia total. Este resultado es notable porque en los pocos estudios sobre sucesión de lombrices de tierra en los trópicos, las especies exóticas siempre se han presentado en los ambientes agrícolas (González *et al.*, 2008). Otros dos resultados son interesantes. El dominio, en la vegetación secundaria de las diferentes edades de sucesión, de la especie nativa *B. pearsei* y la ausencia de la especie exótica *Pontoscolex corethrurus*, la cual se presenta en casi todos los ambientes perturbados de los trópicos húmedos (Fragoso *et al.*, 1999a), incluyendo aquellos relacionados con la sucesión secundaria (González *et al.*, 2008). La única exótica encontrada, y sólo en una de las cuatro milpas evaluadas, fue *D. affinis* que además ya no se encontró en las etapas sucesionales siguientes. De modo que en todas las etapas sucesionales las comunidades de lombrices solo estuvieron compuestas por nativas.

Un patrón similar fue registrado por Arteaga (1992) en la Cuenca del río Panuco en Veracruz. Esta autora observó la ausencia de lombrices exóticas tanto en las milpas como en las selvas bajas caducifolias. En las primeras, la comunidad estuvo integrada por las especies nativas *Diplocardia sp. nov.*, *Zapatadrilus sp. nov. 1* y *B. pearsei*, mientras que *Zapatadrilus sp. nov. 1* dominó en las selvas bajas. Estos resultados se oponen al patrón general de respuesta de las lombrices de tierra nativas a la transformación de las selvas y bosques en praderas o cultivos, donde las poblaciones de éstas se ven reducidas o eliminadas (Fragoso *et al.*, 1999b). Por lo tanto, los resultados sugieren que estas especies nativas tienen la capacidad de sobrevivir y adaptarse a los cambios drásticos en este tipo de ecosistemas. Adicionalmente, Lavelle *et al.* (1998) han observado que, las especies de lombrices de tierra exóticas de suelo húmedo, no tienen la capacidad de invadir localidades escasa precipitación anual (por debajo de los 1300 mm), lo cual ayudaría a explicar los resultados de este estudio. Es posible que *Pontoscolex corethrurus* no puede colonizar suelos tropicales perturbados en zonas con baja precipitación (< 1,300 mm/año), mientras que *D. affinis* si pueda, pero no logre dominar en estos ambientes más secos; esto implicaría que las selvas estacionalmente secas son más resilientes a la invasión de especies exóticas de lombrices de tierra, lo cual habría que investigar más a fondo.

Por otro lado, el dominio casi total de la nativa *B. pearsei* amerita un análisis a mayor profundidad. Esta es la especie nativa con mayor cantidad de registros en México, y una de las de mayor distribución en el país, pues se le ha registrado en más de 30 localidades de los estados de Quintana Roo, Yucatán, Campeche, Chiapas, Tabasco y Veracruz (Fragoso, 2001, 2007). Es una especie además que se presenta en una amplia gama de ambientes, tanto naturales como perturbados, incluyendo selvas altas, medianas, pastizales, plantaciones de árboles y cultivos. De hecho se ha demostrado que combinada con la leguminosa *Mucuna pruriens*, incrementa significativamente la producción de maíz (Ortiz y Fragoso, 2004). Fue descrita de unas cuevas muy cercanas a la zona de estudio de este trabajo (Oxcutzcab, Pickford 1938). Fragoso *et al.* (1999a) la han considerado como una especie nativa peregrina con una amplia plasticidad local a las variables del suelo, pero medianamente resistente a cambios más amplios relacionados con el clima (temperatura y humedad, por ejemplo). Es la especie más común de la

península de Yucatán, aparentemente adaptada a diferentes tipos de suelos. Estudios moleculares recientes (Casallas, en prep.) sugieren además que la especie *B. pearsei* puede incluir en realidad a tres especies distintas, una de las cuales sería precisamente la población de este estudio. De todo esto se puede concluir que esta especie tiene las adaptaciones necesarias para sobrevivir en una variedad de ambientes, incluyendo ambientes estacionales y secos. De hecho parece ser que el género está bien adaptado a este tipo de ambientes, pues en las selvas medianas estacionales de la Mancha, Ver. coexisten dos especies de este género (Fragoso y Rojas, 1997). Todo esto sugiere que la alta plasticidad ecológica de esta especie le ha permitido ocupar una variedad de ambientes y proliferar aún en presencia de especies exóticas.

Las lombrices de tierra nativas, pueden llegar a tener mayor tolerancia y éxito adaptativo que las especies exóticas, bajo ciertas condiciones. Fender (1995) por ejemplo, al estudiar a las lombrices nativas en un amplio rango de condiciones edáficas en el Noreste del pacífico de Estados Unidos, concluyó que las especies nativas pueden tener una mayor tolerancia que las especies introducidas en suelos con un alto contenido de arcilla. En un estudio más amplio que incluyó 457 especies de 745 localidades en 28 países tropicales, Fragoso *et al.* (1999a) encontraron que en varios países tropicales siempre hay algunas especies nativas que son capaces de soportar variaciones a nivel local; cuando estas especies se presentan en ambientes más secos (por ejemplo en localidades con una precipitación anual por debajo de los 1300 mm) adquieren además una ventaja sobre las exóticas, las cuales en muchos casos se ven limitadas por la escasa precipitación. Tanto el promedio de precipitación anual como la intensidad y duración de la sequía juegan un papel importante en la actividad de las lombrices de tierra. Las lombrices tienen la capacidad de entrar en un período de estivación (inactividad) durante el período de sequía, el cual cesa cuando se restablecen las condiciones de humedad promovidas por la precipitación.

El otro patrón que llama la atención se refiere a la ausencia de la especie endógena exótica *Pontoscolex corethrurus*. Sin duda alguna, esta especie es la lombriz de tierra más común en los trópicos de todo el mundo. Se le ha registrado al menos en 56 países, estando presente tanto en ambientes naturales (selvas principalmente) como perturbados (Fragoso *et al.*, 1999b), su amplia distribución se debe a su tolerancia a un amplio rango

de características físico-químicas, condiciones de humedad y temperatura, además de presentar una estrategia de vida tipo r y tener la capacidad de reproducirse por partenogénesis (producción de capullos a través de óvulos no fecundado) (González *et al.*, 2006). En México es la especie con mayor cantidad de registros (73 en 13 estados, Fragoso, 2007), estando limitada por la altitud y la temperatura pues no se encuentra por arriba de los 1300 msnm (Fragoso, 2011). La mayor cantidad de registros corresponden al estado de Veracruz y a los estados del sureste (Chiapas, Tabasco, Oaxaca), y sólo se cuenta con un registro para la Península de Yucatán (García, 2005). La casi ausencia de esta especie en los muestreos que se han llevado a cabo en esta amplia región (Fragoso 2007, 1990) indica que esta especie no ha logrado adaptarse a las características edáficas y climáticas que caracterizan el norte y centro de la Península. García (2005) registró a *P. corethrurus* al norte del estado de Yucatán en un área que corresponde a selva baja caducifolia, ésta especie fue poco abundante y sólo se le encontró en un tipo de pastizal con riego inducido. El hecho más interesante es que en este pastizal, la mayor densidad y biomasa fue aportada por *B. pearsei*. Lavelle *et al.* (1987) señalan que pese a su gran plasticidad, una escasa adaptación a la sequía podría hacer de *P. corethrurus* un débil competidor contra las especies nativas, lo cual podría explicar su baja densidad o ausencia en agroecosistemas de selvas bajas caducifolias (García, 2005) y selvas medianas subcaducifolias (este estudio).

