



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
ECOLOGÍA

**“DINÁMICA ESTACIONAL DE LA NEMATOFUNA BAJO EL DOSEL DE *Prosopis laevigata*
(Humb. Y Bonpl. ex Willd.), BIOCOSTRAS Y SUELO DESNUDO EN UNA TERRAZA ALUVIAL
DE ZAPOTITLÁN, PUEBLA”**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ABBID HERNÁNDEZ CHIMAL

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. SALVADOR RODRÍGUEZ ZARAGOZA
FES IZTACALA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM
DR. VÍCTOR RIVERA AGUILAR
FES IZTACALA, UNAM

MÉXICO, D.F. DICIEMBRE, 2015.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
ECOLOGÍA

**“DINÁMICA ESTACIONAL DE LA NEMATOFUNA BAJO EL DOSEL DE *Prosopis laevigata*
(Humb. Y Bonpl. ex Willd.), BIOCOSTRAS Y SUELO DESNUDO EN UNA TERRAZA ALUVIAL
DE ZAPOTITLÁN, PUEBLA”**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ABBID HERNÁNDEZ CHIMAL

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. SALVADOR RODRÍGUEZ ZARAGOZA
FES IZTACALA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM
DR. VÍCTOR RIVERA AGUILAR
FES IZTACALA, UNAM

MÉXICO, D.F. DICIEMBRE, 2015.

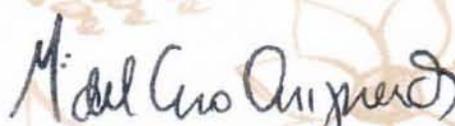
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 14 de septiembre de 2015, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **HERNÁNDEZ CHIMAL ABBID**, con número de cuenta **303024002**, con la tesis titulada "**Dinámica estacional de la nematofauna bajo el dosel de *Prosopis laevigata* (Humb. y Bonpl. ex Willd.), biocostras y suelo desnudo en una terraza aluvial de Zapotitlán, Puebla.**", realizada bajo la dirección del **DR. SALVADOR RODRÍGUEZ ZARAGOZA**:

Presidente: DR. JOHN LARSEN
Vocal: DR. GUSTAVO ALBERTO MONTEJANO ZURITA
Secretario: DR. VICTOR MANUEL RIVERA AGUILAR
Suplente: DRA. CECILIA TERESA XIMÉNEZ GARCÍA
Suplente: DR. HHOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 11 de noviembre de 2015.


DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

AGRADECIMIENTOS

Primeramente, agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por brindarme la formación académica durante mis estudios en la Maestría en Ciencias Biológicas.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada (CVU/Becario: 412506/262588), que me permitió dedicarme de tiempo completo a mis estudios durante la Maestría.

A los programas de becas de posgrado PAEP y COMECYT-2013 por el apoyo recibido.

Esta tesis estuvo financiada por los proyectos de investigación DGAPA-PAPIIT-IN217112 “Estructuración de comunidades microbianas en suelo de leguminosas, cactáceas y costras biológicas de Zapotitlán Salinas, Puebla” y DGAPA-PAPIIT-IN219914 “Distribución de las comunidades de las costras biológicas del suelo, asociadas a cambios en el tipo de vegetación, en un gradiente altitudinal, dentro de la reserva de la biosfera de Tehuacán-Cuicatlán” (responsable Dr. Víctor Manuel Rivera Aguilar).

Al *Dr. Salvador Rodríguez Zaragoza* por la dirección de esta tesis, el conocimiento aportado y las facilidades brindadas para la realización de la misma.

Al *Dr. Homero Julio Eudes Campo Alves* y al *Dr. Víctor Manuel Rivera Aguilar* que como miembros del comité tutorial asesoraron el desarrollo de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Agradezco al *Dr. Salvador Rodríguez Zaragoza* por haberme permitido formar parte del Laboratorio de Ecología Microbiana de la Fes-Iztacala y por su participación y apoyo en las salidas al campo. Es incalculable el conocimiento aportado durante las discusiones de artículos en los seminarios celebrados cada semana.

Al *Dr. Víctor Manuel Rivera Aguilar* porque además de ser miembro del comité tutorial, en todo momento estuvo al pendiente del desarrollo de la tesis, contando con su tiempo y apoyo para las salidas al campo. También le agradezco sus consejos, visión de vida, pláticas de todo tipo de temas y por compartir la pasión del deporte. ¡Profe es un guía excelente para uno que está empezando este camino de la investigación!

Al *Dr. Homero Julio Eudes Campo Alves* que también fue miembro de mi comité tutorial y además tuve la oportunidad de presenciar sus excelentes clases de Ecología. Por sus observaciones puntuales y por aterrizar esta tesis en un mejor plano. Asimismo, le agradezco que me haya abierto las puertas del Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima, del Instituto de Ecología de la UNAM, donde lleve a cabo los análisis físicos y químicos del suelo.

Al *M. en C. Enrique Solís Villalpando* por su apoyo en los análisis físicos y químicos del suelo.

A todos aquellos que formaron parte de este trabajo durante el tiempo que permanecí en la Maestría, empezando por mi novia y compañera *Isabel*, por su apoyo incondicional y por todas aquellas aventuras que hemos compartido a lo largo de todo este tiempo.

A *Angie* y a *Horacio* porque aparte de ser buenos compañeros de trabajo, somos excelentes amigos y quiero felicitarlos por su desarrollo profesional y también por la nueva integrante de la familia “Constancita”.

A *Chucho* por ser un gran amigo y “cuate” tanto en el laboratorio como fuera de él
- ¡Ya vámonos al mariachi!

A *Mario* por su amistad dentro y fuera del laboratorio y por compartir momentos agradables en el deporte.

A los integrantes recientes del equipo de trabajo comenzando por *Marisol* que además de ser compañera de trabajo es una gran amiga, a *Jacobo, Eli, Mariela* y a *David* a quienes les deseo que su camino en esta línea de investigación sea divertido y sin duda que consolidaremos un buen equipo de trabajo.

A *Mayra* y al Laboratorio de Edafología por su apoyo y facilidad recibida en la realización de esta tesis.

A los integrantes del Laboratorio de Ecología Microbiana de la Fes Iztacala que de alguna forma hicieron ameno este viaje durante la Maestría comenzando por *Laurita, Cruz, Erick, Sandra, Carlitos, Jaime, Jorge, Candys, Ana* y al profe *Ramón*.

*A mi familia, amigos y a este
instante llamado*

VIDA



*“Somos un gran conjunto de células que con el tiempo crecen y se reproducen
justamente para que cuando llegue la hora de nuestra muerte, seamos el festín
de los organismos del suelo”*

AHC

ÍNDICE

1. Introducción	1
1.1 <i>Tierras secas y el valle de Zapotitlán</i>	1
1.2 <i>El suelo y su biodiversidad</i>	6
1.3 <i>Pulso de recursos</i>	8
1.4 <i>Nemátodos del suelo</i>	9
1.5 <i>Índices ecológicos</i>	12
2. Planteamiento del problema	16
3. Hipótesis.....	17
4. Objetivo general	18
5. Objetivos particulares.....	18
6. Área de estudio.....	19
7. Material y métodos.....	21
7.1 <i>Muestras</i>	21
7.2 <i>Análisis de suelos</i>	25
7.3 <i>Obtención y determinación de nemátodos</i>	25
7.4 <i>Análisis de datos</i>	27
8. Resultados	30
8.1 <i>Propiedades físicas y químicas del suelo</i>	30
8.2 <i>Abundancia de nemátodos</i>	37
8.3 <i>Riqueza de géneros</i>	38
8.4 <i>Composición</i>	38
8.5 <i>Dominancia</i>	39
8.6 <i>Grupos tróficos</i>	39
8.7 <i>Índices ecológicos</i>	46
8.8 <i>Análisis de conglomerados</i>	49
9. Discusión.....	52
9.1 <i>Diversidad de nemátodos</i>	52
9.2 <i>Composición y dominancia</i>	55
9.3 <i>Estructura trófica</i>	57
9.4 <i>Índices de la nematofauna</i>	59
9.5 <i>Análisis de conglomerados</i>	61

10. Conclusiones	62
11. Aportaciones	63
12. Literatura citada	64

LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

Fig. 1. Heterogeneidad ambiental que presenta las terrazas aluviales de Zapotitlán, Puebla.	2
Fig. 2. Diferentes microambientes pueden observarse en las terrazas de Zapotitlán, Puebla. a) Parches de vegetación formados principalmente por <i>Prosopis laevigata</i> , b) biocostras edáficas y c) suelo desprovisto de vegetación y de biocostras.....	3
Fig. 3. Clasificación de la biota del suelo con respecto al tamaño de su cuerpo (adaptado de Swift et al. 1979).....	7
Fig. 4. La red trófica del suelo y las relaciones funcionales entre los organismos que viven en él (Ingham 1999).....	8
Fig. 5. Esquema de las partes bucales de los grupos tróficos de los nemátodos que viven en el suelo (tomado de Bardgett y Griffith 1997).	11
Fig. 6. Perfil faunístico con los gremios indicadores de la condición de la red trófica del suelo (basal, estructurada y enriquecida). Los gremios son designados y ponderados a lo largo de las trayectorias de enriquecimiento y estructura para la determinación del índice de enriquecimiento (IEn) y el índice de estructura (IEs) (tomado de Ferris et al. 2001).....	14
Fig. 7. Ubicación del valle de Zapotitlán, Puebla (tomado de López et al. 2003).	19
Fig. 8. Climograma utilizado para analizar las precipitaciones mínimas y máximas que fueron utilizadas para establecer las fechas de los muestreos.	20
Fig. 9. Zona de la terraza donde se realizaron los muestreos.....	22
Fig. 10. a) y b) Imágenes donde se observa la orografía y la distancia (2 100 m) que existe entre Zapotitlán (círculo en rojo) y el área donde se realizaron los muestreos (puntos amarillos). c) Imagen del área de estudio y d) imagen del polígono (color verde) donde se llevaron los muestreos.....	24
Fig. 11. Técnica del embudo de Baermann utilizada para la extracción de nemátodos.....	26
Fig. 12. Propiedades físicas y químicas del suelo (a-f). el símbolo * indica en que variables se encontraron interacciones significativas entre las estaciones y los microambientes. Las letras diferentes indican diferencias significativas mediante la prueba de tukey ($p < 0.05$), las mayúsculas entre estaciones y las minúsculas entre microambientes.....	33
Fig. 13. Variaciones en la abundancia de nemátodos entre microambientes y estaciones. Las letras diferentes indican diferencias significativas mediante la prueba de dunn ($p < 0.05$), las mayúsculas entre estaciones y las minúsculas entre microambientes.....	37

Fig. 14. Perfil faunístico donde se muestra las variaciones en la trayectoria de los índices de enriquecimiento y de estructura por parte de los gremios funcionales de los nemátodos entre los microambientes. Estas variaciones fueron mayores en el suelo desnudo y en la biocostras.	48
Fig. 15. La huella metabólica en <i>P. laevigata</i> y en las BC se ubicó por encima del 50% sobre el índice de estructura y fue menor a este porcentaje sobre el índice de enriquecimiento, mientras que en el suelo desnudo la huella fue menor al 50% para ambos índices. El tamaño del rombo indicó que la biomasa de nemátodos fue mayor en PL, mientras que el SD tuvo la menor.....	49
Fig. 16. Análisis de conglomerados que incluye la riqueza y abundancia de nemátodos del suelo bajo el dosel de <i>P. laevigata</i> (PL), en biocostras (BC) y en el suelo desnudo (SD) en dos estaciones: inicio de lluvias (ILL) y lluvias (LL).....	50
Fig. 17. Análisis de conglomerados de las propiedades físicas y químicas del suelo bajo el dosel de <i>P. laevigata</i> (PL), en biocostras (BC) y en el suelo desnudo (SD) en dos estaciones: inicio de lluvias (ILL) y lluvias (LL).....	51
Fig. 18. Análisis de conglomerados de los grupos tróficos de nemátodos bajo el dosel de <i>P. laevigata</i> (PL), en biocostras (BC) y en el suelo desnudo (SD) en dos estaciones: inicio de lluvias (ILL) y lluvias (LL).....	51
Cuadro 1. Clasificación colonizador-persistente (<i>c-p</i>) basada en las estrategias de vida de los nemátodos. Modificado desde Bongers (1990), Bongers y Bongers (1998), Ferris et al. (1999), Martínez (1992) y Wilson (1999).....	13
Cuadro 2. Características de <i>P. laevigata</i> , biocostras y el suelo desnudo que se tomaron en cuenta para los muestreos, así como sus coordenadas geográficas.	23
Cuadro 3. Variación estacional de las propiedades del suelo bajo el dosel de <i>Prosopis laevigata</i> , en biocostras y en el suelo desnudo de una terraza aluvial de Zapotitlán, Puebla.	34
Cuadro 4. Variaciones en las propiedades del suelo bajo el dosel de <i>Prosopis laevigata</i> , en biocostras y en el suelo desnudo de una terraza aluvial de Zapotitlán, Puebla.	35
Cuadro 5. Variaciones en las propiedades del suelo en el inicio de lluvias y en lluvias de una terraza aluvial de Zapotitlán, Puebla.	35
Cuadro 6. Análisis de la varianza factorial (ANOVA factorial) de las propiedades del suelo bajo el dosel de <i>P. laevigata</i> , en biocostras y en el suelo desnudo durante dos estaciones (inicio de	

lluvias y lluvias) en una profundidad de 0-5 cm dentro de una de una terraza aluvial en Zapotitlán, Puebla.	36
Cuadro 7. Variación estacional de la abundancia, estructura trófica e índices ecológicos de la comunidad de nemátodos del suelo (100 g ⁻¹ de suelo seco) bajo el dosel de <i>P. laevigata</i> , en biocostras y el suelo desnudo de una terraza aluvial en Zapotitlán, Puebla.....	41
Cuadro 8. Variaciones significativas de los nemátodos del suelo (100 g ⁻¹ de suelo seco) entre los microambientes.	42
Cuadro 9. Variaciones significativas de los nemátodos del suelo (100 g ⁻¹ de suelo seco) entre las estaciones.	42
Cuadro 10. Abundancia (100 g ⁻¹ de suelo seco) de los nemátodos presentes en el suelo bajo el dosel de <i>P. laevigata</i> , en biocostras y en el suelo desnudo de una terraza aluvial de Zapotitlán, Puebla.....	43
Cuadro 11. Análisis de la varianza de Kruskal-Wallis de la diversidad, estructura trófica e índices ecológicos de la comunidad de nemátodos del suelo bajo el dosel de <i>P. laevigata</i> , en biocostras y en el suelo desnudo durante dos estaciones (inicio de lluvias y lluvias) a una profundidad de 0-5 cm en una terraza aluvial de Zapotitlán, Puebla.	45

RESUMEN

Una manera de comprender los procesos degradativos en los suelos de tierras secas es a través de estudios que incluyan a los microorganismos que habitan en él, debido a que sus comunidades son dinámicas en tiempo y espacio y responden a eventos de perturbaciones antes de que la cubierta vegetal se haya perdido por completo.

En este sentido, los nemátodos del suelo han sido utilizados como bioindicadores ambientales por su alta abundancia, ubicuidad, amplitud trófica y porque responden de manera diferencial ante las perturbaciones. Por lo tanto, el objetivo de este estudio fue determinar la dinámica estacional de la nematofauna edáfica bajo el dosel de *P. laevigata* (PL), en las biocostras (BC) y en el suelo desnudo (SD) de una terraza aluvial en Zapotitlán, Puebla. Se realizaron dos muestreos que correspondieron al inicio de lluvias y lluvias del año 2012, las muestras fueron tomadas a una profundidad de 0-5 cm. Los nemátodos se extrajeron con la técnica del embudo de Baermann, por otra parte; también se determinaron las siguientes propiedades del suelo: contenido gravimétrico de agua (CGA), textura, pH y materia orgánica total (MOT).

Los resultados indicaron que PL fue quien albergó las mejores condiciones microambientales, debido a que tuvo los porcentajes más altos de CGA y MOT, lo que favoreció a que bajo la planta se encontrara la mayor abundancia, riqueza y un número efectivo de especies (NEE) más alto. Asimismo, este microambiente presentó el mayor número de géneros exclusivos (12), pero tuvo la menor dominancia, que significó una mayor partición de recursos entre la nematofauna. Por otra parte, las BC tuvieron una abundancia, riqueza y diversidad menor que la de PL, pero mayor a la del SD, se registraron dos géneros exclusivos que fueron

Heterocephalobus y *Paraxonchium*, mientras que *Tylenchorhynchus* fue el género dominante y también tuvo el nicho ecológico más amplio al presentarse en los tres microambientes. Por último, el SD presentó la menor diversidad y no tuvo géneros exclusivos.

Con respecto a las estaciones, las lluvias (LL) tuvieron una mayor diversidad de nemátodos en comparación con el inicio de lluvias (ILL). En cuanto a los grupos tróficos, los bacterívoros fueron los más abundantes debajo de la planta, mientras que los fitófagos tuvieron el mayor número de individuos en las BC y el SD. Por el contrario, los depredadores presentaron la menor abundancia en los tres microambientes. La vía de descomposición de la MOT que dominó fue la vía bacteriana, excepto para el SD en el inicio de lluvias.

Por otra parte, la huella metabólica reveló que PL tuvo la mayor cantidad de biomasa de nemátodos y que ésta fue superior por parte de la nematofauna que indica una red trófica más compleja, una mayor estabilidad trófica y un suelo más conservado. Por otro lado, las BC también mostraron una estructura trófica compleja, con una buena cantidad de nutrientes, no obstante; la biomasa de nemátodos fue menor que la de PL, lo que indicó que el papel ecológico de las BC en el suelo es menor que el de PL. Por último, el SD tuvo poca disponibilidad de nutrientes en el suelo, la biomasa de nematofauna más baja y la menor complejidad trófica, características que indicaron una perturbación considerable en este microambiente.

ABSTRACT

One way to understand the degradation processes in the soil of drylands is through studies including the organisms that inhabit it, because their communities are dynamic in time and space and respond to events of disturbances before the vegetation cover has been completely lost.

In this sense, the soil nematodes have been used as environmental bioindicators for its high abundance, ubiquity, and trophic amplitude and why differentially respond to perturbation. Therefore, the aim of this study was to determine the seasonal dynamics of soil nematofauna under the canopy of *P. laevigata* (PL) in the biocrusts (BC) and bare soil (SD) of an alluvial terrace Zapotitlán, Puebla. Two samplings that corresponded to the onset of rains and rains of 2012 were conducted, samples were taken at a depth of 0-5 cm. Nematodes were extracted with Baermann funnel technique, on the other hand; soil properties were also determined: gravimetric water content (GWC), texture, pH and total organic matter (TOM).

The results indicated that PL was the one who hosted the best microenvironmental conditions because they had the highest percentages of GWC and TOM, which favored to plant under the highest abundance, richness and a higher effective number of species (ENS). Also, this microenvironment had the highest number of unique genera with 12 but had the lowest dominance, which mean greater resource partitioning between nematofauna.

Moreover, the BC had an abundance, richness and less diversity than PL but higher than the SD, two exclusive genera were identified *Heterocephalobus* and *Paraxonchium* while *Tylenchorhynchus* was the dominant genus and was the one who had the ecological niche wider to occur in the three microenvironments. Finally, the SD had the lowest diversity and genera was not exclusive.

With respect to seasonality, rainfall (LL) had a greater diversity of nematodes compared with the onset of rains (ILL). In relation to trophic groups, the bacterivorous were the most abundant under the plant, while herbivores had the greatest number of individuals in the BC and the SD. On the contrary, the predators had the lowest abundance in the three microenvironments. The way from decomposition of the TOM that dominated was the bacterial way, except for the SD in the onset of rains.

On the other hand, the metabolic fingerprint revealed that PL had the greatest amount of biomass of nematodes and this was higher by the nematofauna indicating a more trophic complex web, a major trophic stability and a more conserved soil. On the other hand, the BC also showed a trophic structure complex, with a good amount of nutrients, however; the biomass of nematodes was lower than that of PL, which indicated that the ecological role of BC in the soil is lower than that of PL. Finally, the SD was the reduced availability of nutrients in the soil, the biomass of nematofauna lower and less complex trophic, characteristics that indicated a major disturbance in the microenvironment.