Las otras dos especies nativas encontradas son prácticamente endémicas de la Península de Yucatán. *D. oxcutzcabensis*, fue descrita también por Pickford (1938) para las cuevas de Oxcutzcab. Su preferencia por las milpas y la disminución gradual de su abundancia en las edades sucesionales más avanzadas coincide con lo hallado por Fragoso (2011) y Fragoso *et al.* (2009) y quienes encontraron patrones similares (presencia en pastizales-espacios abiertos- y ausencia en selvas) para una especie nueva aún no descrita de *Diploptrema* y para *Diploptrema murchiei* en los Tuxtlas, Veracruz. Estos autores concluyen que los patrones de distribución del género *Diploptrema* asociado a pastizales y sitios abiertos, sugiere adaptaciones obtenidas en el pasado cuando las sabanas tropicales eran un ambiente común en el sureste mexicano. García (2005) de hecho encontró en las cercanías de la ciudad de Mérida, a esta misma especie limitada a los pastizales y sistemas silvopastorales, y completamente ausente de las selvas bajas

secundarias. Por lo tanto, se sugiere que esta especie no forma parte de la comunidad de lombrices de las selvas deciduas de la Península.

*M. calakmulensis* fue descrita por Fragoso y Rojas (1994) para la Reserva de la Biosfera de Calakmul en Campeche en selvas medianas y acahuales. Recientemente Huerta *et al.* (2007) la encontraron para el estado de Tabasco, como la única especie de un solar manejado (de 24 ambientes estudiados, tanto naturales como perturbados). Su registro en este estudio amplía el rango de distribución de la especie al estado de Yucatán.

La especie exótica *D. affinis* únicamente fue encontrada en una de las cuatro milpas evaluadas. Esta especie es originaria de África Central (Omodeo, 1958) y en México es bastante común, habiendo sido registrada en selvas medianas, selvas bajas, solares cañaverales, maizales, pastizales, cuevas y ambientes riparios de seis estados (Campeche, Durango, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán) (Fragoso, 2001). González *et al.* (2006) sugieren que el establecimiento de lombrices exóticas en un área puede ocurrir cuando son capaces de competir exitosamente con especies nativas o cuando colonizan hábitats perturbados donde las actividades humanas han reducido o eliminado las lombrices nativas. Ambas premisas parecen no cumplirse en este estudio, pues la presencia en milpas de la exótica *D. affinis* fue muy baja en comparación con las nativas *B. pearsei* y *D. oxcutzcabensis*, además de que estuvo ausente en la vegetación secundaria. Por otra parte, *D. affinis* contrario al comportamiento observado por *P. corethrurus*, prácticamente ausente en la región (Fragoso, 2007, 1990), aparentemente a logrado adaptarse a las características edáficas y climáticas que caracterizan el norte y centro de la Península. En el estudio de García (2005) en pastizales al norte de la Península en selva baja caducifolia, *D. affinis* superó en densidad a *P. corethrurus* en pastizales con riego inducido, e incluso estuvo presente en potreros de pasto estrella (*Cynodon nlemfuensis*). Todo esto sugiere que *D. affinis* puede colonizar suelos de selvas secas perturbadas por actividades humanas, pero que no desplaza a otras especies nativas que también son tolerantes a las perturbaciones.

**Abundancia y biomasa.** La quinta predicción pronosticaba un incremento en la densidad y biomasa de las lombrices de tierra conforme aumenta la edad de sucesión. Los resultados del análisis de densidad total, muestran que el número de individuos en SS50 fue

significativamente mayor comparado con las demás categorías sucesionales, las cuales no difirieron significativamente entre sí (Figura 10). Por el contrario, la biomasa promedio total de lombrices de tierra aumentó de manera gradual con la edad de sucesión (Figura 10). La disparidad observada en la tendencia a lo largo del gradiente de sucesión entre la densidad y la biomasa de la comunidad de lombrices, se debe por un lado a la mayor abundancia relativa de adultos de *B. pearsei* en SS20 y VS3 (68.5% y 63.7%, respectivamente) en comparación con la SS50 (60%), con su consecuente aporte de biomasa. Por otra parte, la especie nativa *M. calakmulensis* aporta una cantidad importante de biomasa a las categorías sucesionales VS3 y SS20 donde fue colectada, debido a que los individuos adultos de *M. calakmulensis* tienen en promedio un peso aproximado de 1.56 g, tres veces mayor al promedio de un adulto de *B. pearsei* que es de 0.53 g aproximadamente. Los resultados de este estudio sugieren que la estructura de las comunidades de lombrices de tierra de la categoría SS50 se diferencia claramente del resto de las categorías sucesionales evaluadas. Esto podría deberse en parte a los cambios microambientales que ocurren a lo largo de la sucesión. Sin embargo, si bien SS50 mostró variación en la mayoría de las variables microambientales evaluadas con la Milpa y la VS3, no fue así con SS20. Este resultado podría estar relacionado con la composición de la vegetación, ya que se sabe que algunas especies de lombrices de tierra son selectivas del detritus vegetal que consumen (Swiff y Anderson, 1994 citados por González *et al.*, 1996), el cual varía en composición física y química, palatabilidad (contenido de polifenoles) y calidad nutricional (Lee, 1985; González *et al.*, 2008). Por lo que en el futuro sería importante hacer análisis de la calidad nutricional y contenido de polifenoles en hojarasca a lo largo de un gradiente sucesional para determinar su influencia en la composición de la comunidad de lombrices de tierra.

*Distribución vertical.* La densidad y la biomasa de las lombrices de tierra en las categorías de sucesión evaluadas, se concentraron en el estrato 0-10 cm de profundidad en el suelo, patrón general observado para la mayoría de las comunidades de lombrices de tierra (Sánchez de León *et al.*, 2003). Fragoso y Lavelle (1992) encontraron que la densidad de lombrices de tierra en diferentes comunidades de Sudamérica, África y América Central fue mayor en los primeros 10 cm de profundidad en el suelo, donde los niveles de materia orgánica son más altos (Jiménez *et al.*, 2007). En milpas se observan diferencias en la

distribución de especies, donde se registró mayor biomasa de *B. pearsei* en el estrato 10-20 cm que en el de 0-10 cm, mientras que *D. oxcutzcabensis* mostró un patrón inverso. Estos patrones contrastantes no pueden ser explicados por las diferencias de temperatura y humedad entre estratos, las cuales no fueron significativas, y más bien podrían deberse a una separación de nichos entre estas dos especies.

*Comparación con otros estudios de sucesión secundaria en los trópicos.* Los cambios en las comunidades de lombrices de tierra durante el proceso de sucesión secundaria en los trópicos han sido poco estudiados (González *et al.*, 2006). Por otra parte, no se tiene registro alguno de estudios a nivel internacional que evalúen la recuperación de las comunidades de lombrices de tierra en un gradiente de sucesión derivado del abandono de milpas, por lo que este estudio se considera el único con este enfoque. La información con la que se cuenta, consiste en una serie de registros del proceso de sucesión en plantaciones y pastizales abandonados, en selvas del Amazonas y la Mata Atlántica de Paraná en Brasil, en selvas en Tabasco (México) y en ecosistemas de montaña y sabana en Puerto Rico. En estos estudios se observa que con el avance de la sucesión se reduce la abundancia de lombrices de tierra exóticas y se promueve la recuperación de nativas (González *et al.*, 1996; Zou y González, 1997; Sánchez de León *et al.*, 2003; Geissen y Guzmán, 2006; Römbke *et al.*, 2009). El tipo de vegetación, el clima, las características del suelo y la historia del uso del suelo (frecuencia e intensidad de manejo) son factores importantes que determinan la composición y estructura de las comunidades de lombrices de tierra (González *et al.*, 2006; Fragoso *et al.*, 1999a); por lo que tratándose de la sucesión secundaria de pastizales y cultivos forestales, que difieren al evaluado (milpas), es difícil establecer comparaciones con respecto al comportamiento de la composición y estructura de las comunidades de lombrices de tierra. Los pastizales generalmente presentan altas densidades y biomasa, principalmente de lombrices exóticas en comparación con las selvas en el trópico (Fragoso *et al.*, 1999b). Esto se debe al importante aporte de carbono de las raíces de estas gramíneas y a la incorporación de abono por medio del excremento del ganado, que están en constante ciclaje; lo cual favorece el establecimiento y proliferación de lombrices de tierra, en especial de las especies exóticas, aunque en algunos casos puede haber dominio de nativas. Ortiz (2000) y Ortiz *et al.* (2009), por ejemplo encontraron que en pastizales manejados bajo un

criterio de rotación agroforestal en la zona de Papantla, Ver. que corresponde a selva mediana subperennifolia, solamente había lombrices nativas, incluso después de 15 años; en otros potreros extensivos del centro de Veracruz también dominaron las nativas. Sin embargo en dos potreros manejados intensivamente con gran recambio y movilidad de ganado (sistema de pastoreo racional intensivo), las exóticas representaron el 48% y 83% de la abundancia y biomasa total, respectivamente. Podemos concluir por tanto que la presencia de ganado y el gran recambio entre potreros es un factor de suma importancia en la invasión de especies exóticas de lombrices de tierra. La ausencia de potreros ganaderos el área de estudio, sería otra explicación a la casi completa ausencia de lombrices exóticas, debido a que este sistema de manejo se presta para la introducción de las exóticas por la movilidad de ganado y el aporte de materia orgánica y carbono al suelo producido por los pastos (y el abono del ganado).