1. Introducción

1.1 *Tierras secas y el valle de Zapotitlán*

Las tierras secas a nivel global cubren más de 6 billones de hectáreas que representan el 41.3% de la superficie terrestre libre de hielo y existen 4 subtipos de ellas que son las zonas áridas, hiperáridas, semiáridas y subhúmedas secas (Millenium Ecosystem Assessment 2005). Se definen como áreas donde el agua ganada durante la época de lluvias es menor que el agua que se pierde por evapotranspiración, manteniendo una relación menor a 0.65 entre ambos factores (Whitford 2002).

La humedad y la temperatura, son los principales factores abióticos que controlan el funcionamiento de los ecosistemas en las tierras secas (Shreve 1931, Turner et al. 1966, Schlesinger et al. 1990) y estos se caracterizan porque sus recursos tales como el agua, los nutrientes del suelo y la biomasa vegetal, suelen estar distribuidos heterogéneamente en el espacio y en el tiempo (Whitford 2002). Normalmente la disponibilidad de agua es el disparador de las ventanas de actividad biológica en los ecosistemas (Noy-Meir 1973), no obstante; los eventos de lluvia son poco comunes e impredecibles en las tierras secas, lo que las hace sumamente frágiles ante las consecuencias de las perturbaciones.

En México, las tierras secas ocupan alrededor de 101.5 millones de hectáreas que representan poco más de la mitad del territorio (UACH 2011) y en ellas se encuentra más del 60% de las especies endémicas (Toledo y Ordoñez 1998). Una de las regiones semiáridas más sureñas del país, es la reserva de la biósfera de Tehuacán-Cuicatlán ubicada en el estado de Puebla, que tiene una extensión de 10 000 km², posee aproximadamente 3 000 especies de plantas, de las cuales alrededor del 30% son endémicas (Dávila 2003). Dentro de esta reserva se encuentra el valle de Zapotitlán, que cuenta con un sistema de terrazas aluviales, que son pequeñas

plataformas construidas por los propios sedimentos del río que se depositan a los costados del cauce donde la pendiente disminuye (López et al. 2003).

Una de las características que presentan estas terrazas y en general la mayoría de las tierras secas es la heterogeneidad espacial (Perroni 2007) (Fig.1), es decir; existe un paisaje con alternancia entre zonas cubiertas de vegetación, costras biológicas (biocostras) y suelo desnudo (zonas desprovistas de vegetación y de costras biológicas).



Fig. 1. Heterogeneidad ambiental que presenta las terrazas aluviales de Zapotitlán, Puebla.

Las zonas que presentan vegetación se encuentran generalmente agrupadas en parches o islas de fertilidad, que son zonas con una alta densidad vegetal y alta concentración de nutrientes (Perroni 2007). Estas islas de fertilidad constituyen unidades básicas de control de los procesos del funcionamiento del ecosistema, regulando a escala local la cantidad de nitrógeno, carbono y fósforo que ingresa, se almacena y se transforma en el suelo, influyendo en la productividad y diversidad de especies (Perroni 2007).

La vegetación dominante en los parches de las terrazas de Zapotitlán es el mezquital, donde *Prosopis laevigata* (Humb. y Bonpl. ex Willd.) es la especie vegetal dominante (Valiente-Banuet et al. 2001). Esta especie es un arbusto perenne que desempeña un papel clave en el funcionamiento y la actividad en este ecosistema, debido a que permite que plantas de menor tamaño crezcan bajo su dosel (Wallwork 1976, Perroni 2007, Whitford 2002) (Fig. 2a). *P. laevigata* florece y fructifica durante la estación seca, llegando a una productividad óptima de florecimiento y fructificación cuando la temperatura es máxima. Este patrón reproductivo se puede atribuir a que las raíces de este arbusto pueden penetrar hasta 15 m de profundidad y con ello aprovechar el agua almacenada en las profundidades del suelo (Crosswhite y Crosswhite 1984, Pavón y Briones 2001).

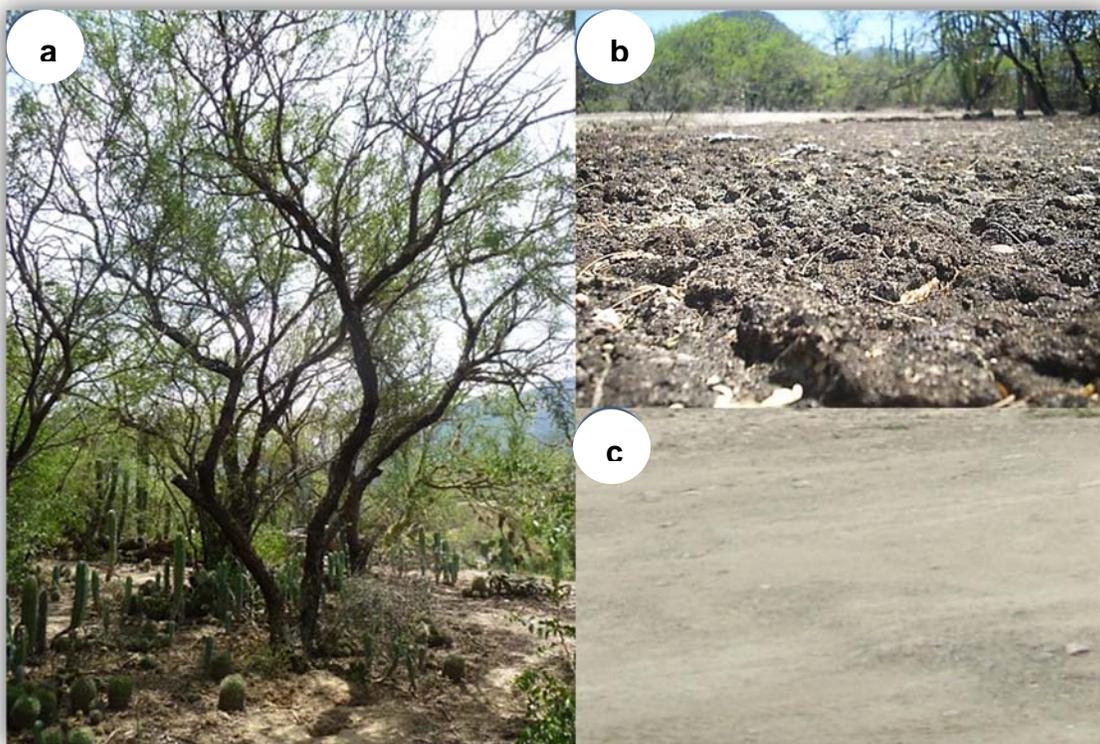


Fig. 2. Diferentes microambientes pueden observarse en las terrazas de Zapotitlán, Puebla. a) Parches de vegetación formados principalmente por *Prosopis laevigata*, b) biocostras edáficas y c) suelo desprovisto de vegetación y de biocostras.

Por otra parte, las zonas del suelo que no están ocupadas por las plantas suelen estar tapizadas con biocostras (BC), que son capas superficiales que están compuestas principalmente de cianobacterias, algas, líquenes y musgos, ellas cubren los espacios entre las plantas y las áreas relativamente poco alteradas y pueden constituir hasta el 70% o más de la cubierta del suelo en sitios con baja densidad de vegetación (Belnap 2002) (Fig. 2b). Las BC cumplen funciones importantes en el ciclo de los nutrientes de las zonas áridas, ya que contribuyen a la fijación de carbono a través de las cianobacterias, algas, briofitas y líquenes, y al mismo tiempo pueden fijar nitrógeno mediante las cianobacterias (Belnap 2002). También, las BC son importantes en la absorción de agua, debido a que las cianobacterias que habitan en ellas a través de un mucilago que secretan pueden absorber hasta diez veces más de su volumen en agua y posteriormente liberarla lentamente al suelo una vez que termina la lluvia (Belnap 2002). Las BC del valle de Zapotitlán están constituidas principalmente por cianobacterias, que han sido observadas en todas la BC del valle, mientras que los musgos y líquenes se han encontrado en el 83% de ellas (Rivera et al. 2009).

De manera general, tanto la vegetación como las biocostras juegan un papel esencial en el mantenimiento de los ecosistemas en las tierras secas a largo plazo, debido a que estos elementos le confieren estabilidad física al suelo y reducen el riesgo de erosión, aumentan la fertilidad a través de la retención de partículas orgánicas, mejorando significativamente las condiciones ambientales en comparación con el suelo desnudo (Reynolds et al. 2001, Rivera y Manuell 2004). Asimismo, la vegetación y las costras biológicas forman microambientes especiales (Noy-Meir 1985), que son el marco de interacción entre la matriz del suelo, las plantas y los microorganismos.

Por último, se encuentra el suelo desnudo (SD), que son zonas desprovistas de vegetación y de biocostras, que por lo general presentan algún grado de degradación (Oropeza 2007) (Fig. 2c).

Actualmente hay un gran interés en las tierras secas a nivel mundial debido a que entre el 10 y el 20% de ellas presentan desertización (Millenium Ecosystem Assessment 2005), que se define como un proceso de degradación en el cual los suelos pierden su capacidad productiva y económica (Reynolds y Stafford-Smith 2002). En México, la degradación edáfica afecta al 43% de las tierras secas, de esta superficie cerca del 94% presenta niveles de degradación de ligera a moderada, la erosión eólica es el principal factor degradativo en las zonas áridas y semiáridas, mientras que la degradación química predomina en las zonas subhúmedas secas (UACH 2011).

En Zapotitlán, las terrazas ocupan una superficie aproximada de 3 500 ha, de las cuales el 40% se clasifica como áreas degradadas y el 20% como muy degradadas (López et al. 2003). Estos cambios de estado, donde los suelos dejan de ser productivos para convertirse en suelos degradados son difíciles de revertir debido a la pérdida de la vegetación original y su biota asociada, dando como resultado la formación de cárcavas, un aumento de la escorrentía, de la erosión y el empobrecimiento interno de los nutrientes en el suelo (Oropeza 2007, Bisset et al. 2013).

Una aproximación para entender estos procesos degradativos, es a través de estudios que incluyan a las especies que viven en el suelo, debido a que sus comunidades son dinámicas en tiempo y espacio y porque en este lugar se encuentra la mayor diversidad de organismos presentes en los ecosistemas terrestres (Wardle 2002), además en el suelo se llevan procesos clave a nivel ecosistémico como la descomposición de la materia orgánica, que contribuye al flujo de carbono anual en un 70%, lo que representa 68 Pg C año⁻¹ (Raich y Schlesinger 1992, en Aerts 1997). También, en este sitio se lleva a cabo el reciclaje de los nutrientes y el secuestro de carbono (habiendo tres veces más C en el suelo que en la atmósfera o en la vegetación) (Schmidt et al. 2011).

1.2 *El suelo y su biodiversidad*

El suelo es definido como la capa más superficial de la corteza terrestre libre de hielo, está formado por una matriz mineral de arenas, limos y arcillas; con cantidades variables de agua, gases y materia orgánica en varios estados de descomposición (Bardgett 2005). El suelo proporciona un medio en el que una amplia variedad de organismos viven e interaccionan y ellos no solo usan al suelo como hábitat y una fuente de energía, sino que también contribuyen a su formación. En este sentido, hay estimaciones que indican que 1 g de suelo puede contener hasta 50 000 especies de bacterias (Curtis et al. 2002, Torsvik et al. 2002) y 200 m lineales de hifas fúngicas (Read 1992, Bardgett et al. 1993), además se han encontrado hasta 89 especies de nemátodos en un solo un núcleo de suelo extraído de un bosque tropical de Camerún (Bloemers et al. 1997) y 159 especies de ácaros han sido identificados en un parche de suelo de una pradera en Kansas (St John et al. 2006).

La biodiversidad edáfica abarca varios órdenes de magnitud con respecto al tamaño del cuerpo, y se divide en: microflora (hongos y bacterias), microfauna (organismos menores a 0.1 mm ej. nemátodos y protozoos), mesofauna (organismos que tienen una longitud de 0.1 hasta los 2 mm, por ej. los enquitreidos, ácaros y colémbolos principalmente) y la macrofauna (organismos mayores a 2 mm ej. lombrices de tierra, termitas, hormigas y los milpiés) (Wardle 2002) (Fig. 3).

Los organismos edáficos son importantes en los ecosistemas porque procesan vía alimentación una gran cantidad de hojarasca, exudados radiculares y restos de animales, que posteriormente son metabolizados e incorporados en su biomasa para su propio crecimiento y reproducción. Parte de esta materia es desechada al suelo (por medio de sus deyecciones) como producto de su metabolismo (CO_2 y nutrientes inorgánicos) y estos son utilizados por las plantas para su crecimiento (Chapin III et al. 2011).

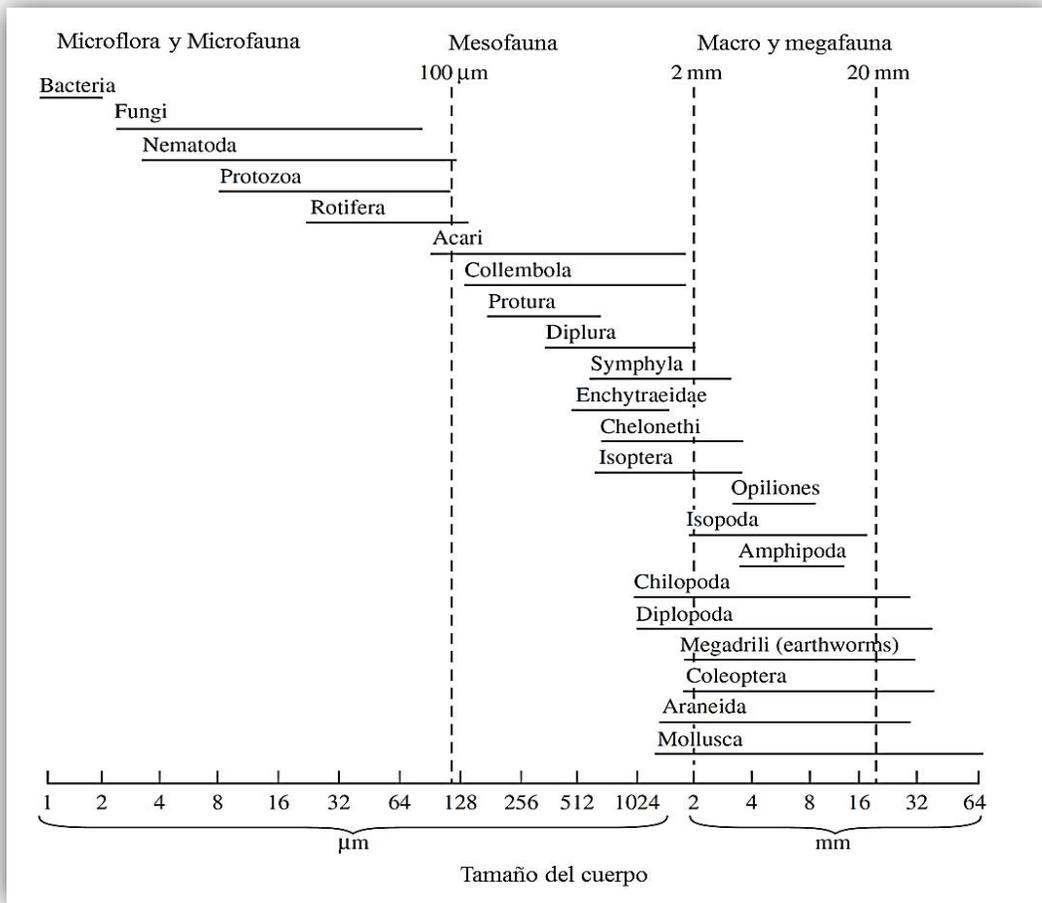


Fig. 3. Clasificación de la biota del suelo con respecto al tamaño de su cuerpo (adaptado de Swift et al. 1979).

Por lo tanto, las actividades de los organismos del suelo y las interacciones entre ellos rigen en última instancia la disponibilidad de los nutrientes requeridos para la productividad vegetal (Wardle 2002) y contribuyen al reciclaje de la materia y al flujo de la energía en la red trófica del suelo (Bongers y Ferris 1999) (Fig. 4).

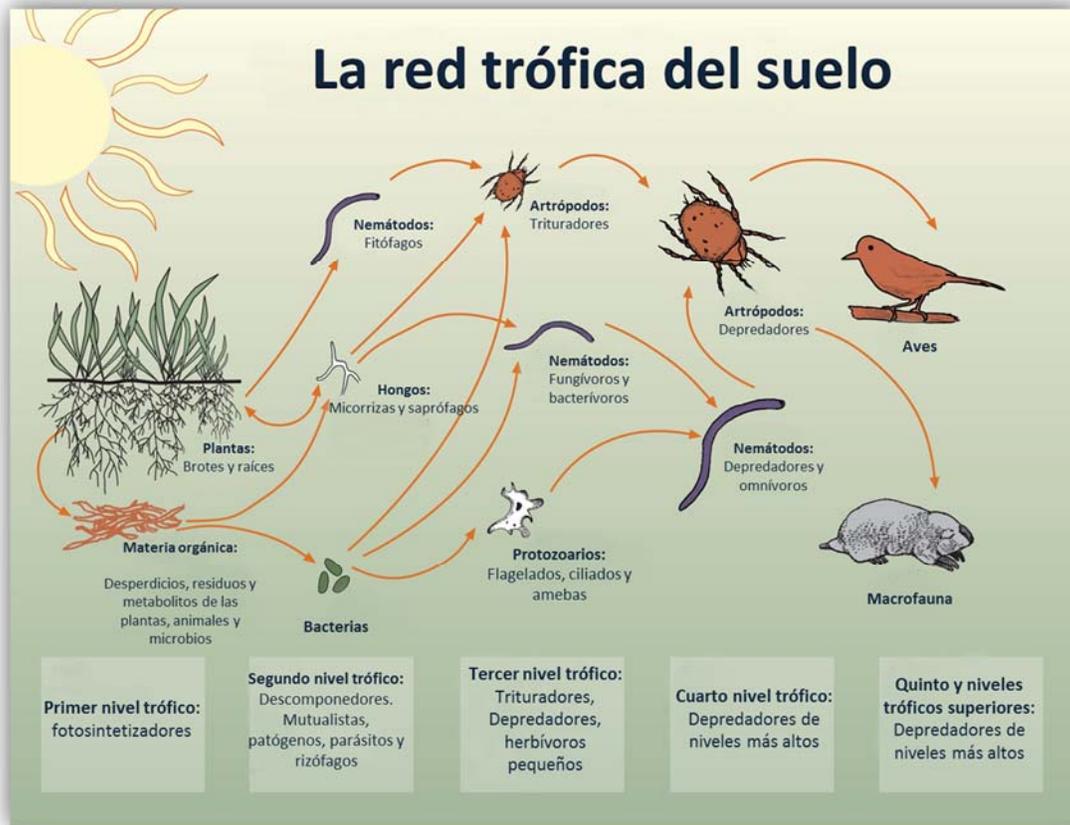


Fig. 4. La red trófica del suelo y las relaciones funcionales entre los organismos que viven en él (Ingham 1999).

1.3 Pulso de recursos

En general, las tierras secas experimentan breves periodos o pulsos de agua, por lo tanto, los procesos ecológicos en estos ecosistemas se encuentran acoplados a los pulsos de recursos (Noy-Meir 1973, Knapp et al. 2008) que son definidos como episodios donde hay un incremento en la disponibilidad de recursos en el espacio y tiempo que combinan su baja frecuencia (rareza), gran magnitud (intensidad) y corta duración (brevedad) (Yang et al. 2008), estos eventos se ven interrumpidos por periodos de inactividad cuando la humedad en el suelo es escasa (Collins et al. 2014).

En estos ecosistemas, la mayoría de los organismos de la red trófica del suelo son los primeros en responder a los pulsos de recursos como la disponibilidad de agua, de nutrientes del suelo y biomasa vegetal. Por ejemplo, los pulsos pequeños y de corta duración pueden activar únicamente las tasas fisiológicas de los microorganismos del suelo que viven sobre la superficie. Cuando los pulsos llegan a ser más grandes y de larga duración (por ej. en la estación lluviosa), se mantienen las actividades de los microorganismos y además se activan las respuestas fisiológicas de los organismos más grandes, primero la de los invertebrados del suelo, después la de las plantas superiores y posteriormente la de los consumidores de éstas y así sucesivamente. Por otra parte, la mayoría de las especies se encuentran en estados de resistencia o latencia en las estaciones secas y tienen una estrategia de vida que responde al pulso de recursos (Noy-Meir 1973).

1.4 Nemátodos del suelo

Dentro de la red trófica edáfica, se encuentra un grupo de invertebrados que son los nemátodos, conocidos también como gusanos redondos, ellos son considerados los metazoos más abundantes del suelo, por lo que poseen un valor intrínseco alto de información (Yeates et al. 1993, Bongers y Bongers 1998, Bongers y Ferris 1999). Se estima que hay entre 40 000 y 10 000 000 especies de nemátodos (Blaxter 1998, Yeates y Boag 2006) aunque en la actualidad solo se conocen cerca de 27 000, la gran mayoría de ellos son de vida libre (60-80%) (Neher 2010). Los nemátodos del suelo miden de 40 μm hasta 2.0 mm de longitud (Neher 2010) y poseen una morfología simple: tienen una boca (apertura oral) que lleva a un estoma (cavidad bucal) conectado con el lumen de un músculo y/o faringe glandular (esófago) que conduce a un intestino, un recto y un ano. El cuerpo es cilíndrico o en forma de huso y la cola se encuentra posterior al ano y varía enormemente en longitud (Yeates et. al. 2009).

La abundancia y ubicuidad de los nemátodos les ha permitido alcanzar densidades hasta de 30 millones de ind./m² en un bosque de roble (Volz 1951) y 10 millones de

ind./m² en pastos de tierras bajas altamente productivas (Yeates et al. 1997), incluso en suelos que están contaminados con metales pesados, las densidades alcanzan hasta 260 000 ind./m² (Bardgett et al. 1994).

Los nemátodos viven principalmente en los sitios donde hay una mayor disponibilidad de humedad y una alta tasa de descomposición de la materia orgánica, por ej. debajo de las plantas (Yeates et al. 1983, Wasilewska 1995, Neher 2001, De Deyn et al. 2004). Asimismo, la nematofauna ha sido encontrada en muchos ambientes incluso en ecosistemas extremos como los áridos y semiáridos donde la disponibilidad de agua es limitada (Freckman y Mankau 1997, Treonis et al. 1999, Wall y Virginia 1999, Porazinska et al. 2002). Una de las estrategias que les permite sobrevivir en estos ambientes es por medio de la anhidrobiosis “vida sin agua” (Girad 1984), que es un estado de inactividad empleado en respuesta a la desecación (Keilin 1959, Cooper y VanGundy 1971, Crowe et al. 1992). La anhidrobiosis se caracteriza por una pérdida de agua corporal (mayor a un 99% en algunos casos) y una disminución de la actividad metabólica, que es revertida cuando hay una re-hidratación (Crowe et al. 1992).

Los nemátodos son considerados uno de los principales intermediarios en el reciclaje de nutrientes en la red trófica del suelo (Yeates et al. 1993), debido a la variedad de sus hábitos alimenticios que les permite alimentarse directamente sobre las plantas (ej. *Aphelenchoides* sobre la parte foliar, *Ditylenchus* sobre los tallos, *Pratylenchus* y *Meloidogyne* sobre las raíces) y las algas unicelulares (ej. *Chromadorita*, *Pareudiplogaster* y *Daptonema*), o sobre los microbios asociados con el material vegetal en descomposición (ej. *Aphelenchus* y *Filenchus* sobre las hifas de los hongos; *Rhabditis*, *Plectus*, *Leptolaimus* y *Monhysterida* sobre las bacterias). También existen nemátodos depredadores de nemátodos y de otros microinvertebrados (ej. *Mononchus*, *Nygolaimus*, *Enoploides*, *Sphaerolaimus*). Además, hay nemátodos que se alimentan en más de un nivel trófico y son clasificados como omnívoros (Yeates et al. 2009). De esta manera, la nematofauna

se encuentra representada en toda la red trófica y los grupos principales que la conforman son los fitófagos, fungívoros, bacterívoros, depredadores y omnívoros (Fig. 5).

Otro aspecto importante es la relación C:N entre los nemátodos y sus alimentos, ya que las diferencias en éstas, conducen inevitablemente a la excreción de minerales. Por ejemplo, se ha calculado que a partir de la materia ingerida, los nemátodos liberan a través de su cutícula en forma de CO₂ cerca del 40% del carbono ingerido (Klekowski et al. 1972, Ferris et al. 1995). De manera similar pasa con el nitrógeno, donde la relación C:N de la biomasa de muchas bacterias está en el rango de 4:1 mientras que la de los nemátodos bacterívoros se encuentra alrededor de 5.9:1 (Ferris et al. 1997). La relación C:N de los hongos tiene un promedio de 8.5:1 mientras que la de los nemátodos que los ramonean es de 9.1:1 (Chen y Ferris 1999). Por estas razones, los nemátodos eliminan el exceso de nitrógeno mediante sus deyecciones en forma de amonio, el cual es captado de manera directa por plantas y otros microorganismos que viven en el suelo (aquí aplica el dicho que dice “la basura de uno es el tesoro de otro”). De esta forma, los nemátodos mejoran la disponibilidad del nitrógeno mineral en el suelo en un 20% o más (Ferris et al. 1998).

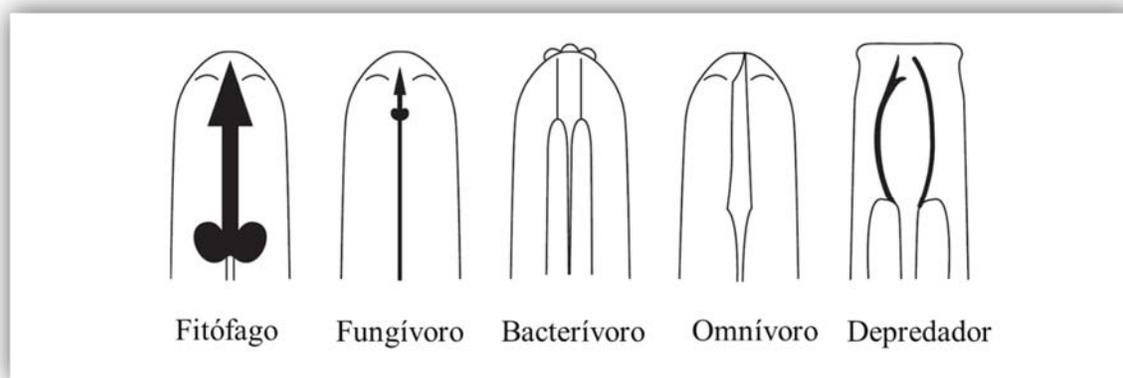


Fig. 5. Esquema de las partes bucales de los grupos tróficos de los nemátodos que viven en el suelo (tomado de Bardgett y Griffith 1997).

Por todo lo anterior, los nemátodos han sido empleados como indicadores de la estructura y función de las comunidades edáficas (Neher y Campbell 1996, Neher et al. 1998); y de acuerdo a las estrategias de vida de las especies, la diversidad y estructura trófica de sus comunidades; ellos pueden indicar diferentes grados de perturbación, estrés, recuperación o estabilidad en el suelo (Bongers 1999).

1.5 Índices ecológicos

Hay índices que han sido desarrollados específicamente para el análisis de la estructura trófica y función de la nematofauna. Uno de ellos es el índice de madurez (IM) propuesto por Bongers (1990), que muestra el estado sucesional de la comunidad de nemátodos; en él se incluye las estrategias de vida (valores *c-p*) (Cuadro 1) y únicamente considera para su cálculo a los nemátodos de vida libre excluyendo a los fitoparásitos. Este índice es considerado una medida de perturbación ambiental en el que valores bajos (1) indican perturbación o enriquecimiento de nutrientes en el ambiente y valores altos (3 y 4) indican estabilidad en el sistema.

Una modificación a este índice fue propuesta por Bongers y Bongers (1998), tomando en cuenta únicamente a los nemátodos de vida libre con valores *c-p* 2-5, debido a que los nemátodos *c-p* 1 responden positivamente tanto al efecto de un enriquecimiento por nutrientes como uno originado por algún contaminante, esto a partir de que en algunos estudios se ha observado que un contaminante puede convertirse en un recurso para algún componente microbiano. En este sentido, el efecto de un contaminante en la nematofauna puede disminuir la abundancia de los nemátodos con valores *c-p* altos (3-5), mientras que para los nemátodos con valores *c-p* 1 puede actuar como un recurso. Por lo anterior, los nemátodos con valores *c-p* 1 son excluidos del cálculo del IM, ya que su inclusión puede sobrestimar un enriquecimiento por nutrientes en el suelo, enmascarando el efecto del factor contaminante (Bongers y Korthlas, 1993).

Cuadro 1. Clasificación colonizador-persistente (*c-p*) basada en las estrategias de vida de los nemátodos. Modificado desde Bongers (1990), Bongers y Bongers (1998), Ferris et al. (1999), Martínez (1992) y Wilson (1999).

Escala colonizador-persistente (*c-p*): Asignación de los taxa de nemátodos del suelo y dulceacuícolas en una escala lineal del 1 al 5 de acuerdo a sus características *r* y *k*.

***c-p* 1:** su tiempo generacional es corto, tienen huevos pequeños y una alta tasa de fecundidad; principalmente son bacterívoros que se alimentan continuamente en sitios enriquecidos con nutrientes.

***c-p* 2:** tienen un tiempo generacional más largo y con menor fecundidad que los del grupo *c-p* 1, son muy tolerantes a condiciones adversas y pueden ser criptobióticos. La mayoría son bacterívoros y fungívoros.

***c-p* 3:** su tiempo generacional es largo y tienen una mayor sensibilidad a las condiciones adversas. Principalmente son fungívoros, bacterívoros y depredadores.

***c-p* 4:** Poseen un tiempo generacional largo, tienen una fecundidad baja y son sensibles a las perturbaciones. Este grupo está compuesto mayormente por omnívoros de tamaño pequeño.

***c-p* 5:** Tienen el tiempo generacional más largo, con el tamaño de cuerpo más grande, son muy sensibles a las perturbaciones. En este grupo predominan los omnívoros y depredadores.

Otro índice es el de la proporción fungívoros/bacterívoros (FG/B), que toma en cuenta a los descomponedores (bacterias y hongos), mostrando de manera indirecta por medio del cociente entre la abundancia de los nemátodos fungívoros y bacterívoros, si la descomposición de la materia orgánica en el suelo es por vía bacteriana (rápida) o por vía fúngica (lenta) (Coleman et al. 1983, Moore 1994).

Con el avance en las investigaciones y la validación de modelos, se han desarrollado otros índices que incluyen la clasificación de los gremios funcionales de la nematofauna como una base para el estudio y comparación de los procesos del ecosistema (Bongers y Bongers 1998, Bongers y Ferris 1999). Entre estos índices se encuentra el de enriquecimiento (IEn) y el de estructura (IEs) descritos por Ferris et al. (2001). Estos índices son descriptores de la red trófica del suelo y se representan como una matriz de hábitos alimenticios que incluyen características biológicas, de historia de vida y ecológicas de los nemátodos con base en la clasificación *c-p*. De tal manera, que estos índices consideran a la mayoría de los

nemátodos clasificados *c-p* 2 como basales, tanto para la trayectoria de enriquecimiento como para la de estructura en la red trófica del suelo; mientras que los bacterívoros *c-p* 1 y los fungívoros *c-p* 2 son indicadores de enriquecimiento, por último; todos los nemátodos con hábitos alimenticios en *c-p* 3-5 son indicadores de estructura. Los indicadores de los gremios funcionales son ponderados de acuerdo a su crecimiento y a sus tasas metabólicas (utilización del recurso) sobre el eje de enriquecimiento, y por otra parte, las estimaciones del grado de conectividad trófica son determinadas por el número de nemátodos con clasificación *c-p* 3-5 (Fig. 6).

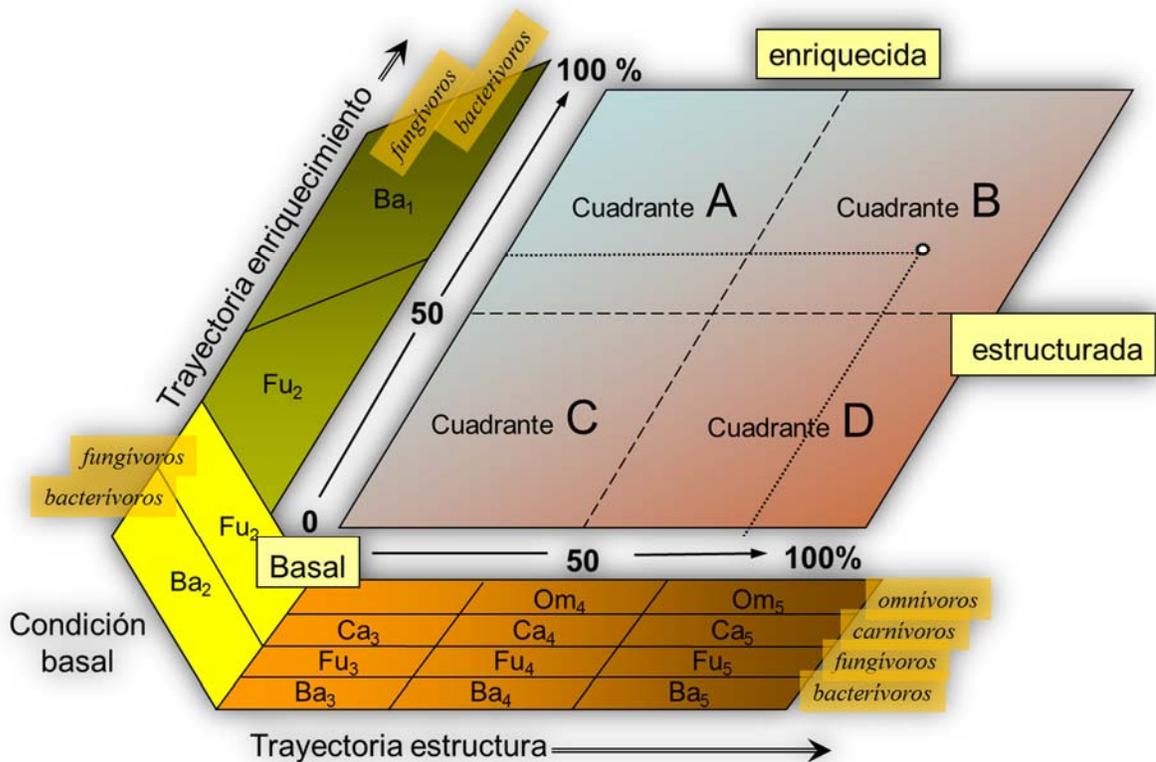


Fig. 6. Perfil faunístico con los gremios indicadores de la condición de la red trófica del suelo (basal, estructurada y enriquecida). Los gremios son designados y ponderados a lo largo de las trayectorias de enriquecimiento y estructura para la determinación del índice de enriquecimiento (IEn) y el índice de estructura (IEs) (tomado de Ferris et al. 2001).

Los índices anteriores son herramientas descriptivas útiles para evaluar la red trófica y la condición del ecosistema, pero no proporcionan información sobre la magnitud de las funciones en el ecosistema, en este sentido diferentes ensambles de comunidades con abundancias altas o bajas pueden tener los mismos índices de diversidad, el mismo IM o el mismo IEn e IEs. Para resolver este inconveniente, Ferris (2010) desarrolló el concepto de huella metabólica argumentando que la biomasa y el metabolismo de los nemátodos tienen un gran valor como medidas de importancia en los estudios ecológicos. La huella metabólica consta de un componente de producción y uno de respiración; el componente de producción es la cantidad de carbono que es destinado para el crecimiento y la producción de huevos a lo largo de todo el ciclo de vida de un nemátodo, mientras que el componente de respiración evalúa la utilización de C que es utilizado en todas las actividades metabólicas. Este índice ya ha sido evaluado en diferentes ambientes y ha identificado diferencias significativas en sitios donde los demás índices no lo han hecho, no obstante; se deben de incluir todos los índices debido a que proporcionan información detallada y complementan al análisis de la huella metabólica (Ferris 2010).

2. Planteamiento del problema

Zapotitlán pertenece a una zona semiárida que cuenta con un sistema de terrazas aluviales donde existen áreas con vegetación de tipo parche y biocostras, que aumentan la fertilidad del suelo y le confieren estabilidad física. Sin embargo, también hay zonas de suelo desnudo, que son consecuencia de la degradación edáfica que afecta al 60% del área de las terrazas aluviales.

Para entender los procesos degradativos en el suelo, es necesario realizar estudios donde se incluyan a los microorganismos que habitan en él, debido a que sus comunidades son dinámicas en tiempo y espacio y responden a eventos de perturbaciones antes de que la cubierta vegetal se haya perdido por completo.

Dentro de esta microbiota, se encuentra los nemátodos, que han sido utilizados como bioindicadores ambientales por su alta abundancia, ubicuidad, amplitud trófica y su respuesta diferencial ante perturbaciones; y a través del análisis de su diversidad, estructura trófica e índices específicos permiten conocer las condiciones en las que se encuentra el suelo.

Por lo anterior, en el presente estudio nos interesó contestar la siguiente pregunta:

*¿Cuál es la dinámica estacional de la nematofauna edáfica bajo el dosel de *Prosopis laevigata*, en biocostras y en el suelo desnudo de una terraza aluvial en Zapotitlán, Puebla?*

3. Hipótesis

Si *P. laevigata* y las biocostras propician condiciones edáficas favorables en comparación con el suelo desnudo, y si estas son lo suficientemente distintas para modificar la diversidad y estructura trófica de la nematofauna, entonces se espera observar:

Una mayor diversidad de nemátodos bajo el dosel de *P. laevigata*, seguido de las biocostras y por último el suelo desnudo. La abundancia de nemátodos fitófagos será alta en *P. laevigata* y en las biocostras, además habrá más omnívoros y depredadores en *P. laevigata* y menos en el suelo desnudo, y en este último se encontrará una mayor proporción de nemátodos bacterívoros.

Por otra parte, la lluvia es un disparador de la actividad biológica, entonces habrá un aumento significativo en la diversidad y en la abundancia de todos los grupos tróficos de la nematofauna en la temporada de lluvias.

4. Objetivo general

Determinar la dinámica estacional de la nematofauna del suelo bajo el dosel de *P. laevigata*, en las biocostras y en el suelo desnudo de una terraza aluvial en Zapotitlán, Puebla.

5. Objetivos particulares

En el suelo bajo el dosel de *P. laevigata* (PL), en las biocostras (BC) y en el suelo desnudo (SD) a una profundidad de 0-5 cm y en dos estaciones que corresponden al inicio de lluvias (ILL) y lluvias (LL) se planteó:

- Determinar propiedades físicas y químicas del suelo: contenido gravimétrico de agua (CGA), textura, pH y materia orgánica total (MOT).
- Determinar la diversidad y grupos tróficos de la nematofauna edáfica.
- Determinar la información que comparten los microambientes y las estaciones con base en la diversidad, estructura trófica y las propiedades físicas y químicas del suelo.

6. Área de estudio

El presente estudio se realizó en una terraza aluvial que se ubica en el valle de Zapotitlán, Puebla, México; que se localiza en la parte oeste del valle de Tehuacán entre los $18^{\circ} 12'$ y $18^{\circ} 25'$ latitud norte y $97^{\circ} 24'$ a $97^{\circ} 25'$ longitud oeste (Fig.7). El clima que presenta el valle de Zapotitlán de acuerdo al sistema de Köppen modificado por García (1973), corresponde a un clima semicálido con lluvias en verano (BSohw), la temperatura media mensual más baja se presenta en enero siendo de 17.2°C y la temperatura media más alta es de 25.4°C que aparece durante el mes de mayo. La precipitación media mensual mínima es en noviembre con 1.62 mm, mientras que la máxima se presenta en septiembre con 81.5 mm. La temporada de lluvias se divide en dos períodos: lluvias ligeras que son en junio y lluvias torrenciales que se presentan en septiembre (Fig. 8).