#### **Relación entre la composición de las comunidades de lombrices de tierra y las variables microambientales**

En este apartado únicamente se discute el análisis de la relación de la composición de especies empleando los valores de biomasa, debido a que el ACP realizado con el empleo de los valores de densidad no mostró asociaciones tan claras. Esta diferencia podría deberse a que las lombrices de tierra presentan un tamaño ligeramente mayor conforme avanza la edad de sucesión (ver apartado anterior), lo cual refleja los requerimientos alimenticios de las mismas, los cuales se ven favorecidos por el avance en la sucesión.

El análisis de ordenación entre la composición de las lombrices de tierra y las variables microambientales, mostró una clara relación entre la edad de sucesión y los cambios en el microambiente característicos del proceso de sucesión. La nativa *B. pearsei* se asoció con la edad de sucesión, correlacionándose al incremento en el contenido de hojarasca, nutrientes (N y C) y la CIC, y a la reducción en la apertura del dosel y temperatura del suelo (Figura 14, ANEXO VII). En cuanto a la textura, *B. pearsei* mostró una correlación positiva con el contenido de arena y negativa con el contenido de arcilla; esta variación inversa en la textura mostró diferencias significativas entre milpas y VS3 comparada con

## Capítulo II

---

SS 20 y 50 (Cuadro 3). La textura del suelo y el contenido de carbono han sido identificados como factores ecológicos importantes que afectan la distribución de las lombrices de tierra, y que podría ayudar a explicar su variabilidad espacial (Rossi *et al.*, 2006).

En principio esto sugiere que *B. pearsei* es más una especie de selvas que de pastizales o sabanas y que es sensible a la apertura del dosel, que afecta directamente la temperatura y el contenido de humedad del suelo. Es importante recordar que en las milpas, *B. pearsei* presenta los mayores valores de abundancia en el estrato 10-20 de profundidad, mientras que en todas las edades de la sucesión su abundancia se concentró en el estrato 0-10 cm. El descenso en el perfil edáfico en las milpas podría deberse a la temperatura, ya que aunque no se registraron diferencias significativas en la temperatura entre estratos, esto podría deberse a que durante el período de muestreo el clima fue nublado con lloviznas. De modo que seguramente durante los días y épocas más calientes, las diferencias de temperatura entre estratos deberán ser mucho mayores.

El análisis de ordenación también mostró una asociación clara entre la presencia de *D. oxcutzcabensis* y *D. affinis* y condiciones microambientales características de las milpas, como bajo contenido de hojarasca, de nutrientes en el suelo (N, C y la relación C:N) y CIC, así como un dosel abierto y una alta temperatura (Figura 14, ANEXO VII). Estos resultados respaldan las suposiciones de que la especie nativa *D. oxcutzcabensis* está adaptada a estos ambientes, posiblemente desde épocas pasadas cuando las sabanas tropicales eran un ambiente común en el sureste mexicano.

## BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, J. y J. Ingram (1993). *Tropical soil biology and fertility. A handbook of methods.* CAB Internacional, England. 221 p.
- Arteaga, C. (1992). Sistemática y ecología de las lombrices de tierra (Annelida; Oligochaeta) de la Cuencia Baja del Río Pánuco. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad del Noroeste, Tampico, Tamaulipas. 95 p.

- Bautista F., E. Batllori-Sampedro, G. Palacio-Aponte, M. Ortiz-Pérez y M. Castillo-González (2005a). Integración del conocimiento actual sobre los paisajes geomorfológicos de la Península de Yucatán, en: *Caracterización y manejo de los suelos de la Península de Yucatán: Implicaciones Agropecuarias, Forestales y Ambientales*, Bautista, F. y G. Palacio (eds). Universidad Autónoma de Campeche, Universidad Autónoma de Yucatán, Instituto Nacional de Ecología. México. pp. 106-122.
- Bautista F., D. Palma-López y W. Huchin-Malta (2005b). Actualización de la clasificación de los suelos del estado de Yucatán, en: *Caracterización y manejo de los suelos de la Península de Yucatán: Implicaciones Agropecuarias, Forestales y Ambientales*, Bautista, F. y G. Palacio (eds). Universidad Autónoma de Campeche, Universidad Autónoma de Yucatán, Instituto Nacional de Ecología. México. pp. 106-122.
- Becerra J. X. y D. L. Venable (2008). Sources and Sinks of Diversification and Conservation Priorities for the Mexican Tropical Dry Forest. PLoS ONE, 3, e3436.
- Blakemore, R. J. (2006). *Cosmopolitan Earthworms – an Eco-Taxonomic Guide to the Peregrine Species of the World*. Verm Ecology, Japan. 600 p.
- Brown, S. y A. E. Lugo (1990). Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 1-32.
- Brown, G., C. Fragoso, I. Barois, P. Rojas, J. C. Patron, J. Bueno, A. G. Moreno, P. Lavelle y V. Ordaz (2001). Diversidad y rol funcional de la macrofauna edáfica en los ecosistemas tropicales mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana*, Número especial, 79-110.
- Ceballos, G. y A. García (1995). Conserving Neotropical Biodiversity: the Role of Dry Forest in Western Mexico. *Conservation Biology*, 9, 1349-1353.
- Ceccon E., Olmsted I., Vázquez C. y J. Campos (2002). Vegetation and Soil Properties in Two Tropical Dry Forests of Differing Regeneration Status in Yucatan. *Agrociencia*, 36, 621-631.

## Capítulo II

---

- Chable, J., L. Brito, M. Magaña y R. Pasos (2004). Manifestación de impacto ambiental Modalidad particular, como registro para el desarrollo de turismo ecológico en el predio Rústico denominado "Kiuik" ubicado en el municipio de Oxkutzcab, Yucatán, México. 90 p.
- Chapin F. S., E. S. Zavaleta, V. T. Eviner, R. L. Naylor, P. M. Vitousek, H. L. Reynolds, D. U. Hooper, S. Lavorel, O. E. Sala, S. E. Hobbie, M. C. Mack y S. Díaz (2000). Consequences of Changing Biodiversity. *Nature*, 405, 234-242.
- Chazdon, R. L., S. G. Letcher, M. Van Breugel, M. Martínez-Ramso, F. Bongers y B. Finegan (2007). Rates of change in Tree Communities of Secondary Neotropical Forests Following Major Disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 362, 273-289.
- Colwell, R. K. (2000). EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples, Version 7.5.1b, User's guide and application.
- CONABIO (1998). *La diversidad biológica de México estudio de país, 1998*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México. 181 p.
- De Groot R. F., M. A. Wilson y R. M. J. Boumans (2002). A Typology for the Classification, Description and Valuation of Ecosystem Functions, Goods and Services. *Ecological Economics*, 41, 393-408.
- Dirzo, R. (1995). Las selvas tropicales de México un recurso amenazado, en: Conocimiento y Manejo de las selvas de la Península de Yucatán, Delfín, H., V. Parra y C. Echazarreta (eds). Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán, México. pp. 81-87.
- Di Rienzo, J. A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada y C. W. Robledo (2008). InfoStat, versión 2008, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. [On line] Disponible en: <http://www.infostat.com.ar/index.php?mod=page&id=37> [Acceso Febrero 2011].
- Dunn, R. R. (2004). Recovery of Fungal Communities During Tropical Forest Regeneration, *Reviews. Conservation Biology*, 18, 302-309.