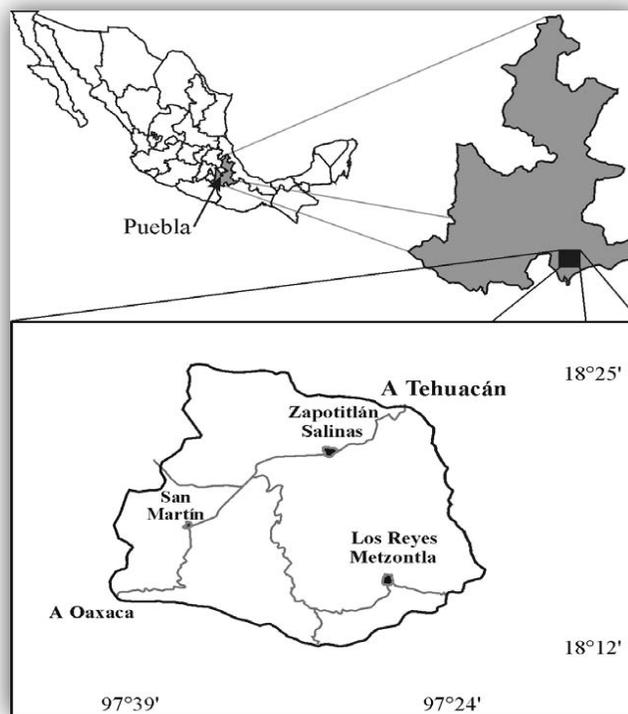


Fig. 7. Ubicación del valle de Zapotitlán, Puebla (tomado de López et al. 2003).

Climograma de Zapotitlán, Puebla, (20002009)

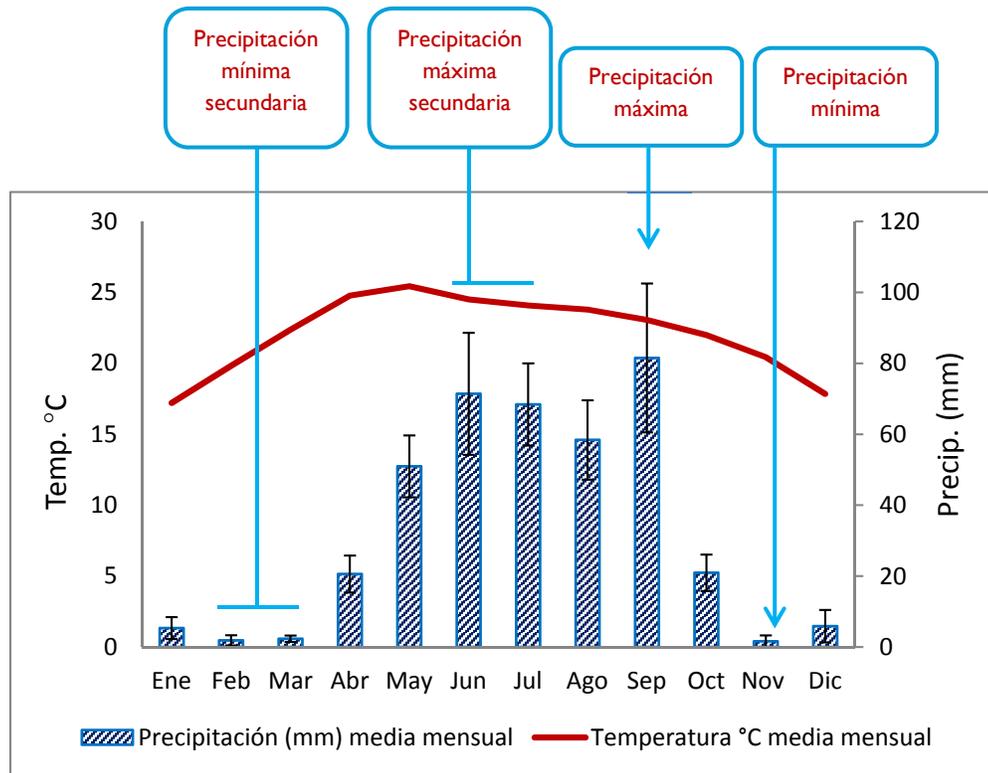


Fig. 8. Climograma utilizado para analizar las precipitaciones mínimas y máximas que fueron utilizadas para establecer las fechas de los muestreos.

Zapotitlán presenta una variación altitudinal que va de los 1420 a los 2600 msnm y se encuentra rodeado por un conjunto de elevaciones de origen tectónico formadas por plegamientos de rocas calizas marinas, lutitas y areniscas (Muñoz et al. 2007a).

La historia geológica se remonta al paleozoico superior, cuando se formó el complejo basal (basamento cristalino, según Barceló-Duarte1978) de origen meta-ígneo. Posteriormente en el Cuaternario, se presentaron procesos erosivos muy intensos que permitieron la acumulación de depósitos fluviales, principalmente en las zonas bajas cerca del cauce de los ríos producto de la erosión de las unidades existentes (Muñoz et al. 2007a).

Los grupos de suelos identificados son los leptosoles, regosoles, calcisoles y fluvisoles. Los leptosoles y regosoles son los que están distribuidos más

ampliamente en el área y debido al desarrollo incipiente que presentan son considerados como suelos jóvenes, siendo la dureza del material litológico y la falta de precipitación los principales factores que limitan su desarrollo. Los calcisoles son los suelos de mayor madurez morfológica, se distribuyen hacia el oeste y noroeste del valle, sobre las laderas cóncavas, rectas y planicies. El material parental está conformado por calizas, conglomerados calcáreos y sedimentos calcáreos. Por último, hacia las partes de menor altitud y de relieve plano, se presentan los suelos identificados como fluvisoles, de origen transportado y se encuentran asociados a las tofoformas de terrazas y a materiales sedimentarios recientes (Muñoz et al. 2007a).

La vegetación dominante en las terrazas es el mesquital, dominado por *Prosopis laevigata* (Humb. y Bonpl. ex Willd.) (Mimosaceae) y otras leguminosas como *Parkinsonia praecox* (Ruiz y Pav. ex Hook.) y *Mimosa Luisana* Brandege (Mimosaceae) con una prevalencia de cactus columnares (Valiente-Banuet et al. 2001). El suelo es utilizado para la ganadería extensiva y la agricultura de temporal (López et al. 2003).

7. Material y métodos

7.1 Muestras

Se llevaron a cabo dos muestreos dentro de la terraza aluvial (Fig. 9). Para definir las fechas se tomó en cuenta los datos de precipitación y temperatura (2000-2009) proporcionados por el Servicio Nacional Meteorológico (SNM) (Fig.8). De tal manera; que el primer muestreo se realizó a finales de mayo y correspondió a la temporada del inicio de lluvias, mientras que el segundo muestreo se llevó a mediados de septiembre durante la temporada de lluvias. Los muestreos se hicieron en el año 2012 (Fig. 9).



Fig. 9. Zona de la terraza donde se realizaron los muestreos.

Los muestreos fueron de tipo dirigido y se llevaron a cabo bajo el dosel de 4 individuos de *P. laevigata*, 4 sitios con biocostras y 4 sitios de suelo desnudo, todos ellos en diferentes sitios de la terraza con una separación mínima de 5 m entre cada unidad de muestreo. Las características que se tomaron en cuenta en los microambientes fueron: la similitud en el tamaño de los árboles en *P. laevigata*, que la cobertura de las biocostras fuera mayor o igual a 2 m² y que en el suelo desnudo no se observará a simple vista la presencia de biocostras (Cuadro 2).

Las muestras fueron de 2 kg aproximadamente, tomadas a una profundidad de 0-5 cm, se obtuvieron con nucleadores de acero inoxidable de 10 cm de diámetro. Las perforaciones en el suelo se hicieron dentro de los primeros 50 cm alejados del tronco de *P. laevigata*, mientras que en las biocostras y en el suelo desnudo los orificios se hicieron directamente sobre estos microambientes.

Cada uno de los sitios muestreados fueron georreferenciados con un GPS (Garmin modelo 60CSx), las muestras se guardaron en bolsas autosellables Ziploc® previamente rotuladas y por último, se transportaron en una hielera al Laboratorio de Microbiología ubicado en la UBIPRO de la FES-Iztacala, UNAM.

Con las coordenadas geográficas de los sitios muestreados y con el software Google™ earth se obtuvieron las imágenes donde se ubicaron los puntos de los muestreos, además se trazó un polígono para calcular el área del lugar que fue de 6275.494 m², con un perímetro de 318.066 m (Fig. 10).

Cuadro 2. Características de *P. laevigata*, biocostras y el suelo desnudo que se tomaron en cuenta para los muestreos, así como sus coordenadas geográficas.

Microambiente	Individuo y/o zona de muestreo	Altura (m)	Diámetro de la cobertura (m)	Densidad (ind./10 m ²)	Coordenadas geográficas (Lat. /Long.)
<i>Prosopis laevigata</i>	1	4.30	5.45	1	18° 19' 32.0514" N, 97° 27' 17.892 O"
	2	5.33	5.22	1	18° 19' 31.6914 N", 97° 27' 17.892 O"
	3	4.03	5.30	1	18° 19' 31.4394 N", 97° 27' 17.8554 O"
	4	5.02	5.30	1	18° 19' 31.6914 N", 97° 27' 17.748 O"
Biocostras	1	-----	≥ 2	-----	18° 19' 31.3674 N", 97° 27' 17.9994 O"
	2	-----	≥ 2	-----	18° 19' 32.16 N", 97° 27' 18.1794 O"
	3	-----	≥ 2	-----	18° 19' 32.3034 N", 97° 27' 18.2874 O"
	4	-----	≥ 2	-----	18° 19' 31.944 N", 97° 27' 17.928 O"
Suelo desnudo	1	-----	-----	-----	18° 19' 32.4114 N", 97° 27' 17.244 O"
	2	-----	-----	-----	18° 19' 32.3394 N", 97° 27' 16.92 O"
	3	-----	-----	-----	18° 19' 32.6634 N", 97° 27' 17.1354 O"
	4	-----	-----	-----	18° 19' 32.952 N", 97° 27' 17.6754 O"

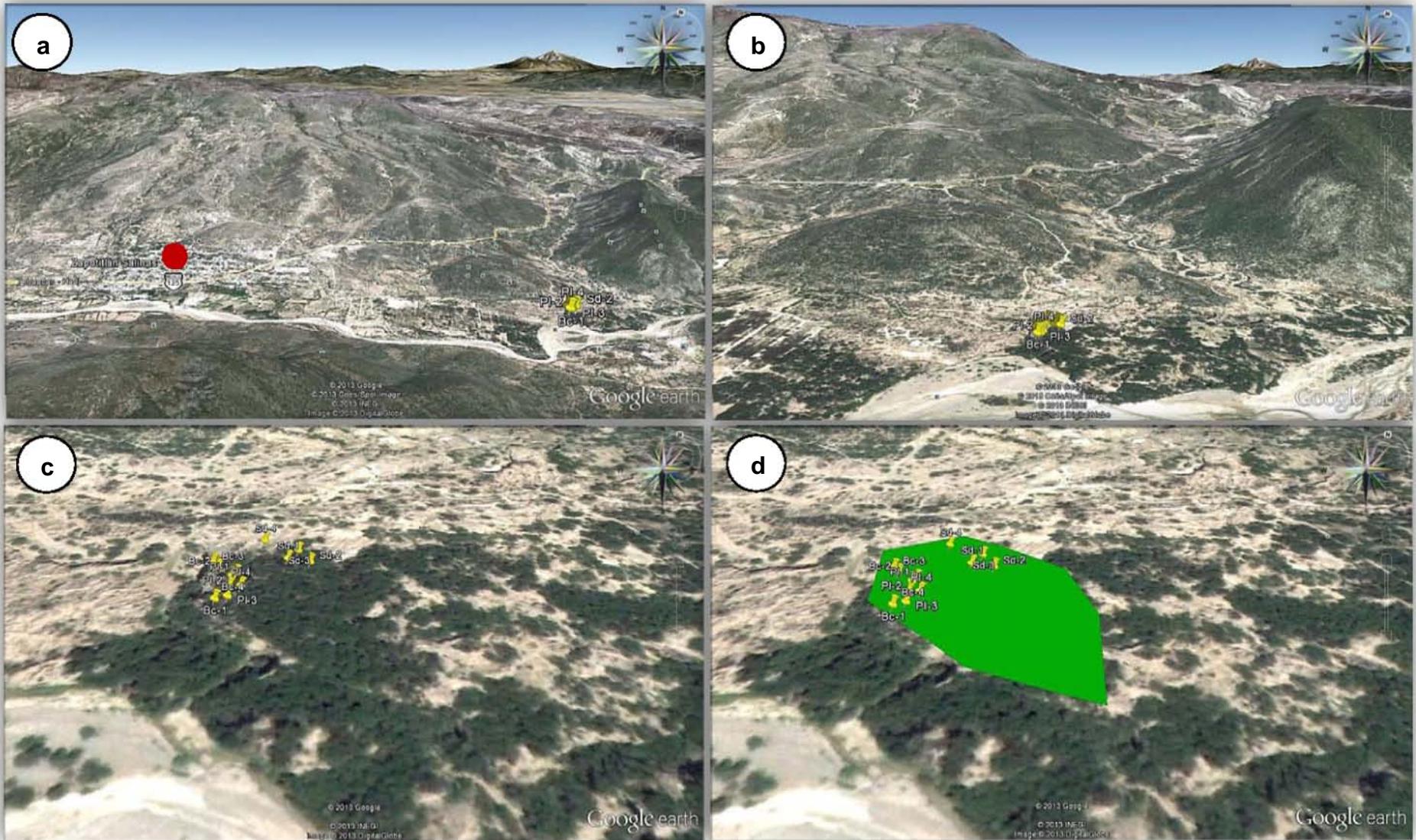


Fig. 10. a) y b) Imágenes donde se observa la orografía y la distancia (2 100 m) que existe entre Zapotitlán (círculo en rojo) y el área donde se realizaron los muestreos (puntos amarillos). **c)** Imagen del área de estudio y **d)** imagen del polígono (color verde) donde se llevaron los muestreos.

7.2 *Análisis de suelos*

En el laboratorio, se determinó el contenido gravimétrico de agua con el método de Ortiz y Ortiz (1980) en Muñoz et al. (2007b). Posteriormente, cada muestra se dividió en dos partes, la primera se almacenó directamente a 4°C y fue utilizada para la extracción de los nemátodos y la segunda se tamizó con una malla del número 10 (2 mm) para eliminar las raíces, así como otros desechos orgánicos. Una vez tamizadas, se colocaron a temperatura ambiente hasta su secado y fueron utilizadas para la determinación de las siguientes propiedades: textura que se determinó por el método de Bouyoucos (Bouyoucos 1962 en Muñoz et al. 2007b), pH que se midió en solución acuosa en una relación de 1:5 (10 g de suelo en 50 ml de agua destilada) con un potenciómetro (Orion 420 A), y por último; el porcentaje de materia orgánica total (MOT) que se obtuvo por el método de oxidación con ácido crómico y ácido sulfúrico (Walkley y Black 1947 en Muñoz et al. 2007b). Todo este análisis fue realizado en Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima, del Instituto de Ecología de la UNAM.

7.3 *Obtención y determinación de nemátodos*

Los nemátodos se extrajeron en los primeros 15 días posterior a cada muestreo utilizando el método del embudo de Baermann (1917). Para este método se utilizó una mesa pequeña previamente perforada sobre el tablero, donde se insertaron los embudos de plástico. En la parte superior de cada embudo se colocó una pequeña malla de poliéster de 1 mm de apertura y se le añadió un filtro de algodón, mientras que en la zona inferior se adhirió una manguera cerrando su extremo con una liga. Se colocaron 100 g de suelo (peso seco) de la muestra en el embudo y se le agregó agua destilada hasta inundar el suelo en su totalidad (Fig. 11).

Después de 48 h, de cada embudo se obtuvo el filtrado que contuvo a los nemátodos, inmediatamente las muestras fueron tamizadas con una malla de 20 μ con la finalidad de concentrar a los nemátodos y eliminar parte del sedimento. Una

vez tamizadas las muestras, se retiraron de la malla utilizando una piseta con agua destilada y fueron colocadas en recipientes de plástico hermético. Por último, a cada muestra se les agregó 4 ml de formaldehído para fijar a los nemátodos y fueron aforadas a 100 ml con agua destilada.

Posteriormente, las muestras se homogeneizaron y se tomaron alícuotas de 10 ml (con tres repeticiones) de cada una de ellas, que fueron observadas a través de un microscopio invertido (Olympus CK2) a 10x y 20x para localizar y contar a los nemátodos y enseguida fueron extraídos con una pipeta Pasteur para ser observados en un microscopio óptico a 10x y 40x (Nikon Labophot-2) donde se les tomaron fotos para su determinación (Cámara Nikon COOLPIX P5100). La identificación fue de tipo morfológica haciendo énfasis en las estructuras del aparato bucal, cutícula y esófago principalmente. Se utilizaron las claves de Jairajpuri et al. (1992), las claves e imágenes que proporciona el Laboratorio de Nematología de la Universidad de Nebraska Lincoln (UNL) a través de su página web: <http://nematode.unl.edu/nemaID.htm>; y también se usaron las claves que proporciona NEMAPLEX de la Universidad de California, Davis a través de su página web: <http://plpnemweb.ucdavis.edu/nemaplex/>. Se llegó hasta nivel de género para ubicarlos en el grupo trófico al que pertenecen.



Fig. 11. Técnica del embudo de Baermann utilizada para la extracción de nemátodos.

7.4 Análisis de datos

La comunidad de nemátodos fue analizada con las siguientes determinaciones: 1) *Diversidad*: Abundancia y riqueza de nemátodos expresados en 100 g⁻¹ de suelo seco; 2) *Número equivalente de especies* (NEE): es un índice de diversidad con el que se obtienen las diversidades reales de las comunidades biológicas (Jost 2006). Para calcular el NEE es necesario computar en primer lugar el índice de Shannon (H'), que mide el grado de incertidumbre que existe en predecir la especie a la cual pertenece un individuo extraído aleatoriamente de la comunidad. Este índice se calcula con la siguiente fórmula:

$$H' = [-\sum P_i (\ln P_i)]$$

Donde P es la proporción de individuos en el taxón i -th. Posteriormente, se obtiene el exponencial del índice ($\exp H'$) y este valor es el número equivalente de especies, 3) *Estructura trófica*: es la abundancia en 100 g⁻¹ de suelo seco de los nemátodos fitófagos (F), fungívoros (FG), bacterívoros (B), depredadores (D) y omnívoros (O); 4) *Índice de madurez* (IM 2-5): muestra la madurez sucesional de la comunidad de nemátodos, fue desarrollado por Bongers (1990) y modificado por Bongers y Bongers (1998), se obtiene de la siguiente manera:

$$IM\ 2-5 = \sum v_i p_i$$

Donde v_i , es el valor $c-p$ (2 a 5) del género, y p_i es la proporción del género en la comunidad de nemátodos, los valores de este índice varían de 1 (donde las condiciones son extremadamente perturbadas o enriquecidas de nutrientes) hasta valores de 3 o 4 (bajo condiciones sin perturbaciones); 5) *Proporción fungívoros/bacterívoros* (FG/B): indica si la descomposición de la materia en el suelo se lleva a cabo por vía bacteriana (rápida) o por vía fúngica (lenta) (Coleman et al. 1983); 6) *Análisis de la red trófica*: es representado por un perfil faunístico donde se incluyen las proporciones de los gremios funcionales de la nematofauna que sirven para el cálculo del índice de enriquecimiento (IEn) y el de estructura (IEs), este

análisis fue propuesto por Ferris et al. (2001); 7) *La Huella metabólica*: cuantifica la amplitud de utilización de carbono por diferentes componentes de la red trófica. El punto medio de un rombo representa la intersección del IEn y el IEs, mientras que la longitud de los ejes verticales y horizontales del rombo corresponde a las huellas de los componentes de enriquecimiento y estructura respectivamente, este análisis fue desarrollado por Ferris (2010).

El IM 2-5, el análisis de la red trófica y la huella metabólica fueron calculados con el programa automatizado NINJA (Nematode Indicator Join Analysis) desarrollado por el Máster Europeo de Ciencia en Nematología (2014), la versión beta se encuentra disponible en: <http://spark.rstudio.com/bsierieb/ninja/>.

Posteriormente se calculó la media, desviación estándar (DE) y coeficiente de variación (CV) como estadísticos descriptivos de los datos de diversidad (abundancia y riqueza), estructura trófica e índices NEE, IM 2-5 y FF/B; así como para las propiedades del suelo físicas: CGA y textura, y químicas: MOT y pH.