- Edwards, C. A. y P. J. Bohlen (1996). *Biology and Ecology of earthworms*. Chapman and Hall, London, UK. 433 p.
- Fender, W. M. (1995). Native Earthworms of the Pacific Northwest: An ecological overview, en: *Earthworm Ecology and Biogeography in Nort America*, CRC, Hendrix, P. F. (ed). Chapman & Hall. London, UK. Pp. 53-66.
- Flores, S. y I. Espejel (1994). *Tipos de vegetación de la Península de Yucatán*. Etnoflora Yucatanense. Fascículo 3. Universidad Autónoma de Yucatán, México. 135 p.
- Fragoso, C. (2011). Lombrices de Tierra (Annelida: Oligochaeta), en: *La Biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Vol II. Diversidad de especies: Conocimiento Actual*, Cruz A. A., H. F. Lorea, O.V. Hernández y J.E. Morales (eds). CONABIO, Gobierno del Edo. Veracruz., UV, INECOL. México. pp. 259-268.
- Fragoso, C. (2007). Diversidad y patrones biogeográficos de las lombrices de tierra de México (Oligochaeta, Annelida), en: *Minhocas na América Latina: Biodiversidade e Ecologia*, Brown, G. y C. Fragoso (eds). EMBRAPA Soja, Brasil. pp. 107-124.
- Fragoso, C. (2001). Las lombrices de tierra de México (Annelida, Oligochaeta): diversidad, ecología y manejo. *Acta Zoológica Mexicana*, número especial, 131-171.
- Fragoso, C. (1990). Las lombrices de tierra (Oligochaeta, Annelida) de la Península de Yucatán, en: *Diversidad biológica en la reserva de la biósfera de Sian Ka'an*. Quintana Roo, México, Navarro, D. y J. G. Robinson (eds), Centro de Investigaciones de Quintana Roo. Program for studies in tropical conservation. University of Florida. pp. 151-154.
- Fragoso, C. y P. Lavelle (1992). Earthworm communities of tropical rain forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 24, 1397-408.
- Fragoso, C y P. Rojas (1997). Size Shift in the Mexican Earthworm Species *Balanteodrilus pearsei* (Megascolecidae, Acanthodrilini): a Possible Case of Character Displacement. *Soil Biology and Biochemistry*, 29, 237-240.

## Capítulo II

---

- Fragoso, C. y P. Rojas (1994). Earthworms from Southeastern Mexico. New Acanthodrilina Genera and Species (Megascolecidae, Oligochaeta). *Megadrilogica*, 6, 1-12.
- Fragoso, C., M. L. Coria y L. M. Camarena (2009). An Update of the Earthworm Fauna of Los Tuxtlas Ver. and Adjacent Regions: Are Native Species in the Risk of Extinction?. *En: Below-Ground Biodiversity in Sierra Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz, México*, Barois, I., E. J. Huising, D. Okoth, D. Trejo y M. De Los Santos (eds). Instituto de Ecología, A. C. México. pp. 219-228.
- Fragoso, C. P. Reyes-Castillo y P. Rojas (2001). La importancia de la biota edáfica en México. *Acta Zoológica Mexicana*, Número especial, 1-10.
- Fragoso, C., J. Kanyunyo, A. Moreno, B. Senapati, E. Blanchart y C. Rodríguez (1999a). Survey of Tropical Earthworms: Taxonomy, Biogeography and Environmental Plasticity, en: *Earthworm Management in Tropical Agroecosystems*, Lavelle, P., L. Brussaard y P. Hendrix (eds). CAB International, England. pp. 1-26.
- Fragoso C., P. Lavelle, E. Blanchart, B. K. Senapati, J. J. Jiménez, Ma. Martínez, T. Decaéns y J. Tondoh (1999b). Earthworm Communities of Tropical Agroecosystems: Origen, Structure and Influence of Management Practices, en: *Earthworm Management in Tropical Agroecosystems*, Lavelle, P., L. Brussaard y P. Hendrix (eds). CAB International, England. pp. 27-55.
- Fragoso C., I. Barois, C. González, C. Arteaga y J. C. Patrón (1993). Relationship between Earthworms and soil Organic Matter Levels in Natural and Managed Ecosystems in the Mexican Tropics. *Soil Organic Matter Dynamics and Sustainability of Tropical Agriculture*, en: *Soil Organic Matter Dynamics and Sustainability of Tropical Agriculture*, Mulongoy, K. y R. Merckx (eds). IITA/K.U. Leuven. pp. 231-239.
- García, E. (1973). *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*, México, D.F. Instituto de Geografía, Universidad Autónoma de México, México. 246 p.

- García, M. (2005). La comunidad de macroinvertebrados edáficos en sistemas agropecuarios en condiciones de karst reciente y selva baja caducifolia en Yucatán. Tesis de Licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Autónoma de Yucatán. 79 p.
- Geissen, V. y G. M. Guzmán (2006). Fertility of Tropical Soils under Different Land Use Systems -a Case Study of Soil in Tabasco, Mexico. *Applied Soil Ecology*, 31, 169-178.
- Giller, K., M. Beare, P. Lavelle, M. Izac y M. Swift (1997). Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function. *Applied Soil Ecology*, 6, 3-16.
- Groffman, P. M. y P. J. Bohlen (1999). Soil and Sediment Biodiversity. *BioScience*, 49, 139-148.
- González, G., C. Huang, y S. Chuang (2008). Chapter 5. Earthworms and Post-Agricultural Succession, en: *Post-Agricultural Succession in the Neotropics*, Myster, R. W. (ed). Springer Science, New York. pp. 115-137.
- González, G., C. Huang, X. Zou, y C. Rodríguez (2006). Earthworm Invasions in the Tropics. *Biological Invasions*, 8, 1247-1256.
- González, G., X. Zou, y S. Borges (1996). Earthworm Abundance and Species Composition in Abandoned Tropical Croplands: comparisons of tree plantations and secondary forest. *Pedobiologia*, 40, 385-391.
- Hodge, A., J. Stewart, D. Robinson, B. S. Griffiths y A. H. Fitter (2000). Plant N Capture and Microfaunal Dynamics from Decomping Grass and Earthworm Residues in Soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 32, 1763-1772.
- Huerta, E., J. Rodríguez, I. Evia, E. Montejo, M. de la Cruz, R. García y S. Uribe (2007). Earthworms and Soil Properties in Tabasco, Mexico. *European Journal of Soil Biology*, 43 S190eS195.
- Jiménez, J. J., T. Decaëns, L. Mariani y P. Lavelle (2007). Biología y ecología de las lombrices de tierra de las sabanas neotropicales de Colombia, en: *Minhocas na*

## Capítulo II

---

- América Latina: biodiversidade e ecologia, Brown G. G. y C. Fragoso (eds). Londrina, Embrapa Soja, Brasil. pp. 155-173.
- Johansson G. (1994). Release of Organic C from Growing Roots of Meadow Fescue (*Festuca pratensis* L.). *Soil Biology and Biochemistry*, 24, 427-433.
- Khurana E. y J. S. Singh (2001). Ecology of Seed and Seedling Growth for Conservation and Restoration of Tropical Dry Forest: a Review. *Environmental Conservation*, 28, 39-52.
- Klepeis, P. y C. Vance (2003). Neoliberal Policy and Deforestation in Southeastern Mexico: An Assessment of the PROCAMPO Program. *Economic Geography*, 79, 221-240.
- Lavelle, P. y A. Spain (2001). *Soil Ecology*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands. 654 p.
- Lavelle, P., I. Barois, E. Blanchart, G. Brown, L. Brussaard, T. Decaëns, C. Fragoso, J. Jiménez, K. Kajondo, Ma. Martínez, A. Moreno, B. Pashanasi, B. Senapati y C. Villanueva (1998). Las lombrices como recurso en los agroecosistemas tropicales. *Naturaleza y sus recursos*. UNESCO, 34, 28-44.
- Lavelle, P., D. Bignell, M. Lepage, V. Wolters, P. Roger, P. Ineson, O. Heal y S. Dhillon (1997). Soil Function in a Changing World: the Role of Invertebrate Ecosystem Engineers. *European Journal of Soil Biology*, 33, 159-193.
- Lavelle P., M. Dangerfield, C. Fragoso, V. Eschenbrenner, D. López, B. Pashanasi, y L. Brussaard (1994). The Relation Between Soil Macrofauna and Tropical Soil Fertility, en: *The Biological Management of Tropical Soil Fertility*, Woomer P. L. y M. J. Seift (eds). TSBF. Wiley-Sayce Publication. pp. 137-169.
- Lavelle, P., I. Barois, I. Cruz, C. Fragoso, A. Hernandez, A. Pineda y P. Rangel (1987). Adaptive Strategies of *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta), a Peregrine Geophagous Earthworm of the Humid Tropics. *Biology and Fertility of Soils*, 5, 188-94.

- Lawrence, D. y D. Foster (2002). Changes in Forest Biomass, Litter Dynamics and Soils Following Shifting Cultivation in Southern Mexico: an Overview. *Interciencia*, 27, 400-408.
- Lawrence R. W. D. A. Wardle, R. D. Bardgett y B. D. Clarkson (2010). The Use of Chronosequences in Studies of Ecological Succession and Soil Development. *Journal of Ecology*, 98, 725-736.
- Lee, K. (1985). *Earthworms Their Ecology and Relationships with Soils and Land Use*. Academic Press, Australia. 411 p.
- Levy, S. y E. Hernández (1992). La sucesión secundaria en Yucatán y su manejo, en: La modernización de la milpa en Yucatán: Utopía o Realidad, Zizumbo, D., C. Rasmussen, L. M. Arias y S. Terán (eds). Yucatán, México. pp. 203-226.
- Mathieu, J., J. P. Rossi, P. Mora, P. Lavelle, P. F. Da S. Martins, C. Rouland y M. Grimaldi (2005). Recovery of Soil Macrofauna Communities after Forest Clearance in Eastern Amazonia, Brazil. *Conservation Biology*, 19, 1598-1605.
- Miranda F. y X. E. Hernández (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28, 28-79.
- Mooney H. A., J. Lunbchenco, R. Dirzo y O. E. Sala (1995). Biodiversity and Ecosystem Functioning: Basic Principles, en: *Global Biodiversity Assessment*, Heywood V. H. (ed). Cambridge University Press. New York. pp. 275-326.
- Moreno, A. (2002). Métodos de fijación, conservación y recuperación de lombrices de tierra [en línea] in: A. Moreno, Mischis y E. Teisaire (eds). *Curso de taxonomía de oligoquetos*. [On line] Disponible en: [Http://www.Ucm.Es/Info/Tropico/Investigacion/Grupotaxonomia/Pdf](http://www.Ucm.Es/Info/Tropico/Investigacion/Grupotaxonomia/Pdf) [Acceso septiembre 2009].
- Moya, X., A. Caamal, B. Ku, E. Chan, I. Armendáriz, J. Flores, J. Moguel, M. Noh, M. Rosales y J. Xool (2003). La agricultura campesina de los mayas en Yucatán. *LEISA Revista de Agroecología*, 7-17 pp.

## Capítulo II

---

- Omodeo, P. (1958). I. Oligochètes en La réserve naturelle intégrale du Mont. Nimba. *Mémoires de l'Institut fondamental d'Afrique noire*, 53, 9-109.
- Ortiz, E. B. (2000). Ganadería bovina, biodiversidad de suelos y sustentabilidad en el trópico Veracruzano. Tesis de Doctorado. Postgrado en Ecología y Manejo de Recursos Naturales. Xalapa, Veracruz. 122 p.
- Ortiz, A. y C. Fragoso (2004). Earthworm Populations under Tropical Maize Cultivation: the Effect of Mulching with Velvetbean. *Biology and Fertility of Soils*, 39, 438-445.
- Ortiz, L. B., C. Fragoso, V. M. Toledo y E. Canudas (2009). Biodiversidad, percepción y uso indígena de las lombrices de tierra en sistemas de ganadería tropical, en: *Manejo Agroecológico de Sistemas Vol. I*, Aragón G. A., M. A. Damián y J. F. López (eds). Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. pp. 65-79.
- Pickford, E. (1938). Earthworms in Yucatan Caves. *Publications of the Carnegie Institution of Washington*, 491, 71-100.
- Pool, L. y E. Hernández (1995). La milpa en Yucatán. Un sistema de producción agrícola tradicional. Tomo1. Colegio de Postgraduados, México. 287 p.
- Quesada M., A. Sánchez-Azofeifa, M. Alvarez-Aroñe M., M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezaraiza-Mikel, D. Lawrence, L. Cerdeira, J. Powers, F. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago y G. Sánchez-Montoya (2009). Succession and Management of Tropical Dry Forests in the Americas: Review and New Perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258, 1014-12024.
- Quinn, G. P. y M. J. Keough (2002). *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, New York, USA. 537 p.
- Reyes, H. H., V. S. Cortina R. H. Perales M. E. Kauffer y F. J. Pat (2003). Efecto de los subsidios agropecuarios y apoyos gubernamentales sobre la deforestación durante el periodo 1990-2000 en la región de Calakmul, Campeche, México. *Investigaciones Geográficas*, 51, 88-106.

- Römbke, J., P. Schmidt y H. Höfer (2009). The earthworm fauna of regenerating forests and anthropogenic habitats in the coastal region of Paraná. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 44, 1040-1049.
- Rossi J.P., Huerta, E. Fragoso C. y P. Lavelle (2006). Soil Properties in side Earthworm Patches and Gaps in a Tropical Grassland (La Mancha Veracruz, México). *European Journal of Soil Biology*, 4, 284-288.
- Sánchez de León, Y., X. Zou, S. Borges y H. Ruan (2003). Recovery of Native Earthworms in Abandoned Tropical Pastures. *Conservation Biology*, 17, 999-1006.
- Sánchez-Azofeifa G. A., M. Quesada, J. P. Rodriguez, J. M. Nassar, K. E. Stoner, A. Castillo, T. Garvin, E. L. Zent, J. C. Calvo-Alvarado y M. E. Kalacska (2005). Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica*, 37, 477-485.
- Soberón, J. y J. Llorente-Bousquets (1993). The Use of Species Accumulation Functions for the Prediction of Species Richness. *Conservation Biology*, 7, 480-488.
- Turner, B. L., S. C. Villar, D. Foster, J. Geoghegan, E. Keys y P. Klepeis (2001). Deforestation in the Southern Yucatan Peninsular Region: An integrative approach. *Forest Ecology and Management*, 154, 353-370.
- Vieira, D. y A. Scariot (2006). Principles of Natural Regeneration of Tropical Dry Forests for Restoration. *Restoration Ecology*, 14, 11-20.
- Villarreal, H., M. Álvarez, S. Córdoba, F. Escobar, G. Fagua, F. Gast, H. Mendoza, M. Ospina y Ma. Umaña (2006). *Manual de Métodos para el desarrollo de Inventarios de biodiversidad*. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 236 p.
- Yam, O. (2008). Relación suelo vegetación en parcelas de diferente edad sucesional en la reserva de Kaxil-Kiuik. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico de Conkal. 96 p.

## Capítulo II

---

Zou, X. y G. González (1997). Changes in Earthworm Density and Community Structure During Secondary Succession in Abandoned Tropical Pastures. *Soil Biology and Biochemistry*, 29, 627-629.

WRI (2007). *Annual Report 2006–2007*. World Resources Institute, Washington, DC. [On line] Disponible en: <http://www.wri.org/publication/wri-annual-report-2006b> [Acceso Marzo 2010].

## CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS

### Conclusiones

Todas las especies de las comunidades de lombrices de tierra en las categorías de sucesión evaluadas fueron clasificadas como endogeas.