Después se realizaron las pruebas de normalidad y homocedasticidad (igualdad de varianzas) para todas las variables mediante la prueba de Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente. Los datos que no tuvieron normalidad fueron transformados para cumplir con este supuesto. Se utilizó la raíz cuadrada del arco seno para datos de porcentaje, esta transformación riega los valores extremos y comprime el centro de la escala (Sokal y Rohlf 1995) y se calcula con la siguiente formula:

$$b_{ij} = 2/\pi * \arcseno(\sqrt{X_{ij}})$$

Dónde, X_{ij} = es el valor original en la fila i y columna j de la matriz de datos; b_{ij} = es el valor ajustado que es reemplazado por X_{ij} . Para los valores de diversidad y estructura trófica se utilizó la transformación de tipo logarítmica, que comprime los valores más altos y riega los más bajos, esta transformación es usada frecuentemente para datos de abundancia (Sugihara 1980 y Magurran 1988), y se calcula con la siguiente formula:

$$b_{ij} = \log (X_{ij} + 1)$$

Las variables que mostraron normalidad (contenido gravimétrico de agua, pH, MO, limos, arcillas y arenas), fueron comparadas con un análisis de varianza factorial (ANOVA factorial) para determinar si entre sus medias existen o no diferencias significativas ($p < 0.05$), tanto en los microambientes como en las estaciones. Las variables que tuvieron diferencias significativas se les aplicó la prueba a posteriori de Tukey para conocer entre que medias se encontraron las diferencias.

Por otra parte, las variables que no cumplieron con los supuestos de normalidad aún después de ser transformadas (diversidad, estructura trófica e índices ecológicos) se analizaron con estadística no paramétrica, utilizando el análisis de varianza de Kruskal-Wallis para determinar si hubo o no diferencias significativas entre sus medianas ($P < 0.05$), tanto en los microambientes como en las estaciones. Las variables que tuvieron diferencias significativas se les aplicó la prueba a posteriori de Dunn para determinar entre que medianas se encontraron las diferencias. Todo el análisis estadístico anterior se hizo con el software SPSS versión 22®.

Por último, se llevó a cabo un análisis de conglomerados por medio de la similitud de Bray-Curtis. Antes de realizarse, se estandarizaron los valores de las propiedades físicas, químicas, así como los de diversidad y estructura trófica de la nematofauna, con la finalidad de que todas las variables fueran conmensurables, es decir; que sean comparables sin importar en que magnitud fueron medidas (Orlóci 1978). Para este objetivo, se utilizó la estandarización por el máximo con la siguiente formula:

$$b_{ij} = x_{ij} / x_{\max_j}$$

Dónde, X_{ij} = es el valor original en la fila i y columna j de la matriz de datos; b_{ij} = es el valor ajustado que es reemplazado por X_{ij} y x_{max_j} es el valor más grande en la matriz de datos.

Después de la estandarización, se realizó el análisis de conglomerados para las propiedades físicas y químicas, para la diversidad y para los grupos tróficos. Este análisis se efectuó con el software Primer-e versión 6®.

8. Resultados

8.1 *Propiedades físicas y químicas del suelo*

Los valores del contenido gravimétrico de agua (CGA) variaron tanto microambiental como estacionalmente, bajo el dosel de PL se encontraron los porcentajes más altos en ambas temporadas, alcanzando el máximo en LL con $13 \pm 2.3\%$, mientras que los valores más bajos se presentaron en el SD con $4.3 \pm 2.2\%$ en el inicio de lluvias (Fig. 12a y Cuadro 3).

De manera general, los mayores porcentajes se observaron en PL con $11.98 \pm 3.04\%$, mientras que los valores más bajos los exhibió el SD con $7.16 \pm 3.17\%$ (Cuadro 4). Con respecto a la estacionalidad, las LL presentaron un mayor CGA con $10.06 \pm 2.87\%$ en comparación con ILL que tuvo un porcentaje de $7.73 \pm 3.79\%$ (Cuadro 5).

El ANOVA mostró diferencias significativas ($P < 0.05$) entre microambientes ($F= 10.38$, $P= 0.001$) y entre estaciones ($F= 6.59$, $P= 0.02$). La prueba a posteriori de Tukey, indicó que PL tuvo diferencias significativas con las BC y el SD, pero no las hubo entre BC y el SD (Cuadro 4 y 6).

Con base en los porcentajes de arenas, limos y arcillas, todos los microambientes presentaron una clase textural franco. De manera general, PL tuvo los valores más

altos de arenas con $37.23 \pm 7.91\%$, pero mostró los porcentajes más bajos de arcillas con $24.4 \pm 4.96\%$, por otra parte; las BC y el SD tuvieron los porcentajes más altos de limos con $39.95 \pm 10.1\%$ y $39.95 \pm 10.1\%$, respectivamente; pero presentaron los valores más bajos de arenas con $32.15 \pm 13.32\%$ y $32.55 \pm 8.24\%$, respectivamente (Fig. 12b, c y d; Cuadro 4).

Entre las estaciones, los porcentajes de arcillas fueron similares con $25.5 \pm 6.67\%$ en el inicio de lluvias y $27.87 \pm 3.67\%$ en lluvias, por otra parte; los valores de limos fueron superiores en lluvias con un $42.08 \pm 4.78\%$, y por último; los porcentajes de arenas fueron mayores en el inicio de lluvias con $37.9 \pm 11.25\%$ (Cuadro 5).

No se observaron diferencias significativas ($P < 0.05$) microambientales ni estacionales en los porcentajes de arenas, limos y arcillas de acuerdo al ANOVA.

Por otra parte, todos los valores de pH fueron alcalinos entre los microambientes y las estaciones, los valores más altos se encontraron en las BC en lluvias con 8.3 ± 0.2 , mientras que los valores más bajos también se presentaron en las BC en el inicio de lluvias y en el SD en lluvias con 7.8 ± 0.13 y 7.8 ± 0.2 , respectivamente (Fig. 12e y Cuadro 3).

De manera general, entre los microambientes, los valores más altos los tuvieron las BC con 8.05 ± 0.29 , mientras que los valores más bajos se observaron en PL con 7.89 ± 0.22 (Cuadro 4). Con respecto a las estaciones, se observaron valores de pH idénticos entre el inicio de lluvias (7.9 ± 0.14) y las lluvias (7.99 ± 0.31) (Cuadro 5).

El ANOVA indicó que únicamente hubo diferencias significativas ($P < 0.05$) en la interacción entre los microambientes y las estaciones ($F= 7.9, P= 0.003$) (Cuadro 6).

Por último, la materia orgánica total (MOT) tuvo variación principalmente entre los microambientes, presentando los porcentajes más altos debajo de PL en ambas temporadas, alcanzando el máximo en el inicio de lluvias con $9.8 \pm 1.3\%$, mientras

que los valores más bajos tuvieron las BC en lluvias con $2.9 \pm 1.1\%$ (Fig. 12f y Cuadro 3).

De manera general, los valores más altos fueron observados en PL con $9.46 \pm 1.73\%$ y fueron casi tres veces más altos que en las BC ($3.2 \pm 1.64\%$) y en el SD ($3.75 \pm 1.74\%$) (Cuadro 4). En cuanto a las estaciones, los porcentajes fueron similares con $5.5 \pm 3.5\%$ en el inicio de lluvias y $5.4 \pm 3.26\%$ en lluvias (Cuadro 5). Cualitativamente los porcentajes de la MO se clasificaron como altos en PL y moderadamente altos en las BC y el SD (Aguilera 1987 y modificados por Muñoz *et al.* 2007b).

El ANOVA mostró únicamente diferencias significativas ($P < 0.05$) entre los microambientes ($F= 29.88$, $P= 0.001$) y la prueba a posteriori de Tukey indicó que los porcentajes de MOT en PL fueron estadísticamente diferentes a los de las BC y el SD, pero entre estos dos últimos no hubo diferencias (Cuadro 4 y 6).

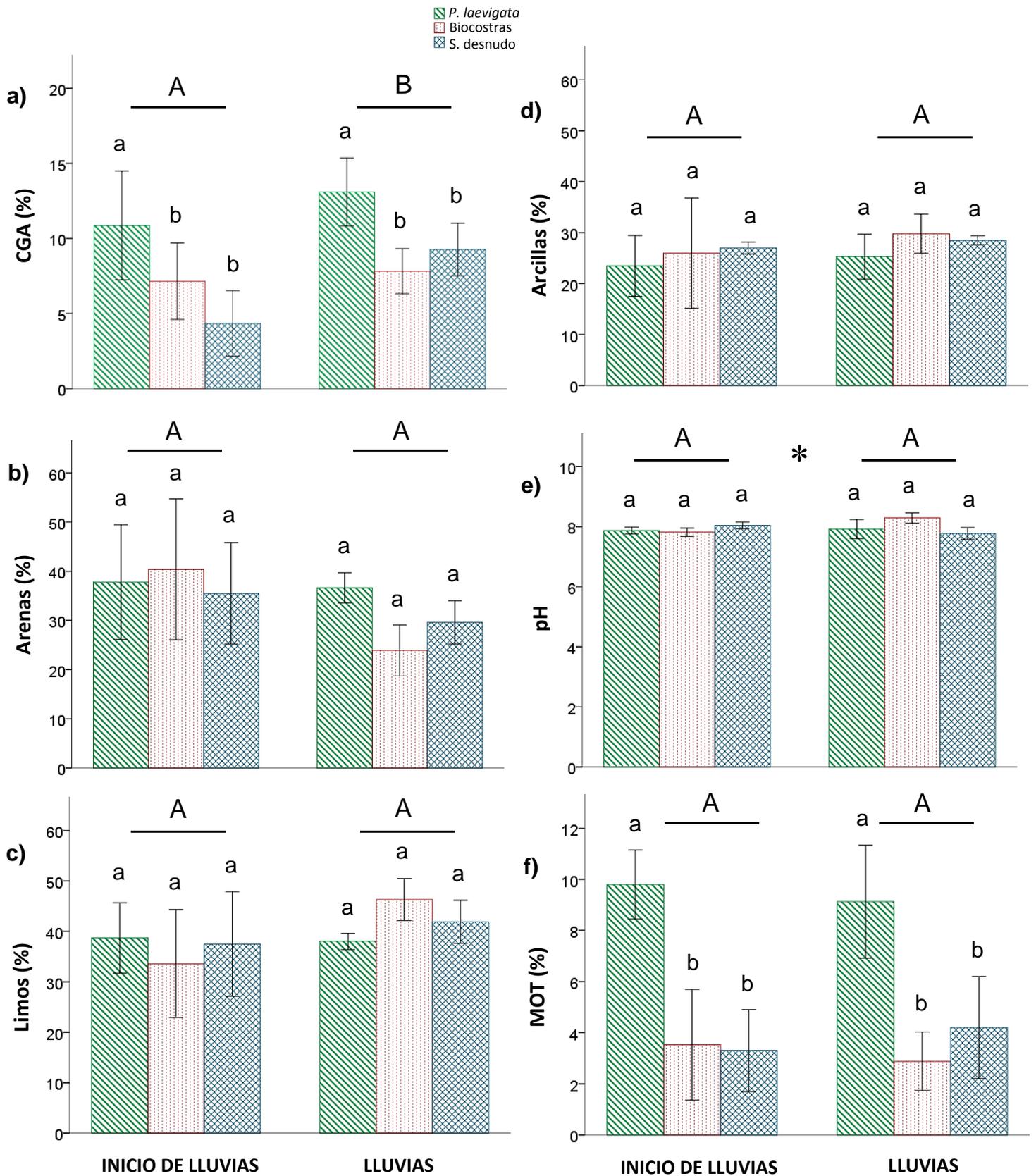


Fig. 12. Propiedades físicas y químicas del suelo (a-f). El símbolo * indica en que variables se encontraron interacciones significativas entre las estaciones y los microambientes. Las letras diferentes indican diferencias significativas mediante la prueba de Tukey ($P < 0.05$), las mayúsculas entre estaciones y las minúsculas entre microambientes.

Cuadro 3. Variación estacional de las propiedades del suelo bajo el dosel de *Prosopis laevigata*, en biocostras y en el suelo desnudo de una terraza aluvial de Zapotitlán, Puebla.

Propiedades del Suelo		Media \pm Desviación estándar (DE); CV (%)							
		n	Profundidad	INICIO DE LLUVIAS			LLUVIAS		
				<i>P. laevigata</i>	Biocostras	S. desnudo	<i>P. laevigata</i>	Biocostras	S. desnudo
1. CGA (%)	4	0-5 cm	10.9 \pm 3.6;33.4	7.5 \pm 2.5;35.6	4.3 \pm 2.2;50.3	13 \pm 2.3;17.3	7.8 \pm 1.5;19.2	9.3 \pm 1.7;18.9	
2. MOT (%)	4	0-5 cm	9.8 \pm 1.3;13.8	3.5 \pm 2.1;61.2	3.3 \pm 1.6;48.7	9.1 \pm 2.2;24.2	2.9 \pm 1.1;39.8	4.2 \pm 2;47.5	
3. pH	4	0-5 cm	7.9 \pm 0.1;1.4	7.8 \pm 0.13;1.7	8 \pm 0.11;1.4	7.9 \pm 0.3;4	8.3 \pm 0.2;2	7.8 \pm 0.2;2.5	
4. Textura									
Arenas (%)	4	0-5 cm	37.8 \pm 11.6;30.8	40.4 \pm 14.3;35.5	35.5 \pm 10.3;29.1	36.6 \pm 3;8.3	23.9 \pm 5.2;21.7	29.6 \pm 4.4;14.8	
Limos (%)	4	0-5 cm	38.7 \pm 7; 18	33.6 \pm 10.7;31.9	37.5 \pm 10.4;27.7	38.1 \pm 1.6;4.3	46.3 \pm 4.2;9	41.9 \pm 4.3;10.2	
Arcillas (%)	4	0-5 cm	23.5 \pm 6;25.4	26 \pm 10.8;41.7	27 \pm 1.1;4.3	25.3 \pm 4.4;17.5	29.8 \pm 3.8;12.9	28.5 \pm 0.9;3.1	

MOT: Materia orgánica total, CGA: Contenido gravimétrico de agua, CV: Coeficiente de variación.

Cuadro 4. Variaciones en las propiedades del suelo bajo el dosel de *Prosopis laevigata*, en biocostras y en el suelo desnudo de una terraza aluvial de Zapotitlán, Puebla.

Propiedades del Suelo	Media \pm Desviación estándar (DE); CV (%)				
	n	Profundidad	<i>P. laevigata</i>	Biocostras	S. desnudo
1. CGA (%)	8	0-5 cm	11.98a \pm 3.04; 25.4	7.48b \pm 1.96; 26.28	7.16b \pm 3.17; 44.29
2. MOT (%)	8	0-5 cm	9.46a \pm 1.73; 18.3	3.2b \pm 1.64; 51.14	3.75b \pm 1.74; 46.54
3. pH	8	0-5 cm	7.89a \pm 0.22; 2.8	8.05a \pm 0.29; 3.61	7.9a \pm 0.2; 2.61
4. Textura					
Arenas (%)	8	0-5 cm	37.23a \pm 7.91; 21.25	32.15a \pm 13.32; 41.42	32.55a \pm 8; 24.58
Limos (%)	8	0-5 cm	38.38a \pm 4.7; 21.25	39.95a \pm 10.13; 25.36	39.7a \pm 7.72; 19.44
Arcillas (%)	8	0-5 cm	24.4a \pm 4.96; 20.34	27.9a \pm 7.79; 27.92	27.7a \pm 1.24; 4.49

Las letras diferentes en la fila de cada variable representan diferencias significativas mediante la prueba de Tukey ($P < 0.05$). MOT: Materia orgánica total, CGA: Contenido gravimétrico de agua, CV: Coeficiente de variación.

Cuadro 5. Variaciones en las propiedades del suelo en el inicio de lluvias y en lluvias de una terraza aluvial de Zapotitlán, Puebla.

Propiedades del Suelo	Media \pm Desviación estándar (DE); CV (%)			
	n	Profundidad	INICIO DE LLUVIAS	LLUVIAS
1. CGA (%)	12	0-5 cm	7.73a \pm 3.79; 48.96	10.06b \pm 2.87; 28.55
2. MO (%)	12	0-5 cm	5.54a \pm 3.51; 63.38	5.4a \pm 3.26; 60.41
3. pH	12	0-5 cm	7.9a \pm 0.14; 1.88	7.99a \pm 0.31; 3.89
4. Textura				
Arenas (%)	12	0-5 cm	37.9a \pm 11.25; 29.68	30.05a \pm 6.69; 22.27
Limos (%)	12	0-5 cm	36.6a \pm 8.89; 24.3	42.08a \pm 4.78; 11.35
Arcillas (%)	12	0-5 cm	25.5a \pm 6.67; 26.15	27.87a \pm 3.67; 13.17

Las letras diferentes en la fila de cada variable representan diferencias significativas mediante la prueba de Tukey ($P < 0.05$). MOT: Materia orgánica total, CGA: Contenido gravimétrico de agua, CV: Coeficiente de variación.

Cuadro 6. Análisis de la varianza factorial (ANOVA factorial) de las propiedades del suelo bajo el dosel de *P. laevigata*, en biocostras y en el suelo desnudo durante dos estaciones (inicio de lluvias y lluvias) en una profundidad de 0-5 cm dentro de una de una terraza aluvial en Zapotitlán, Puebla.

Propiedades del suelo	Microambientes		Estaciones		MICR. * EST.	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
1. CGA (%)	10.38	0.001	6.59	0.02	1.44	0.26
2. MOT (%)	29.88	0.001	0.36	0.85	0.50	0.61
3. pH	1.73	0.20	1.25	0.27	7.90	0.003
4. Textura						
<i>Arenas</i> (%)	0.81	0.46	4.29	0.53	1.57	0.24
<i>Limos</i> (%)	0.11	0.89	3.5	0.08	1.76	0.20
<i>Arcillas</i> (%)	0.99	0.39	1.06	0.31	0.09	0.90

Los valores en negrita representan las diferencias significativas. MOT: Materia orgánica total, CGA: Contenido gravimétrico de agua, EST. * MICR.: Interacción entre los microambientes y las estaciones.

8.2 Abundancia de nemátodos

Se encontró un mayor número de nemátodos bajo el dosel de *P. laevigata* (PL) en ambas temporadas, alcanzando el máximo en lluvias con 1272 ± 592 ind./100g⁻¹ suelo seco; mientras que la abundancia más baja se presentó en el suelo desnudo (SD) en el inicio de lluvias con 72 ± 88 ind. (Fig. 13 y Cuadro 7).

De manera general, la abundancia en PL (831 ± 626 ind.) fue siete veces mayor que la de las BC (123 ± 123 ind.) y doce veces más que la del SD (68 ± 66 ind.) (Cuadro 8). Con respecto a las estaciones, en lluvias (LL) hubo una abundancia de 492 ± 659 ind., que fue tres veces mayor que en el inicio de lluvias (ILL) con 187 ± 198 ind. (Cuadro 9).

El ANOVA de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas ($P < 0.05$) únicamente entre los microambientes ($X^2= 13.60$, $P= 0.001$), y la prueba a posteriori de Dunn indicó que PL tuvo diferencias significativas con las BC y el SD, pero entre estos dos últimos no hubo diferencias (Cuadro 8 y 11).

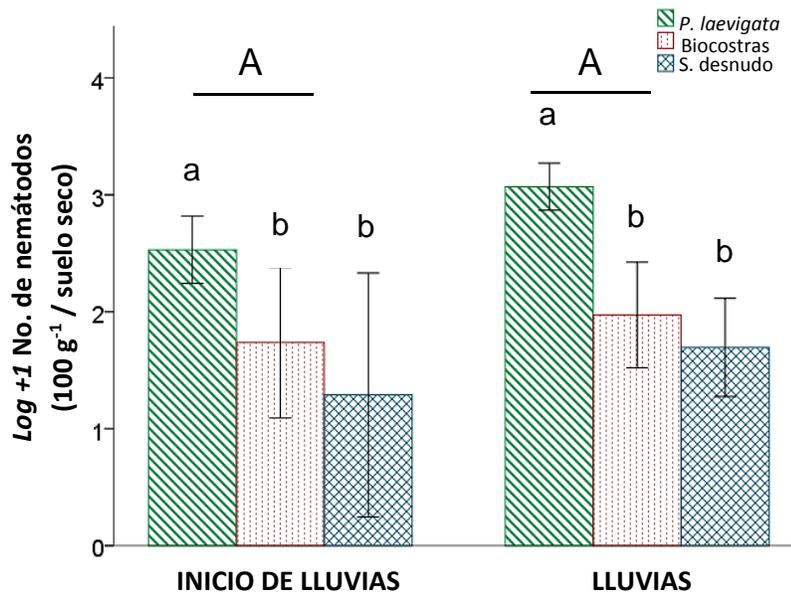


Fig. 13. Variaciones en la abundancia de nemátodos entre microambientes y estaciones. Las letras diferentes indican diferencias significativas mediante la prueba de Dunn ($P < 0.05$), las mayúsculas entre estaciones y las minúsculas entre microambientes.

8.3 Riqueza de géneros

Se determinó un total de 43 géneros en este estudio, 41 de ellos se presentaron en *P. laevigata*, 27 en las biocostras, de los cuales 25 también estuvieron presentes en PL, por último; el suelo desnudo tuvo 15 géneros, todos ellos incluidos en PL y 11 en las BC. En el inicio de lluvias hubo un total de 37 géneros, mientras que en lluvias se registraron 38, ambas temporadas compartieron 32 géneros (Cuadro 10).

El ANOVA de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas ($P < 0.05$) únicamente entre los microambientes ($X^2= 15.33$, $P= 0.001$). La prueba a posteriori de Dunn indicó que PL tuvo diferencias significativas con las BC y el SD, no obstante; entre estos últimos no se encontraron diferencias (Cuadro 8 y 11).

8.4 Composición

Los géneros *Acrobeles*, *Acrobeloides*, *Aphelenchoides*, *Ceroidellus*, *Ditylenchus*, *Panagrolaimus* y *Tylenchorhynchus* fueron observados en todos los microambientes y estaciones (Cuadro 9). Por otra parte, 12 de los géneros que se determinaron se presentaron exclusivamente en PL, mientras que en la biocostras se determinaron únicamente dos géneros exclusivos que fueron *Heterocephalobus* y *Paraxonchium*, por último; en el SD no se registró ningún género exclusivo (Cuadro 11).

Los géneros más abundantes se encontraron en PL en lluvias y fueron: *Aphelenchoides* con 231 ± 109 ind., seguido de *Panagrolaimus* con 130 ± 84 ind. y *Eucephalobus* con 110 ± 72 individuos. Asimismo, este microambiente también presentó los géneros con la menor abundancia que fueron: *Discolaimus* con 1 ± 2 ind., *Longidorus* con 2 ± 3 ind., *Lordellonema* con 2 ± 3 ind., *Plectus* con 1 ± 3 ind. y *Procephalobus* con 3 ± 3 ind.; de igual manera en las BC hubo dos géneros con la menor abundancia que fueron *Heterocephalobus* con 1 ± 2 ind. y *Paraxonchium* con 2 ± 3 ind. (Cuadro 11).

8.5 Dominancia

La mayor dominancia se presentó en el SD en el inicio de lluvias y en las BC en lluvias con el género *Tylenchorhynchus*, que abarcó al 73% y 60% de los individuos respectivamente. Por el contrario, los géneros más raros fueron *Discolaimoides*, *Enchodelus*, *Plectus* y *Thorneella* que se observaron en PL en lluvias y cada uno de ellos contribuyó apenas con el 0.007% de los individuos en este microambiente (Cuadro 11).

8.6 Grupos tróficos

Los cinco grupos tróficos principales de la nematofauna (fitófagos, fungívoros, bacterívoros, depredadores y omnívoros) estuvieron presentes en los tres microambientes y en ambas estaciones, pero con diferentes proporciones.

En el suelo bajo el dosel de PL, los bacterívoros fueron los más abundantes en ambas temporadas, alcanzando un máximo de 601 ± 285 ind. en lluvias. En las biocostras, la proporción de grupos tróficos cambió, en el inicio de lluvias dominaron los bacterívoros con 38 ± 43 ind., mientras que los fitófagos tuvieron el mayor número de individuos en lluvias con 88 ± 91 ind. El suelo desnudo también presentó un cambio estacional en su estructura trófica, los fitófagos fueron los más abundantes en el inicio de lluvias con 55 ± 74 ind., mientras que los bacterívoros tuvieron la abundancia más alta en lluvias con 30 ± 19 ind. Por otra parte, los nemátodos depredadores presentaron la menor abundancia en los tres microambientes y en ambas estaciones con un conteo menor a ocho individuos (Cuadro 7).

De manera general, entre las estaciones, hubo un aumento en la abundancia de todos los grupos tróficos en lluvias, sin embargo; no fue estadísticamente significativo ($P < 0.05$). Por otro lado, los tres microambientes exhibieron diferencias en sus abundancias en todos los grupos tróficos y fueron significativamente diferentes ($P < 0.05$) (Cuadro 9 y 11). La prueba a posteriori de

Dunn indicó que la abundancia de fitófagos, fungívoros, bacterívoros y omnívoros en PL fueron estadísticamente diferentes a las de las BC y el SD, mientras que la abundancia de los depredadores tuvo diferencias significativas únicamente entre PL y el SD (Cuadro 8 y 11).

Cuadro 7. Variación estacional de la abundancia, estructura trófica e índices ecológicos de la comunidad de nemátodos del suelo (100 g⁻¹ de suelo seco) bajo el dosel de *P. laevigata*, en biocostras y el suelo desnudo de una terraza aluvial en Zapotitlán, Puebla.

Nemátodos del suelo		Media ± Desviación estándar (DE); CV (%)							
		n	Profundidad	INICIO DE LLUVIAS			LLUVIAS		
				<i>P. laevigata</i>	Biocostras	S. desnudo	<i>P. laevigata</i>	Biocostras	S. desnudo
1. Abundancia	4	0-5 cm	389 ± 207; 53	107 ± 114; 107	72 ± 88; 122	1272 ± 592; 47	140 ± 147; 105	65 ± 49; 75	
2. Estructura trófica									
<i>Fitófagos</i> (F)	4	0-5 cm	70 ± 51; 72	24 ± 18; 77	55 ± 74; 135	149 ± 82; 55	88 ± 91; 103	22 ± 21; 94	
<i>Fungívoros</i> (FG)	4	0-5 cm	88 ± 49; 55	27 ± 33; 122	9 ± 11; 116	377 ± 141; 37	5 ± 6; 128	10 ± 17; 163	
<i>Bacterívoros</i> (B)	4	0-5 cm	172 ± 99; 58	38 ± 43; 115	6 ± 8; 130	601 ± 285; 47	20 ± 25; 123	30 ± 19; 64	
<i>Omnívoros</i> (O)	4	0-5 cm	52 ± 31; 60	17 ± 23; 135	2 ± 4; 200	139 ± 88; 63	23 ± 41; 183	1 ± 3; 200	
<i>Depredadores</i> (D)	4	0-5 cm	7 ± 4; 61	2 ± 4; 200	0 ± 0; 0	7 ± 10; 153	6 ± 1; 18	1 ± 3; 200	
3. Índices									
<i>Núm. efectivo de especies</i> (NEE)	4	0-5 cm	13.7 ± 1.1; 7.8	7.1 ± 6.3; 88.5	1.6 ± 2.1; 130.7	15.9 ± 1.6; 10	3.2 ± 1.8; 55.9	4.4 ± 2.3; 52.3	
<i>Índice de madurez</i> (IM 2-5)	4	0-5 cm	2.5 ± 0.1; 2.9	1.8 ± 1.3; 68.9	1.1 ± 1.3; 117	2.4 ± 0.1; 5.1	3.8 ± 1.1; 30	2.2 ± 0.2; 9.8	
<i>Fungívoros/bacterívoros</i> (FF/B)	4	0-5 cm	0.5 ± 0.3; 67.1	0.8 ± 0.4; 48.2	1.7 ± 1.1; 60.6	0.6 ± 0.1; 16.6	0.2 ± 0.2; 76.1	0.4 ± 0.5; 117.2	

Cuadro 8. Variaciones significativas de los nemátodos del suelo (100 g⁻¹ de suelo seco) entre los microambientes.

Nemátodos del suelo	Media ± Desviación estándar (DE); Coeficiente de variación (%)				
	n	Profundidad	<i>P. laevigata</i>	Biocostras	S. desnudo
1. Abundancia	8	0-5 cm	831a ± 626; 75	123b ± 123; 100	68b ± 66; 96
2. Estructura trófica					
<i>Fitófagos</i> (F)	8	0-5 cm	110a ± 76; 69	56ab ± 69; 125	38b ± 53; 139
<i>Fungívoros</i> (FG)	8	0-5 cm	233a ± 183; 79	16b ± 25; 159	10b ± 13; 134
<i>Bacterívoros</i> (B)	8	0-5 cm	386a ± 303; 78	29b ± 34; 117	18b ± 19; 103
<i>Omnívoros</i> (O)	8	0-5 cm	96a ± 77; 80	20b ± 31; 157	2b ± 3; 192
<i>Depredadores</i> (D)	8	0-5 cm	7a ± 7; 104	4ab ± 3; 88	1b ± 2; 283
3. Índices					
<i>Núm. efectivo de especies</i> (NEE)	8	0-5 cm	14.8a ± 1.73; 11.7	5.16b ± 4.73; 91.6	2.99b ± 2.51; 83.9
<i>Índice de madurez</i> (IM 2-5)	8	0-5 cm	2.43ab ± 0.10; 4.2	2.85a ± 1.56; 54.7	1.69b ± 1.06; 62.9
<i>Fungívoros/bacterívoros</i> (FG/B)	8	0-5 cm	0.60a ± 0.25; 42.8	0.62a ± 0.46; 73.2	0.88a ± 0.92; 104.3

Las letras diferentes en la fila de cada variable representan diferencias significativas mediante la prueba de Tukey ($P < 0.05$).

Cuadro 9. Variaciones significativas de los nemátodos del suelo (100 g⁻¹ de suelo seco) entre las estaciones.

Nemátodos del suelo	Media ± Desviación estándar (DE); Coeficiente de variación (%)			
	n	Profundidad	INICIO DE LLUVIAS	LLUVIAS
1. Abundancia	12	0-5 cm	187a ± 198; 105	492a ± 659; 134
2. Estructura trófica				
<i>Fitófagos</i> (F)	12	0-5 cm	49a ± 52; 105	86a ± 84; 98
<i>Fungívoros</i> (FG)	12	0-5 cm	41a ± 47; 114	131a ± 197; 150
<i>Bacterívoros</i> (B)	12	0-5 cm	72a ± 94; 131	217a ± 321; 148
<i>Omnívoros</i> (O)	12	0-5 cm	23a ± 30; 126	54a ± 81; 149
<i>Depredadores</i> (D)	12	0-5 cm	3a ± 4; 145	4a ± 6; 133
3. Índices				
<i>Núm. efectivo de especies</i> (NEE)	12	0-5 cm	7.47a ± 6.24; 3.48	7.86a ± 6.25; 79.5
<i>Índice de madurez</i> (IM 2-5)	12	0-5 cm	1.81a ± 1.11; 61.5	2.84b ± 0.98; 34.6
<i>Fungívoros/bacterívoros</i> (FG/B)	12	0-5 cm	0.92a ± 0.69; 74.7	0.49b ± 0.35; 71.4

Las letras diferentes en la fila de cada variable representan diferencias significativas mediante la prueba de Tukey ($P < 0.05$).

Cuadro 10. Abundancia (100 g⁻¹ de suelo seco) de los nemátodos presentes en el suelo bajo el dosel de *P. laevigata*, en biocostras y en el suelo desnudo de una terraza aluvial de Zapotitlán, Puebla.

Géneros ^a	Grupos Tróficos ^a	Valor c-p ^b	INICIO DE LLUVIAS						LLUVIAS					
			<i>P. laevigata</i>		Biocostras		S. desnudo		<i>P. laevigata</i>		Biocostras		S. desnudo	
			Min-max	Media ± DE	Min-max	Media ± DE	Min-max	Media ± DE	Min-max	Media ± DE	Min-max	Media ± DE	Min-max	Media ± DE
<i>Acrobeles</i>	B	2	19-103	58 ± 35	0-23	10 ± 12	0-9	2 ± 4	42-192	85 ± 72	0-6	2 ± 3	0-5	3 ± 3
<i>Acrobeloides</i>	B	2	0-5	3 ± 2	0-9	5 ± 4	0-4	1 ± 2	9-30	21 ± 10	0-28	7 ± 14	0-5	1 ± 3
<i>Acrolobus</i>	B	2	0-16	6 ± 8	0	0	0	0	11-30	19 ± 8	0	0	0-10	4 ± 5
<i>Alaimus</i>	B	4	0-8	2 ± 4	0	0	0	0	0-23	8 ± 10	0-6	2 ± 3	0-6	2 ± 3
<i>Amphidelus</i>	B	4	0-8	2 ± 4	0	0	0	0	5-28	5 ± 11	0	0	0	0
<i>Aphelenchoides</i>	FG	2	8-72	43 ± 27	0-59	21 ± 26	0-20	6 ± 10	135-379	231 ± 109	0-6	2 ± 3	0-25	6 ± 12
<i>Aphelenchus</i>	FG	2	0-35	18 ± 18	0	0	0	0	16-90	51 ± 35	0	0	0-5	1 ± 3
<i>Aporcelaimellus</i>	O	5	0-21	10 ± 9	0-14	5 ± 7	0-4	1 ± 2	5-30	20 ± 11	0	0	0-5	1 ± 3
<i>Aporcelaimus</i>	O	5	0-5	2 ± 3	0-10	3 ± 5	0	0	0-9	2 ± 5	0	0	0	0
<i>Axonchium</i>	F	5	0-5	1 ± 3	0-5	1 ± 3	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Campydora</i>	O	4	0-5	2 ± 3	0	0	0	0	0-6	3 ± 3	0-12	3 ± 6	0	0
<i>Cephalobus</i>	B	2	3-24	9 ± 10	0	0	0	0	28-168	101 ± 58	0-6	2 ± 3	0	0
<i>Cervidellus</i>	B	2	11-26	18 ± 7	0-14	6 ± 7	0-4	1 ± 2	9-72	37 ± 29	0-6	3 ± 3	0-26	12 ± 11
<i>Discolaimoides</i>	D	5	0-5	1 ± 3	0-4	1 ± 2	0	0	0-5	1 ± 3	0-6	2 ± 3	0-5	1 ± 3
<i>Discolaimus</i>	D	5	0-4	1 ± 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ditylenchus</i>	FG	2	5-41	25 ± 16	0-11	5 ± 6	0-13	3 ± 7	51-144	84 ± 41	0-6	3 ± 3	0-5	1 ± 3
<i>Dorylaimus</i>	O	4	0-13	4 ± 6	0-5	1 ± 3	0	0	5-96	33 ± 42	0-6	2 ± 3	0	0
<i>Doryllium</i>	FG	4	0	0	0	0	0	0	0-12	4 ± 6	0	0	0	0
<i>Enchodelus</i>	O	4	0-3	1 ± 2	0	0	0	0	0-5	1 ± 3	0	0	0	0
<i>Eucephalobus</i>	B	2	5-36	19 ± 13	0-9	4 ± 4	0	0	23-186	110 ± 72	0-6	2 ± 3	0-15	7 ± 6
<i>Eudorylaimus</i>	O	4	4-31	14 ± 13	0-11	5 ± 6	0	0	15-32	23 ± 8	0-12	3 ± 6	0	0
<i>Heterocephalobus</i>	B	2	0	0	0-4	1 ± 2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Labronema</i>	O	4	0-4	2 ± 2	0-5	1 ± 3	0	0	0	0	0-6	1 ± 3	0	0
<i>Longidorella</i>	F	4	0-16	6 ± 7	0-9	3 ± 4	0	0	0-15	5 ± 7	0	0	0	0
<i>Longidorus</i>	F	5	0-5	2 ± 3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lordellonema</i>	O	4	0-5	2 ± 3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Cuadro 10. (Continuación)

Géneros ^a	Grupos Tróficos ^a	Valor <i>c-p</i> ^b	INICIO DE LLUVIAS						LLUVIAS					
			<i>P. laevigata</i>		Biocostras		S. desnudo		<i>P. laevigata</i>		Biocostras		S. desnudo	
			Min-max	Media ± DE	Min-max	Media ± DE	Min-max	Media ± DE	Min-max	Media ± DE	Min-max	Media ± DE	Min-max	Media ± DE
<i>Mesodorylaimus</i>	O	5	0-13	5 ± 6	0-5	1 ± 3	0	0	6-37	16 ± 14	0-24	6 ± 12	0	0
<i>Microdorylaimus</i>	O	4	0-16	8 ± 7	0-4	1 ± 2	0	0	5-30	16 ± 11	0-18	5 ± 9	0	0
<i>Monhystera</i>	B	1	17-80	41 ± 30	0-5	2 ± 3	0	0	0-69	34 ± 33	0	0	0	0
<i>Mylodiscus</i>	O	4	0	0	0	0	0	0	0-16	4 ± 8	0	0	0	0
<i>Nygolaimus</i>	D	5	3-8	5 ± 2	0-4	1 ± 2	0	0	0-16	5 ± 8	0-6	4 ± 3	0	0
<i>Panagrolaimus</i>	B	1	0-28	12 ± 13	0-32	9 ± 15	0-4	2 ± 2	42-229	130 ± 84	0-11	4 ± 5	0-6	3 ± 3
<i>Paratylenchus</i>	F	3	0	0	0	0	0-8	2 ± 4	23-48	39 ± 11	0	0	0	0
<i>Paraxonchium</i>	O	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0-6	2 ± 3	0	0
<i>Plectus</i>	B	2	0	0	0	0	0	0	0-5	1 ± 3	0	0	0	0
<i>Procephalobus</i>	B	2	0	0	0	0	0	0	0-6	3 ± 3	0	0	0	0
<i>Pungentus</i>	O	4	0	0	0	0	0	0	0-11	6 ± 5	0-6	2 ± 3	0	0
<i>Thorneella</i>	O	4	0-4	1 ± 2	0	0	0	0	0-5	1 ± 3	0	0	0	0
<i>Thornenema</i>	O	4	0-4	1 ± 2	0	0	0	0	0-11	7 ± 5	0	0	0	0
<i>Thornia</i>	O	4	0	0	0	0	0-4	1 ± 2	0-16	5 ± 8	0	0	0	0
<i>Tylencholaimus</i>	FG	4	0-9	2 ± 5	0-5	1 ± 3	0	0	0-16	7 ± 7	0	0	0	0
<i>Tylenchorhynchus</i>	F	3	29-119	61 ± 40	5-37	19 ± 14	0-152	53 ± 70	37-197	105 ± 74	26-222	88 ± 91	0-45	22 ± 21
<i>Tylocephalus</i>	B	2	0-10	3 ± 5	0	0	0	0	0-96	40 ± 40	0	0	0	0

^a Clasificación de acuerdo a Yeates et al. (1993); ^b Valores tomados de Bongers (1990), Bongers y Bongers (1998); DE: Desviación estándar.

Cuadro 11. Análisis de la varianza de Kruskal-Wallis de la diversidad, estructura trófica e índices ecológicos de la comunidad de nemátodos del suelo bajo el dosel de *P. laevigata*, en biocostras y en el suelo desnudo durante dos estaciones (inicio de lluvias y lluvias) a una profundidad de 0-5 cm en una terraza aluvial de Zapotitlán, Puebla.

Nemátodos del suelo	Microambientes		Estaciones	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
1. Riqueza	15.33	0.001	0.41	0.52
2. Abundancia	13.60	0.001	0.75	0.38
3. Estructura trófica				
<i>Fitófagos</i> (F)	7.12	0.028	1.27	0.26
<i>Fungívoros</i> (FG)	13.90	0.001	0.00	1
<i>Bacterívoros</i> (B)	15.10	0.001	0.52	0.47
<i>Omnívoros</i> (O)	14.25	0.001	0.26	0.61
<i>Depredadores</i> (D)	6.48	0.039	0.46	0.50
4. Índices				
<i>Núm. efectivo de especies</i> (NEE)	15.12	0.001	0.48	0.48
<i>Índice de madurez</i> (IM 2-5)	5.38	0.07	0.85	0.35
<i>Fungívoros/bacterívoros</i> (FG/B)	1.32	0.51	0.62	0.43

Los valores en negrita representan las diferencias significativas.

8.7 Índices ecológicos

El número equivalente de especies indicó que la mayor diversidad de nemátodos se presentó en PL en ambas temporadas, alcanzando el máximo en lluvias con 15.96 ± 1.6 géneros equiprobables, mientras que la menor diversidad la tuvo el suelo desnudo en el inicio de lluvias con 1.62 ± 2.12 gén. equiprob. (Cuadro 7).

De manera general, la diversidad en PL (14.84 ± 1.73 gén. equiprob.) fue casi tres veces mayor que la encontrada en BC (5.16 ± 4.73 gén. equiprob.) y cinco veces más que la observada en el SD (2.99 ± 2.51 gén. equiprob.) (Cuadro 8). Con respecto a las estaciones, la diversidad fue similar entre el inicio de lluvias y las lluvias con 7.47 ± 6.24 y 7.86 ± 6.25 gén. equiprob., respectivamente (Cuadro 9).