En la vegetación secundaria en diferentes edades de sucesión, las comunidades de lombrices de tierra estuvieron integradas de dos a tres especies nativas; mientras que las milpas alcanzaron cuatro especies, siendo la única categoría donde se observó a la especie exótica *Dichogaster affinis*.

Se obtuvieron dos nuevos registros de lombrices de tierra nativas para el estado de Yucatán, *Mayadrilus calakmulensis* y el *Ocnerodrilido sp. nov.*

La especie nativa *Balanteodrilus pearsei* estuvo presente a lo largo del gradiente sucesional evaluado, dominando las comunidades de lombrices de tierra tanto en densidad como biomasa, excepto en milpas donde co-dominó en densidad junto con *Diplostrema oxcutzcabensis*.

La densidad de lombrices de tierra alcanzó los valores más altos en selvas de sucesión avanzada (SS50; sin embargo, no se observan diferencias entre las otras categorías de sucesión que denoten un incremento gradual que obedezca al gradiente de sucesión evaluado.

La biomasa muestra un incremento aparentemente asociado al gradiente de sucesión, opuesto a lo observado en la densidad. Este se vio influenciado por el aporte en biomasa de *M. calakmulensis*, especie cuyo peso es aproximadamente tres veces mayor al promedio de *B. pearsei*.

La distribución vertical tanto de la densidad como de la biomasa de las lombrices de tierra en las categorías de sucesión evaluadas, se concentró en el estrato 0-10 cm de profundidad en el suelo, excepto para *B. pearsei* en milpas, donde su mayor densidad fue registrada en el estrato 0-10 cm de profundidad.

*B. pearsei* mostró mayor afinidad por ambientes con alto contenido de hojarasca, nutrientes (N y C) y CIC, dosel cerrado y baja temperatura del suelo, por lo que presentó altas densidades y biomasa en categorías de sucesión avanzadas (SS50).

Las especies *D. oxcutzcabensis* y *D. affinis* mostraron afinidad por ambientes con dosel abierto y altas temperaturas, así como bajo contenido de hojarasca, CIC y nutrientes en el suelo (N y C) condiciones microambientales características de las milpas.

Este estudio es el primero en donde los cambios en la composición y estructura de las comunidades de lombrices de tierra entre edades de sucesión, se dieron exclusivamente en especies nativas en ausencia de especies exóticas.

De manera general, los resultados muestran una simplificación en la composición de las comunidades de lombrices de tierra conforme avanza la edad de sucesión, con una reducción de la riqueza de especies de milpas a selvas secundarias con el dominio de *B. pearsei*.

El conocimiento sobre la composición taxonómica y estructura de las comunidades de lombrices de tierra en selvas medianas subcaducifolias y milpas, proporcionado en este estudio, constituye un precedente para futuros estudios de conservación de las lombrices de tierra en selvas y su manejo en milpas bajo las particulares condiciones de vegetación, clima y propiedades edáficas del área de estudio. Así como un aporte al conocimiento de un importante elemento biológico del suelo, cuyo conocimiento integral con otros los componentes y procesos ecosistémicos que median la regeneración y restauración de las selvas secundarias es necesario para implementar medidas de conservación y manejo.

#### **Perspectivas**

Con la finalidad de reducir la variabilidad ambiental, el muestreo se realizó solamente en suelos tipo Cambisoles, que son los de mayor distribución en la zona. Sin embargo, existen otros tres tipos de suelo: Luvisoles, Rendzinas y Litosoles en el área (Chablé *et al.*, 2004). Estos suelos presentan características particulares como una ligera acidez y una alta fertilidad en el caso de los Luvisoles, y una capa superficial con abundante

humus y elevada fertilidad en el caso de las Rendzinas. Sería importante realizar muestreos en estos otros tipos de suelos mucho más fértiles, que nos permitan conocer la composición y estructura de las comunidades de oligoquetos y cómo éstas difieren entre cada tipo de suelo. Es posible que estos suelos (más fértiles que los Cambisoles) pudieran favorecer alguna de las especies de baja abundancia encontradas en este estudio o albergar otras especies no registradas.

Un análisis de la calidad nutricional y el contenido de polifenoles en hojarasca, permitiría comprender mejor las diferencias observadas en la estructura de las comunidades de lombrices de tierra entre edades sucesionales de 20 y 50 años, que si bien no variaron significativamente en las características del microambiente si lo hicieron en la densidad y biomasa de la especie *B. pearsei*. Con esto podríamos evaluar si que la composición de la vegetación esté influyendo en la distribución espacial de esta especie, debido a la calidad nutricional y la palatabilidad (contenido de polifenoles) de la hojarasca aportada por las plantas.

En cuanto al incremento observado en el contenido de P disponible con el avance de la sucesión, sería muy interesante probar si la actividad de *B. pearsei* está influenciando directamente la acumulación gradual de éste nutriente. Podría implementarse un experimento de microcosmos en laboratorio, para medir el aporte de fósforo disponible a través de las excretas de *B. pearsei* comparándolo con suelo no ingerido, para determinar si la actividad de las lombrices cambia significativamente el contenido de fósforo en el suelo.

Para comparar el contenido de carbono en el suelo entre edades de sucesión avanzadas, sería necesario evaluar, además de la hojarasca, la biomasa radical debajo del suelo, pues se sabe que las raíces contribuyen a la materia orgánica disponible, así como con exudados solubles, que son importantes fuentes de carbono en el suelo.

Para la implementación de medidas de conservación y manejo, es necesario evaluar los requerimientos y el uso potencial de las lombrices de tierra colectadas. Esto a través de ensayos de microcosmos en laboratorio y pruebas de inoculación en campo para la evaluación de las especies susceptibles a ser utilizadas en la producción de abono orgánico o en la restauración de suelos.

**ANEXO I. Localización geográfica y observaciones de los sitios de estudio y categorías de sucesión.**

<b>Categoría</b>	<b>Sitio</b>	<b>Edad</b>	<b>Localidad</b>	<b>Coordenadas</b>		<b>Observaciones</b>
SS50	S1	> 50	Santa Rita	89°35'15.171" W	20° 6'23.979" N	Rodeado por selva secundaria > 50 años
SS50	S2	> 50	Santa Rita	89°35'43.022" W	20° 6' 29.741" N	Rodeado por selva secundaria > 50 años
SS50	S3	> 50	Santa Rita	89° 35' 44.313" W	20° 7'55.445" N	Rodeado por selva secundaria > 50 años
SS50	S4	> 50	Santa Rita	89° 35' 37.011" W	20° 7' 24.623" N	Rodeado por selva secundaria > 50 años
SS20	S5	~ 30	Santa Rita	89°35'30.25" W	20°6'54.33" N	Colinda con selva secundaria ≥ 30 años
SS20	S6	~ 20	Xkobehaltún	89°31.23" W	20°05.27" N	Colinda con selva secundaria ≥ 30 años
SS20	S7	~ 20	Xkobehaltún	89°32.029" W	20°03.691" N	Colinda con selva secundaria ≥ 30 años
SS20	S8	~ 30	Xkobehaltún	89°80.031" W	20°03.346" N	Colinda con selva secundaria ≥ 30 años
VS3	S9	~ 3	Xkobehaltún	89°32.041" W	20°03.598" N	Colinda con acahuales de 3 a ~20 años
VS3	S10	~ 3	Xkobehaltún	89°31.988" W	20°03.868" N	Colinda con acahuales de 3 a ~20 años
VS3	S11	~ 3	Xkobehaltún	89°31.75" W	20°04.88" N	Colinda con milpa y acahuales de ~ 1 y 20 años
VS3	S12	~ 3	Xkobehaltún	89°31.67" W	20°04.37" N	Colinda con acahuales de ~ 1 y 5 años
Milpa	S13	0	Xkobehaltún	89°31.961" W	20°04.35" N	Arado, aplicación de herbicida y fertilizante
Milpa	S14	0	Xkobehaltún	89°31.795" W	20°04.480" N	Arado, aplicación de herbicida y fertilizante
Milpa	S15	0	Xkobehaltún	89°31.847" W	20°04.710" N	Arado, aplicación de herbicida y fertilizante
Milpa	S16	0	Xkobehaltún	89°31.990" W	20°04.797" N	Ningún insumo

ANEXO I. Valores promedio ( $\pm$  EE, n=5) de las variables micro ambientales por categoría de sucesión y sitios.