El ANOVA de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas ($P < 0.05$) únicamente entre los microambientes ($X^2= 15.12$, $P= 0.001$), y la prueba de Dunn indicó que PL fue estadísticamente diferentes a las BC y el SD, sin embargo; entre estos dos últimos no mostraron diferencias significativas (Cuadro 8 y 11).

Por otra parte, el índice de madurez (IM) indicó que las biocostras presentaron la comunidad de nemátodos con mayor madurez sucesional debido a que tuvieron los valores más altos de todos los microambientes con 3.8 ± 1.1 en la estación de lluvias, indicando un ambiente más estable. En contraparte, el SD tuvo los valores más bajos con 1.1 ± 1.3 en el inicio de lluvias y con 2.2 ± 0.2 en lluvias (Cuadro 7), estos valores muestran una sucesión temprana en la comunidad de nemátodos e indican condiciones de perturbación en el ambiente edáfico. De manera general, en lluvias se presentó una comunidad de nemátodos con mayor madurez (2.84 ± 0.98) en comparación con el inicio de lluvias (1.81 ± 1.11) (Cuadro 9).

El ANOVA de Kruskal-Wallis indicó que no hubo diferencias significativas ($P < 0.05$) entre microambientes ni en las estaciones (Cuadro 11).

Otro índice que se determinó fue el de la proporción FF/B, el cual mostró que la descomposición de la materia orgánica se llevó a cabo por la vía bacteriana para la

mayoría de los microambientes y las estaciones, excepto en el SD en el inicio de lluvias, donde el valor fue de 1.7 ± 1.1 , indicando que la vía de descomposición fúngica (Cuadro 7).

De manera general, la relación FF/B más baja se presentó en PL con 0.60 ± 0.25 , indicando que la descomposición es por vía bacteriana (Cuadro 8). Con respecto a las estaciones, en el inicio de lluvias los valores fueron cercanos a la unidad con 0.92 ± 0.69 , indicando una equidad entre ambas vías de descomposición, mientras que en lluvias la descomposición fue dominada por la vía bacteriana con 0.49 ± 0.35 (Cuadro 9).

No se observaron diferencias significativas ($P < 0.05$) entre microambientes ni en las estaciones de acuerdo al ANOVA de Kruskal-Wallis (Cuadro 11).

Por otra parte, el perfil faunístico que es un descriptor de la condición de la red trófica del suelo representado por el índice de enriquecimiento y por el índice de estructura, mostró de manera general, que PL tuvo la menor variación en ambos índices y además presentó el porcentaje más alto en la trayectoria de estructura con un 40-70% y también el menor porcentaje en la trayectoria de enriquecimiento con 30-55%. Por otra parte, las trayectorias de ambos índices variaron ampliamente en las biocostras y el suelo desnudo, y en este último se observó la trayectoria más alta de enriquecimiento llegando hasta un 85% (Fig. 14).

Este análisis indicó que en el suelo bajo el dosel de PL se encuentran redes tróficas más complejas con una disponibilidad de nutrientes regular. Por otro lado, en las BC y el SD los resultados presentaron una mayor variación, mostrando en algunos sitios una alta disponibilidad de nutrientes pero con una complejidad trófica baja, y únicamente pocos sitios de las BC tuvieron una alta disponibilidad de nutrientes y una mayor complejidad trófica.

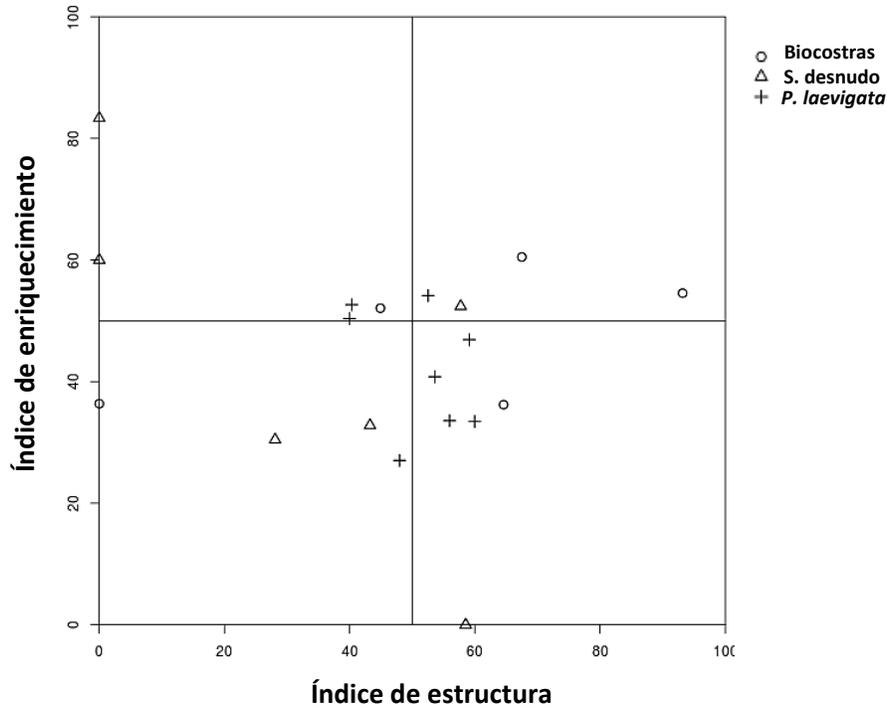


Fig. 14. Perfil faunístico donde se muestra las variaciones en la trayectoria de los índices de enriquecimiento y de estructura por parte de los gremios funcionales de los nemátodos entre los microambientes. Estas variaciones fueron mayores en el suelo desnudo y en la biocostras.

Por último, en la huella metabólica el punto medio del rombo en cada microambiente indica la intersección entre el índice de enriquecimiento (IEn) y el de estructura (IEs). En PL y las BC la intersección se ubicó con una trayectoria mayor al 50% sobre el IEs y menor al 50% sobre el IEn, mientras que la intersección en el SD se encontró con una trayectoria menor al 50% en ambos índices (Fig. 15).

En este mismo análisis, el tamaño del rombo indica la cantidad de biomasa de los nemátodos, por lo tanto; el rombo más grande indicó que la mayor cantidad de biomasa estuvo presente en PL y fue muy superior a la de las BC y el SD. Por otra parte, los ejes verticales y horizontales del rombo corresponden a las huellas metabólicas de los componentes de enriquecimiento y estructura, respectivamente, por lo tanto; los rombos que en sus ejes tuvieron una amplitud horizontal mayor que la amplitud vertical como en PL y en las BC, presentaron una mayor biomasa

de nemátodos indicadores de redes complejas en el suelo, de una mayor conectividad trófica y de un suelo más conservado y estable (Fig. 15).

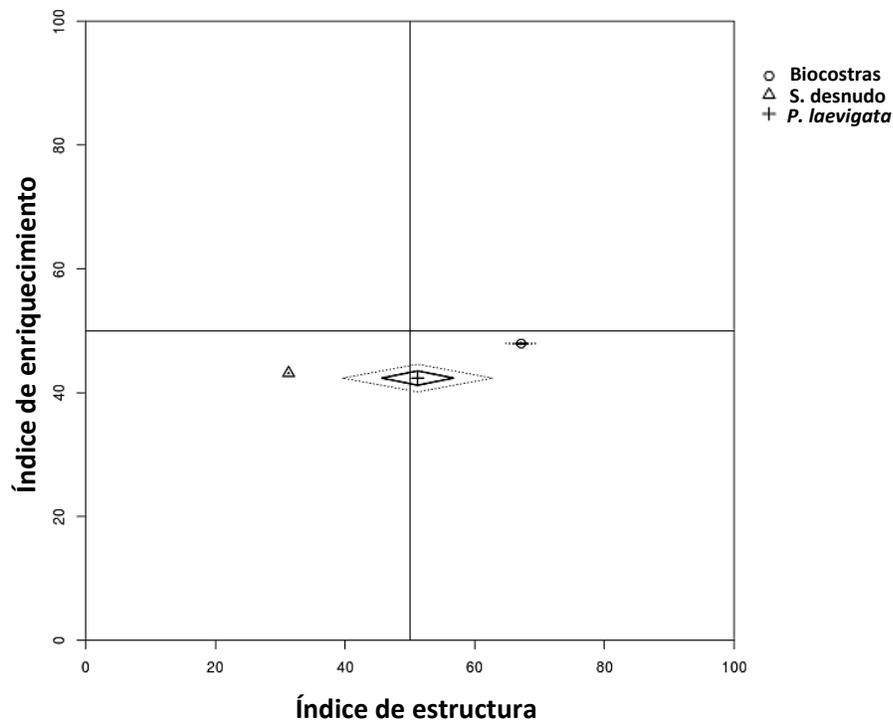


Fig. 15. La huella metabólica en *P. laevigata* y en las BC se ubicó por encima del 50% sobre el índice de estructura y fue menor a este porcentaje sobre el índice de enriquecimiento, mientras que en el suelo desnudo la huella fue menor al 50% para ambos índices. El tamaño del rombo indicó que la biomasa de nemátodos fue mayor en PL, mientras que el SD tuvo la menor.

8.8 Análisis de conglomerados

Se formaron dos grupos principales en la diversidad, el primero (en color rojo) lo conformaron las BC (inicio de lluvias y lluvias) y fue el grupo que compartió la mayor información con un 78.2%. El segundo lo conformó PL (ILL y LL) (en color azul) quienes compartieron el 73.6% de su información. Por otra parte, el SD (ILL) fue el microambiente que menos información compartió, debido a que solo el 28.5% de su información estuvo presente en los demás microambientes (Fig. 16).

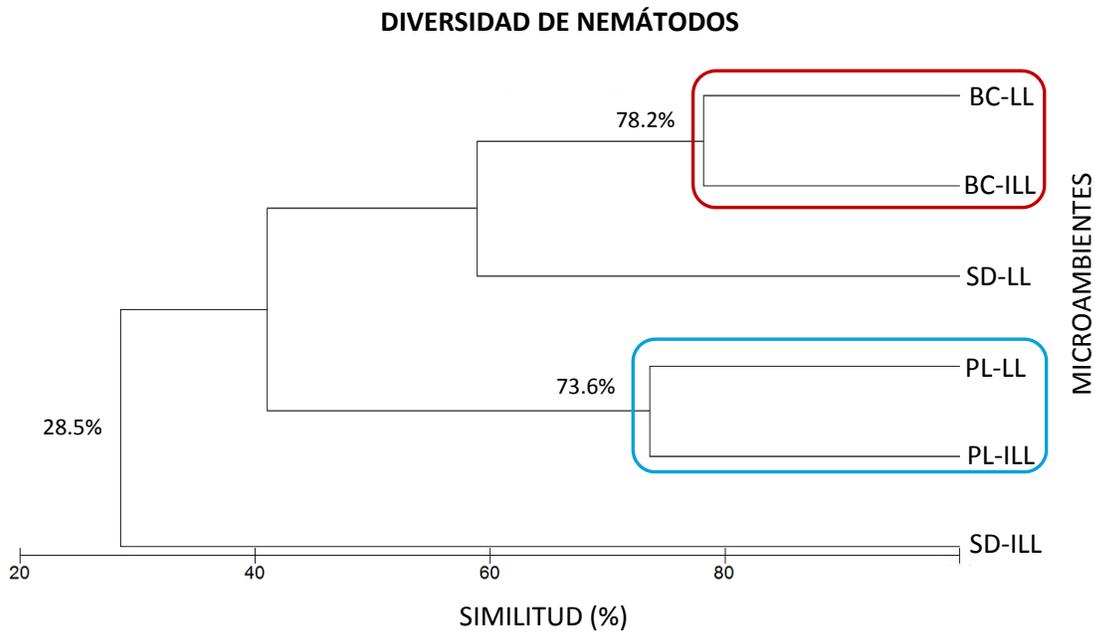


Fig. 16. Análisis de conglomerados que incluye la riqueza y abundancia de nemátodos del suelo bajo el dosel de *P. laevigata* (PL), en biocostras (BC) y en el suelo desnudo (SD) en dos estaciones: inicio de lluvias (ILL) y lluvias (LL).

Con respecto a la estructura trófica, también se formaron dos grupos principales, el primero estuvo conformado por el SD (LL) y las BC (ILL) (en color rojo), compartiendo el 65.4% de información, el segundo grupo lo conformaron las BC (LL) y PL (ILL) (en color azul) quienes compartieron el 50.7% de su información. Al igual que en la diversidad, el SD (ILL) fue el microambiente que menos información compartió, ya que únicamente el 14.2% de su información estuvo presente en los demás microambientes (Fig. 17).

Por último, para las propiedades físicas y químicas de igual manera se formaron dos grupos principales, el primero (en color rojo) estuvo conformado por el SD (LL) y las BC (LL), quienes compartieron el 92.8% de su información, el segundo grupo (en color azul) estuvo conformado por PL (ILL y LL) que compartió el 89.48% de su información entre sí, este último; también compartió el menor porcentaje de información con los demás microambientes con el 83.7% (Fig. 18).

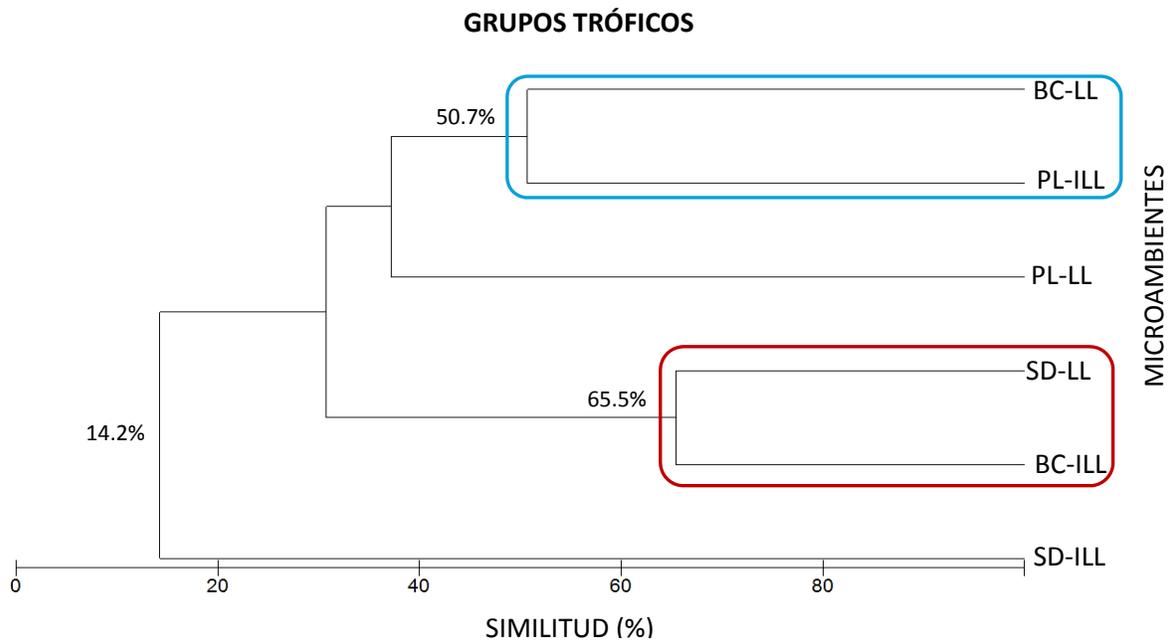


Fig. 18. Análisis de conglomerados de los grupos tróficos de nemátodos bajo el dosel de *P. laevigata* (PL), en biocostras (BC) y en el suelo desnudo (SD) en dos estaciones: inicio de lluvias (ILL) y lluvias (LL).

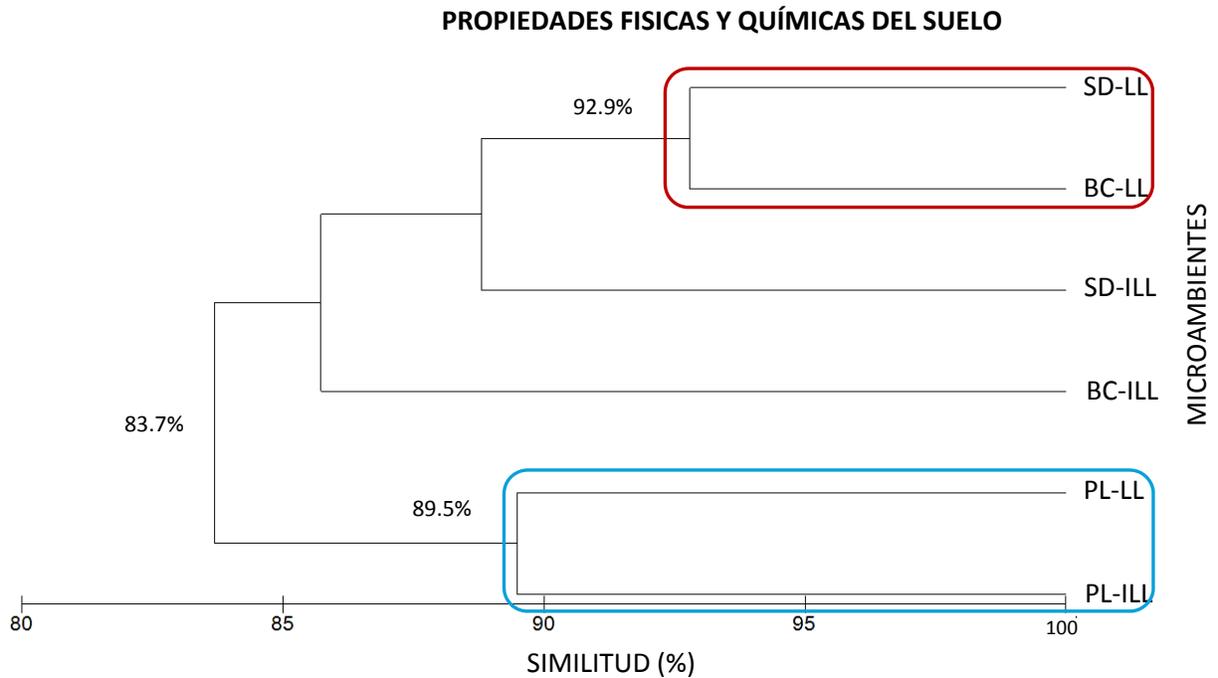


Fig. 17. Análisis de conglomerados de las propiedades físicas y químicas del suelo bajo el dosel de *P. laevigata* (PL), en biocostras (BC) y en el suelo desnudo (SD) en dos estaciones: inicio de lluvias (ILL) y lluvias (LL).

9. Discusión

9.1 *Diversidad de nemátodos*

De acuerdo a la hipótesis que se planteó y a los resultados obtenidos, los microambientes, así como las estaciones tuvieron influencia sobre la nematofauna, en primer lugar, la presencia de la planta y las biocostras propiciaron mejores condiciones edáficas en comparación con el suelo desnudo, especialmente debajo de *P. laevigata* que fue el sitio donde se encontró una abundancia más alta de nemátodos, siendo siete veces mayor que la de las BC y doce más que la del SD. Asimismo, en PL estuvieron representados el 95% del total de los géneros, en las BC al 63% y en el SD al 35% (varios géneros se compartieron entre los microambientes). Lo anterior, se tradujo en una mayor diversidad de nemátodos bajo la planta, siendo tres veces mayor que la de las BC y cinco veces más que la del SD. Para todos estos atributos de la comunidad, PL presentó diferencias significativas en comparación con las BC y el SD.

Lo anterior concuerda con las observaciones que se han hecho en los ecosistemas terrestres tanto en sistemas naturales como de manejo agrícola, donde se ha reportado que la diversidad de la nematofauna está directamente relacionada con la presencia vegetal (Yeates et al. 1983, Wasilewska 1995, De Deyn et al. 2004).

En este estudio una mayor diversidad de nemátodos, estuvo relacionada con los altos porcentajes de MO y CGA, que fueron las propiedades edáficas que controlaron los cambios observados en la nematofauna, lo cual coincidió con otros autores quienes mencionan que la MO, el CGA y la temperatura del suelo (que no se midió en este estudio) son las propiedades edáficas más importantes que afectan directa o indirectamente la dinámica estacional de las comunidades de nemátodos en las zonas áridas y semiáridas (Yeates y Coleman 1982, Bakonyi y Nagy 2000, Pen Mouratov et al. 2004a).