Categoría/ Sitio	Hs (m <sup>3</sup> .m <sup>-3</sup> )	Ts (°C)	N (%)	C (%)	C:N	pH	P (ppm)	Hj (g m <sup>-2</sup> )	Ad (%)	Ar (%)	L (%)	LA (%)
SS50-S1	0.31 (0.018)	27.46 (0.31)	0.46 (0.04)	5 (0.54)	10.8 (0.37)	7.00	3.2 (1.16)	198.4 (40.7)	19.4 (2.64)	49.2 (2.58)	14.4 (1.47)	36.4 (2.48)
SS50-S2	0.33 (0.010)	26.74 (0.22)	0.45 (0.04)	5.3 (0.48)	11.8 (0.2)	7.00	3.6 (0.75)	149.6 (17.72)	19.8 (1.99)	53.2 (3.38)	18 (1.41)	28.8 (2.25)
SS50-S3	0.28 (0.036)	28.6 (0.24)	0.43 (0.14)	5.64 (0.23)	13.00	7.00	4.6 (0.67)	112.6 (18.98)	17.2 (3.47)	60.4 (0.98)	15.6(0.75)	24 (1.26)
SS50-S4	0.27 (0.008)	28.9 (0.46)	0.41 (0.27)	5.18 (0.37)	12.6 (0.25)	7.00	4 (0.78)	153.2 (17.39)	18.6 (2.71)	53.6 (2.32)	15.2 (1.02)	31.2 (2.25)
SS20-S5	0.33 (0.016)	28.72 (0.33)	0.55 (0.05)	6.48 (0.64)	12 (0.45)	7.2 (0.2)	3.8 (0.92)	200 (44.34)	19.6 (3.99)	44.8 (1.74)	25.6 (3.87)	36.4 (2.04)
SS20-S6	0.33 (0.013)	25.44 (0.05)	0.4 (0.02)	4.6 (0.22)	11.4 (0.25)	6.6 (0.25)	2.6 (0.4)	128.2 (22)	25.2 (1.02)	56.8 (1.96)	13.6 (0.4)	29.6 (1.94)
SS20-S7	0.32 (0.012)	24.64 (0.14)	0.45 (0.02)	5.02 (0.19)	11.2 (0.2)	7.00	3 (0.63)	188.6 (28.33)	22.4 (12.1)	57.6 (2.71)	12.4 (0.75)	3(2.61)
SS20-S8	0.31 (0.026)	25.98 (0.29)	0.43 (0.10)	5.06 (0.15)	12 (0.32)	7.00	3.4 (0.4)	206.8 (28.35)		58.4 (0.98)	13.2 (0.8)	28.4 (0.4)
VS3-S9	0.31 (0.024)	26.26 (0.92)	0.44 (0.17)	5 (0.26)	11.4 (0.4)	7.00	4.4 (0.4)	153.8 (44.29)		64.4 (2.32)	14.8 (1.02)	20.8 (1.49)
VS3-S10	0.31 (0.017)	26.5 (0.18)	0.41 (0.02)	4.86 (0.32)	12 (0.45)	7.00	1.6 (0.25)	125.2 (30)	13 (4.43)	62.8 (1.36)	13.2 (0.49)	24 (1.41)
VS3-S11	0.17 (0.033)	26.46 (0.19)	0.38 (0.01)	4.56 (0.25)	11.6 (0.25)	8.00	2.8 (0.37)	125.8 (16.92)	37.6 (6.9)	66 (3.63)	16 (2)	18 (2.37)
VS3-S12	0.3 (0.014)	30.6 (1.42)	0.3 (0.02)	3.56 (0.27)	11.4 (0.25)	7.2 (0.2)	1.4 (0.51)	23 (10.47)	50 (11.89)	65.6 (3.25)	14.4 (0.98)	20 (2.53)
Milpa -S13	0.23 (0.012)	28.54 (0.74)	0.26 (0.001)	2.94 (0.1)	11.2 (0.2)	6.8 (0.2)	3.2 (0.58)	0	100	63.2 (0.8)	17.2 (0.8)	19.6 (1.17)
Milpa -S14	0.19 (0.022)	35.1 (0.64)	0.3 (0.018)	3.5 (0.24)	11.8(0.5 8)	7.00	4.2 (0.74)	0	100	61.6 (2.32)	14.4 (1.6)	24 (1.09)
Milpa -S15	0.29 (0.015)	31.02 (1.46)	0.26 (0.005)	2.7 (0.1)	10.6 (0.25)	7.00	11.2 (1.1)	3.2 (2.06)	100	62.8 (1.2)	15.2 (1.02)	22 (0.63)
Milpa -S16	0.25 (0.030)	28.4 (1.04)	0.26 (0.01)	2.7 (0.12)	10.4 (0.25)	7.00	2.2 (0.58)	0	100	59.6 (2.93)	19.6 (1.6)	20.8 (1.85)

---

**ANEXO II. *Diagnosis de las especies de lombrices de tierra colectadas.******Balanteodrilis pearsei* Pickford, 1938.**

Sin pigmento de color gris claro; longitud de 60 a 80 mm; diámetro de 2 mm; prostomio tanilóbico; primer poro dorsal en 12/13 a veces sólo visible antes del clitelo; poros espermatecales en 7/8; poros femeninos en 14; poros masculinos en 18/19; poros prostáticos en 19; clitelo en 13- ½ 18 ó ½ 14-16; marcas genitales circulares en 11; 12, 11-13 y 12-13; buche en 6; 5 pares de glándulas calcíferas de 5 a 7; inicio del intestino en 14; dos pares de testículos en 10 y 11; dos pares de vesículas seminales en 11 y 12; un par de próstatas extendiéndose en 19 a 20.

***Dichogaster affinis* Michaelsen, 1890.**

Pigmento ausente; longitud de 40 mm; prostomio epilóbico; primer poro dorsal en 5/6; poros espermatecales en 7/8 y 8/9, en A; poros femeninos en 14; poros masculinos en 18; poros prostáticos en 17 y 19; marcas genitales ocasionalmente en la línea media ventral en ¼ de 7/8 – 11/12; clitelo anular en 11 y 12; dos pares de espermatecas en 7 y 8, glándulas calcíferas en 15, 16 y 17; presenta glándulas prostáticas tubulares.

***Diplorema oxcutzcabensis* (Pickford, 1938).**

Ausencia de pigmento; longitud de 49 mm; prostomio epilóbico; clitelo en forma de anillo en segmentos 13-17 visto dorsalmente; dos pares de poros espermatecales; un par de poros femeninos en el segmento 14; un par de poros femeninos en el segmento 18; quetas peniales muy largas; la forma de la espermateca es muy peculiar y característica a cuenta de la elongación del ducto, estas son confinadas a el segmento al cual pertenecen.

***Mayadrilus calakmulensis* Fragoso y Rojas, 1994.**

Ausencia de pigmento, color ligeramente gris; con una longitud de 140-220 mm; diámetro de 44-58 mm; prostomio prolóbico; ocho setas por segmento; seta peneal (*ab*) presente en el segmento 17, larga, lisa y con una curvatura de 180° en la región media; clitelo en forma de silla de montar en ½ 13 –18, 18; primer poro dorsal en 12/13; poros femeninos en 14; poros espermatecal largo y conspicuo en 7/8, en AB; marcas genitales

## ANEXOS

---

representadas por pares de papilas ovoidales localizadas sobre *B* en 10/1, 14/15, 15/16 y 16/17 y por dos simples papilas elípticas en 14; glándulas calcíferas y vesículas nefridiales ausentes; molleja simple. Los ejemplares examinados difieren de la descripción original, en que presentaron tres marcas genitales después de los poros prostáticos por fuera de *B* a por fuera de *B*, lo que representa una variación morfológica poblacional (*com. pers.* Fragoso).

### **Ocnerodrilido *sp. nov.***

La familia Ocnerodrilidae presenta gonoporos masculinos localizados por lo general en el segmento 17; con un solo par de glándulas prostáticas tubulares raramente en 18; con próstatas en 17 y 19; por lo común presentan divertículos esofágicos en el segmento 9 (Righi, 1979). El ejemplar colectado se caracteriza por la ausencia de glándulas extramurales en los segmentos 9 y/o 10, lo que lo ubica en un subgrupo de lombrices muy particular; aunado a la presencia de una sola molleja en 6, indica que se trata de una nueva especie cercana a *Chacdrilus* (*comp. pers.* Fragoso).

**ANEXO IV. Matriz de correlación/Coeficientes del análisis de componentes principales entre la composición de las comunidades de lombrices en términos de su densidad y las variables microambientales y la edad de sucesión.**

	E	Bp	Do	Mc	Da	Hs	Ts	N	C	CN	pH	P	CIC	Hj	Ad	Ar	L
<b>E</b>																	
<b>Bp</b>	0.16																
<b>Do</b>	0.43	0.17															
<b>Mc</b>	0.59	0.97	0.49														
<b>Da</b>	0.47	0.19	0.001	0.44													
<b>Hs</b>	0.41	0.42	0.17	0.68	0.18												
<b>Ts</b>	0.64	0.44	0.08	0.35	0.07	0.08											
<b>N</b>	0.33	0.23	0.05	0.64	0.06	0.04	0.07										
<b>C</b>	0.28	0.18	0.05	0.69	0.06	0.06	0.10	0.004									
<b>CN</b>	0.15	0.02	0.09	0.88	0.11	0.26	0.29	0.11	0.08								
<b>pH</b>	0.68	0.77	0.64	0.27	0.6	0.85	0.77	0.94	0.94	0.85							
<b>P</b>	0.92	0.49	0.14	0.13	0.12	0.40	0.14	0.28	0.31	0.42	0.31						
<b>CIC</b>	0.78	0.47	0.09	0.21	0.07	0.20	0.03	0.14	0.17	0.35	0.55	0.04					
<b>Hj</b>	0.35	0.27	0.07	0.64	0.08	0.03	0.06	0.002	0.01	0.14	0.98	0.30	0.14				
<b>Ad</b>	0.37	0.15	0.04	0.55	0.01	0.14	0.08	0.03	0.03	0.07	0.72	0.18	0.11	0.05			
<b>Ar</b>	0.18	0.52	0.58	0.62	0.62	0.25	0.57	0.34	0.33	0.40	0.31	0.96	0.78	0.32	0.51		
<b>L</b>	0.93	0.53	0.41	0.28	0.38	0.92	0.57	0.69	0.68	0.59	0.04	0.19	0.39	0.73	0.48	0.53	
<b>A</b>	0.20	0.47	0.45	0.79	0.48	0.14	0.41	0.22	0.22	0.34	0.42	0.87	0.61	0.21	0.38	0.0	0.66

Bp= *B. pearsei*, Do= *D. oxcutzcabensis*, Mc= *M. calakmulensis*, Da= *D. affinis*, Hs= humedad del suelo, Ts: temperatura del suelo, N= nitrógeno, C: carbono, C:N= relación carbono:nitrógeno, P= fósforo, CIC= capacidad de intercambio, Hj: hojarasca, Ad= Apertura del dosel, Ar= arcilla, L= limo y A= arena.

**ANEXO V. Matriz de correlación/Coeficientes del análisis de componentes principales entre la composición de las comunidades de lombrices en términos de su biomasa y las variables microambientales y la edad de sucesión.**

	E	Bp	Do	Mc	Da	Hs	Ts	N	C	CN	pH	P	CIC	Hj	Ad	Ar	L
<b>E</b>																	
<b>Bp</b>	1.0																
<b>Do</b>	0.6	-0.8															
<b>Mc</b>	0.4	-0.1	-0.5														
<b>Da</b>	0.5	-0.2	1.0	-0.6													
<b>Hs</b>	0.5	-0.6	1.0	-0.6	1												
<b>Ts</b>	0.4	0.8	0.9	-0.7	0.9	0.9											
<b>N</b>	0.7	0.9	-0.9	0.4	-0.9	-0.9	-0.9										
<b>C</b>	0.7	1.0	-0.9	0.3	-0.9	-0.9	-0.9	1.0									
<b>CN</b>	0.9	-0.4	-0.9	0.1	-0.9	-0.9	-0.7	0.3	0.9								
<b>pH</b>	-0.3	-0.1	-0.4	0.7	0.9	0.9	0.9	-0.7	0.1	0.2							
<b>P</b>	-0.1	-0.4	0.9	-0.9	-0.4	-0.4	-0.2	0.1	-0.7	-0.6	-0.6						
<b>CIC</b>	0.2	0.5	-0.9	0.8	-0.9	0.9	-1.0	0.9	0.8	0.7	0.5	-0.9					
<b>Hj</b>	0.7	0.8	-0.9	0.4	-0.9	-0.9	-0.9	1.0	1.0	0.9	0.002	-0.7	0.9				
<b>Ad</b>	-0.6	-0.8	1.0	-0.5	1.0	1.0	0.9	-1.0	-0.9	-0.9	-0.3	0.8	-0.9	-0.9			
<b>Ar</b>	-0.8	-0.8	0.4	0.3	0.4	0.4	0.4	-0.7	-0.7	0.6	0.7	-0.04	-0.2	-0.7	0.5		
<b>L</b>	0.1	-0.1	0.6	-0.7	0.6	0.6	0.4	-0.3	-0.3	-0.4	0.9	0.81	-0.6	-0.3	0.5	-0.5	
<b>A</b>	0.8	0.8	-0.5	-0.2	-0.5	-0.5	-0.6	0.8	0.8	0.7	-0.6	-0.1	0.4	0.8	-0.6	-0.9	0.3

Bp= *B. pearsei*, Do= *D. oxcutzcabensis*, Mc= *M. calakmulensis*, Da= *D. affinis*, Hs= humedad del suelo, Ts: temperatura del suelo, N= nitrógeno, C: carbono, C:N= relación carbono:nitrógeno, P= fósforo, CIC= capacidad de intercambio, Hj: hojarasca, Ad= Apertura del dosel, Ar= arcilla, L= limo y A= arena.

## ANEXO VI. Lombrices de tierra registradas para el estado de Yucatán y en este estudio.

En= endógena, me= mesohúmica, p= polihúmica, hi= hidrófila, N= nativa, E= exótica.

Espece	Vegetación, ambiente	Categoría (origen)	Referencia
<i>Balanteodrilis pearsei</i> Pickford, 1938.	Selva baja caducifolia, sistema silvopastoril, pastizales, cuevas.	En-me (N)	Pickford, 1938; Gates, 1977; García, 2005; este estudio.
<i>Dichogaster affinis</i> Michaelsen, 1890.	Pastizales, cuevas.	En-p (E)	Pickford, 1938; Gates, 1977; García, 2005; este estudio.
<i>Dichogaster bolau</i> Michaelsen, 1891.	Pastizales, cuevas.	En-p (E)	Pickford, 1938; Gates, 1977; García, 2005.
<i>Diploctrema murchiei</i> James, 1990.	Sistema silvopastoril, pastizales.	En-me (N)	García, 2005.
<i>Diploctrema oxcutzcabensis</i> (Pickford, 1938).	Cuevas.	En-me (N)	Pickford, 1938; este estudio.
<i>Mayadrilus calakmulensis</i> Fragoso y Rojas, 1994.	Selva mediana, selva baja, acahual.	En-me (N)	Este estudio.
<i>Pontoscolex corethrurus</i> Muller, 185° la sucesión 6	Pastizales.	En-me (E)	García, 2005.
Ocnerodrilido <i>sp. nov.</i>	Milpa	En-hi (N)	Este estudio.