Por una parte, una mayor cantidad de MO debajo de PL, provee mayores fuentes de carbono, nutrientes y energía, que son aprovechados en primer lugar por los descomponedores como las bacterias y hongos quienes aumentan sus poblaciones, y subsecuentemente son presa de organismos más grandes como los nemátodos, que al tener mayores recursos alimenticios también aumentan su abundancia y en cierta medida su riqueza (Bardgett 2005, Laakso y Setälä 1999, Petersen 2002, Scheu 2002, Bonkowski 2004).

Por otro lado, al haber un mayor CGA bajo la planta, permite que un mayor número de nemátodos se mantengan activos, favoreciendo una tasa reproductiva alta y un aumento en su abundancia, debido a que los nemátodos son organismos acuáticos que requieren de una película de agua para poder desplazarse en el suelo en busca de sus presas y así mantener activas todas sus funciones metabólicas (Coleman et al. 2004, Bardgett 2005). Además, el CGA en PL fue significativamente diferente al de las BC y el SD y aunque fue superior únicamente en un 2.3%, está reportado que un aumento de 1% en el contenido gravimétrico de agua es sumamente significativo para mantener la actividad de los nemátodos (Neher y Powers 2005). Finalmente, el CGA que se registró en los tres microambientes fue relativamente bajo, no obstante; la adaptación de los nemátodos a las condiciones de aridez permite que ellos puedan tolerar porcentajes bajos de CGA en un rango que va desde un 15% hasta un 3.8% (Neher y Powers 2005).

Con respecto a las BC, la diversidad fue casi dos veces mayor en comparación con el SD, pero no tuvieron diferencias significativas. Estos cambios no son atribuidos a la MO ni al CGA debido que los valores en ambos microambientes y estaciones fueron similares, por lo que otros factores deben estar influyendo, uno de ellos posiblemente sea la heterogeneidad microambiental que crean los propios organismos que conforman a las BC, que a su vez proporcionan un mayor número de microhábitats que pueden albergar a una mayor diversidad de nemátodos.

En relación a las estaciones, la abundancia fue el único componente de la diversidad que se incrementó con las lluvias, siendo tres veces mayor que en el inicio de lluvias, esto pudo haber sido principalmente por el CGA, que fue la única propiedad edáfica que aumentó estacionalmente y que mostró diferencias significativas, y aunque se incrementó únicamente en un 2.8%, fue suficiente para disparar la abundancia de la nematofauna. Lo anterior se observó específicamente debajo de PL, por lo que no se descarta que otros factores estén interactuando con el CGA. Por otra parte, la riqueza de géneros fue similar en ambas estaciones, así como el índice de diversidad, debido a que hubo un aumento de la abundancia, pero no de la riqueza, por lo que la equitatividad de la comunidad disminuyó e impidió que los valores de diversidad se incrementaran.

De manera general, la abundancia de nemátodos que se determinó en este estudio fue alta con un número máximo de 1272 ind./100g⁻¹ suelo seco, siendo superior a la que reportó Liang et al. (2000) (169 ind.) y Pen Mouratov et al. (2004b) (952 ind.) en el desierto del Negev debajo de *Hammadetum Scopariae* y *Zygophyllum dumousu*, asimismo; fue más alta a la que encontró Liang y Steinberger (2001) (377 ind.) en el mismo lugar pero bajo la copa de *Retama raetam* y *Artemisa monosperma*. También fue mayor a la que reportó Pen-Mouratov et al. (2008a) para este desierto de Zapotitlán debajo de *Prosopis laevigata* y *Parkinsonia praecox*, sin embargo; fue menor a la que determinaron Pen Mouratov et al. (2008b) (1515 ind.) en el desierto de Monjave debajo de *Artemisa herba-alba*, *Reaumuria negevensis* y *Noea mucronata*.

La riqueza en este estudio también fue alta con un total de 43 géneros, siendo mayor (20 gén.) que la del desierto del Negev (Liang et al. 2000), superior (38 gén.) a la del desierto de Monjave (Pen Mouratov et al. 2008b) y muy por encima (28 gén.) a la que se encontró en este mismo desierto de Zapotitlán (Pen-Mouratov et al. 2008a).

Con las comparaciones anteriores, observamos que existe una gran diversidad de nemátodos en la terraza aluvial del desierto de Zapotitlán donde se realizó esta

investigación y esto fue a que hubo un alto contenido de MOT en el suelo y también porque el CGA fue relativamente superior al que se determinó en los estudios que se mencionaron. No menos importante fue la textura, que presentó una clase textural franco que permitió el establecimiento físico de los nemátodos, ya que ellos tienen una circunferencia de cuerpo de $\approx 30 \mu$ y requieren de un tamaño de partícula de suelo entre los 150-250 μ para poderse desplazarse en él (Bardgett 2005). Por último, el pH que se registró (≈ 8) no fue una propiedad que limitará la presencia o actividad de los nemátodos, debido a que ellos pueden tolerar tanto valores muy ácidos (1.6) como valores muy básicos (11) (Neher y Powers 2004).

9.2 Composición y dominancia

En el suelo de PL estuvieron representados casi la totalidad de los géneros, lo cual indica que la planta cumple la función de refugio para la nematofauna, 12 géneros fueron exclusivos de este microambiente, de quienes se infiere su baja tolerancia a condiciones adversas debido a que PL presentó las mejores condiciones edáficas y porque la mayoría de estos nemátodos poseen valores c-p altos (4 y 5) que tienen como característica una alta sensibilidad a las perturbaciones en el suelo (Bongers 1990; Bongers y Bongers 1998; Ferris et al. 1999; Martínez 1992; Wilson 1999), por otra parte; la presencia de estos nemátodos puede indicarnos un suelo mejor conservado y una mayor complejidad trófica debido a que varios de estos géneros son omnívoros y depredadores que se ubican en los niveles superiores de la red trófica del suelo. Por el contrario; su ausencia puede indicarnos algún indicio de degradación edáfica.

Por otra parte, las BC tuvieron dos géneros exclusivos que fueron *Heterocephalobus* y *Paraxonchium*, probablemente porque las fuentes alimenticias que proporciona las BC para los nemátodos son en cierta medida distintas (por lo organismos que

las conforman) de aquellas que provee PL y el SD, permitiendo que géneros diferentes puedan establecerse únicamente en este lugar.

Por otro lado, hubo siete géneros que se presentaron en todos los microambientes y en ambas estaciones, ellos fueron *Aphelenchoides*, *Panagrolaimus*, *Tylenchorhynchus*, *Acrobeles*, *Ditylenchus*, *Acrobeloides* y *Ceroidellus*, su presencia nos indica que cuentan con un nicho ecológico amplio y que pueden llegar a tolerar un mayor número de condiciones microambientales, además los primeros cinco géneros que se mencionan se encontraron entre los nemátodos más abundantes, mostrando una mayor capacidad para aprovechar los recursos disponibles en el suelo.

En parte, el éxito de estos nemátodos se debe a que cuando las condiciones en el suelo llegan a ser desfavorables (baja cantidad de alimentos y de CGA), ellos pueden sobrevivir en un estado criptobiótico, que es un estado reversible en el que la actividad metabólica disminuye considerablemente y llega a ser indetectable (Neher y Powers 2004). También, porque algunos de los géneros de la familia Cephalobidae (*Acrobeles* y *Ceroidellus*) cuentan con una estructura bucal muy desarrollada conocida como probolae que la utilizan para capturar a sus presas (bacterias) raspando la superficie de las partículas del suelo (Neher y Powers 2004).

De los géneros mencionados anteriormente, *Tylenchorhynchus* merece especial atención; debido a que tuvo una abundancia alta, se encontró en los tres microambientes y fue el nemátodo dominante en las BC y el SD, siendo los microambientes que presentaron las condiciones menos favorables, por lo tanto, se infiere que *Tylenchorhynchus* cuenta con una gran adaptación a diversas condiciones edáficas y tiene una mayor eficiencia para utilizar los recursos disponibles, una característica que llama la atención es de que pertenece al grupo trófico de los fitófagos, por lo que su presencia en las BC probablemente pueda deberse a los musgos y cianobacterias que existen en ellas, mientras que su presencia en el SD, tal vez sea porque hay una interconexión entre *Tylenchorhynchus* y las raíces de PL que tienen la capacidad para extenderse

lateralmente varios metros en el suelo (hecho que se observó en campo) y mediante sus exudados radiculares y los propios tejidos de la raíz puedan estar atrayendo y aportando recursos para este género. Por otra parte, PL tuvo la menor dominancia, lo que indica una mayor partición de recursos y una mayor diferenciación en el nicho ecológico de cada género, permitiendo la coexistencia de una mayor diversidad de nemátodos.

9.3 Estructura trófica

Muchas funciones del ecosistema y servicios proporcionados por la nematofauna son una consecuencia directa de sus actividades alimenticias y de los procesos fisiológicos de la digestión y metabolismo (Yeates et al. 2009).

De manera general, los grupos tróficos con mayor abundancia fueron los bacterívoros seguido de los fitófagos y fungívoros, todos ellos ocupan niveles inferiores en la red trófica del suelo (consumidores primarios y secundarios), por lo que disponen de una mayor cantidad de recursos y de energía. La hojarasca y el detritus son fuentes alimenticias indirectas para los bacterívoros y fungívoros, mientras que los tejidos vivos de las plantas y los exudados radiculares, son el alimento de los fitófagos, además; los exudados radiculares también suministran recursos de manera indirecta para los bacterívoros (Yeates et al. 2009).

Por el contrario, el grupo trófico con la menor abundancia fue el de los depredadores, esto es debido a la ineficiencia que existe en la transferencia de energía entre los niveles tróficos, ya que solo una pequeña fracción (<1-25%) de la energía disponible como alimento en un nivel trófico es transferida al siguiente nivel (Chapin III et al. 2011), y dado que los nemátodos depredadores son consumidores terciarios y su alimentación se basa únicamente en el consumo de otros nemátodos que se ubican en los niveles tróficos inferiores (bacterívoros, fungívoros y fitófagos), es una de las razones por la que su abundancia se mantuvo baja en los tres microambientes. De manera similar, esto se observó con los

omnívoro, que también se encuentran en los niveles superiores de la red trófica del suelo, no obstante; su capacidad para consumir una mayor variedad de recursos alimenticios, permitió que su abundancia fuera más alta que la de los depredadores.

En PL, el grupo trófico más abundante en ambas temporadas fue el de los bacterívoros seguido de los fungívoros, siendo distinto a lo que se planteó, porque se esperaba encontrar una mayor abundancia de fitófagos, debido a que son consumidores primarios y porque PL suministraría una mayor fuente de recursos alimenticios para este grupo trófico, sin embargo; los resultados indicaron que los bacterívoros fueron los que aprovecharon la mayor parte de los recursos disponibles, esto debido a que por medio de la depredación de bacterias, ellos pueden canalizar dos tipos diferentes de recursos, los que provienen de la hojarasca y el detritos, y aquellos que ingresan a través de los exudados radiculares. Si bien, en número los bacterívoros fueron superiores, en cantidad de géneros hubo más omnívoros, indicando una mayor heterogeneidad de recursos alimenticios, una mejor estructuración y conectividad en la red trófica del suelo, componentes que proporcionan una mayor redundancia funcional y capacidad de resistencia a las perturbaciones (Ferris et al. 2001).

Por otro lado, en las BC se observó un cambio en su estructura trófica, los bacterívoros fueron los más abundantes en el inicio de lluvias, mientras que los fitófagos tuvieron el mayor número en lluvias, esto tal vez sea porque los musgos y las cianobacterias que se encuentran en las BC tienen mayor actividad en la temporada de lluvias, suministrando mayores recursos para los fitófagos (Belnap y Lange 2003). Por último, el SD también presentó cambios en la estructura trófica, los fitófagos fueron los más abundantes en el inicio de lluvias, mientras que los bacterívoros tuvieron el mayor número en lluvias, esto en parte es por la interconexión que puede existir entre las raíces laterales de PL y los nemátodos fitófagos.

9.4 *Índices de la nematofauna*

La mayoría de los índices ecológicos desarrollados específicamente para el análisis de la nematofauna complementaron los resultados de la diversidad, composición y estructura trófica, uno de estos índices fue la relación FG/B que indicó las vías de descomposición de la MO (Coleman et al. 1983, Moore 1994). En PL, se encontraron valores por debajo de la unidad y hubo poca variación entre las estaciones, lo que indicó que la descomposición fue llevada a cabo por la vía bacteriana principalmente y que en este sitio constantemente hay una mayor disponibilidad de compuestos lábiles en el suelo. Por otra parte, las BC también exhibieron valores menores a uno en ambas temporadas con una disminución en lluvias, donde se determinó un valor de 0.2, indicando que la tasa de descomposición se incrementó en esta temporada, por último; en el SD se observó una alternancia en las vías de descomposición, en el inicio de lluvias fue por vía fúngica, mientras que en lluvias estuvo dominada por la vía bacteriana, lo que indica que en este microambiente existe una mayor disponibilidad de compuestos lábiles únicamente por un cierto tiempo (lluvias), y que estos son consumidos rápidamente por las bacterias y por los nemátodos fitófagos, quedando los compuestos más recalcitrantes, quienes propician la activación de la vía fúngica.

Otro de los análisis que ilustró las condiciones edáficas entre los microambientes fue el perfil faunístico (Ferris et al. 2001), donde se observó que el suelo bajo PL tuvo una comunidad de nemátodos con un mayor grado de complejidad trófica, indicada por el índice de estructura que tuvo porcentajes entre 40% y 70%, mientras que el índice de enriquecimiento tuvo porcentajes más bajos entre 30%-55%, indicando que la disponibilidad de nutrientes en el suelo fue regular. Por otra parte, en las BC y el SD hubo una gran variación en la trayectoria de ambos índices, mostrando algunos sitios con una buena disponibilidad de nutrientes, pero con una complejidad trófica limitada y únicamente en algunos sitios dentro de las BC se registró una buena fertilidad y una alta complejidad trófica.

Por otro lado, la huella metabólica (Ferris 2010) indicó que debajo de PL hubo una mayor biomasa de nemátodos en comparación con las BC y el SD, la intersección entre el índice de enriquecimiento y de estructura indicada por el punto medio del rombo en este análisis, se ubicó arriba del 50% sobre la trayectoria de estructura y $\approx 45\%$ sobre la trayectoria de enriquecimiento, además; la amplitud horizontal del rombo fue mayor que la amplitud vertical, lo que significa que la huella metabólica de aquellos nemátodos indicadores de redes complejas, de una mayor estabilidad trófica y un suelo más conservado, fue mayor que la huella de los nemátodos que indican un enriquecimiento de nutrientes. Algo similar se observó en las BC, donde incluso la intersección del rombo entre ambos índices (enriquecimiento y estructura) fue superior a la de PL sobre la trayectoria de estructura, mostrando una buena cantidad de nutrientes y una alta complejidad trófica, no obstante; la biomasa de nemátodos fue inferior a la de PL, lo que indica que el papel ecológico de las BC en el suelo es menor que el de PL. Por último, en el SD la intersección del índice de enriquecimiento y de estructura se ubicó por debajo del 50% sobre la trayectoria de ambos índices, además de que presentó la menor biomasa, indicando un ambiente con poca disponibilidad de nutrientes y una complejidad trófica limitada, lo que significa que en este microambiente existe una perturbación considerable.

Uno de los índices más utilizados para el análisis de la nematofauna es el de madurez (IM) que mide el estado sucesional de la comunidad de nemátodos (Bongers 1990; Bongers y Bongers 1998), sin embargo, en este estudio no fue un indicador fiable debido a que los valores más altos se encontraron en las BC con 3.8, lo que indicaría que este microambiente es quien posee la comunidad de nemátodos con mayor madurez, mejor estructurada, con un suelo más conservado y sin perturbaciones, mientras que PL y el SD al tener valores ≤ 2.5 , indicarían condiciones menos favorables en el sistema edáfico, lo cual no concuerda con los

resultados de la diversidad, composición, estructura trófica ni con los índices mencionados anteriormente.

9.5 *Análisis de conglomerados*

Este análisis determinó que la información de diversidad compartida entre los microambientes fue baja, debido a que entre PL y las BC solo compartieron poco más del 40% de su información, mientras que el SD (ILL) apenas compartió el 28.5% de su información, lo anterior confirmó que la diversidad de nemátodos entre los microambientes fue bastante diferente.

Por otro lado, la estructura trófica se agrupó de una forma más heterogénea, mostrando combinaciones entre los microambientes, el SD (LL) y BC (ILL) fue el grupo con mayor información compartida con el 65.5%, mientras que el SD (ILL) al igual que en la diversidad fue quien compartió la menor información con el 14.2%. Todo lo anterior, indicó que existieron variaciones muy grandes tanto microambientales como estacionales en la estructura trófica de la nematofauna, por lo que sus porcentajes de información compartida fueron más bajos en comparación con los de la diversidad.

Por último, las propiedades edáficas mostraron la mayor similitud, formándose dos grupos principales, el primero conformado por el SD (LL) y las BC (LL) quienes compartieron el 92.9% de información, el segundo grupo fue entre PL (ILL y LL) compartiendo el 89.5% de información, asimismo; este último grupo presentó el porcentaje más bajo de información compartida con 83.7% respecto a los demás grupos, estas diferencias se debieron principalmente a que PL tuvo los valores más altos de MO y de CGA, siendo las propiedades edáficas que mayor variación presentaron.

10. Conclusiones

Se encontraron condiciones edáficas diferentes entre los microambientes. La MOT y el CGA fueron las propiedades que mayor variación presentaron, tuvieron sus valores más altos en PL y fueron significativamente diferentes a los de las BC y el SD.

Ambas propiedades edáficas fueron los controladores principales de los cambios observados en la nematofauna. Por lo tanto, en PL se encontró una mayor abundancia, riqueza y diversidad de nemátodos; esta última tuvo un bajo porcentaje de información compartida con las BC ($\approx 40\%$) y el SD (28.5%). Además, este microambiente presentó el mayor número de géneros exclusivos con 12, así como la menor dominancia, que significó una mayor partición de recursos entre la nematofauna. Los bacterívoros tuvieron la abundancia más alta y la relación FF/B fue menor a uno, lo que indicó que la descomposición de la MO se llevó a cabo por vía bacteriana, con una alta tasa de descomposición y la presencia de una mayor cantidad de compuestos lábiles. Por último, la huella metabólica indicó que debajo de PL se encontró una mayor biomasa de nemátodos y que ésta fue superior por parte de los nemátodos que muestran una red trófica más compleja, una mayor estabilidad trófica y un suelo más conservado.

Por otra parte, las BC tuvieron una mayor abundancia, riqueza y diversidad que el SD, pero menor en comparación con PL. Se registraron dos géneros exclusivos que fueron *Heterocephalobus* y *Paraxonchium*, mientras que el género dominante fue *Tylenchorhynchus* que tuvo el nicho ecológico más amplio. La estructura trófica mostró un cambio estacional, los bacterívoros fueron los más abundantes en el inicio de lluvias mientras que los fitófagos tuvieron el mayor número en lluvias. La relación FF/B indicó que la descomposición de la MO fue por vía bacteriana,

acelerándose en lluvias, asimismo; la huella metabólica de la nematofauna mostró que este microambiente cuenta con una estructura trófica compleja, que tiene una buena cantidad de nutrientes, no obstante; la biomasa de nemátodos fue menor que la de PL, indicando que el papel ecológico de las BC en el suelo es menor que el de PL.

Por último, el SD presentó la menor abundancia, riqueza y diversidad, no tuvo géneros exclusivos, pero presentó la mayor dominancia con el género *Tylenchorhynchus*. La relación FF/B cambió entre las estaciones, indicando que la descomposición de la MO se llevó por vía fúngica en el inicio de lluvias y por vía bacteriana en lluvias, también la estructura trófica varió entre las estaciones, los fitófagos fueron los más abundantes en el inicio de lluvias mientras que los bacterívoros dominaron en lluvias. Finalmente, el análisis de la huella metabólica de la nematofauna mostró que el SD tuvo la menor disponibilidad de nutrientes y la menor complejidad trófica en el suelo, indicando una perturbación considerable en este microambiente.

11. Aportaciones

Este trabajo demostró que es importante incluir el componente biológico en los estudios de suelos, debido a que las propiedades físicas y químicas pueden arrojar resultados similares como en las BC y el SD, sin embargo; el componente biológico (nematodos) es capaz de diferenciar el estado o papel ecológico de una cierta cobertura en el suelo (vegetación y biocostras). Asimismo, se recomienda utilizar para el análisis edáfico, aquellos organismos que sean abundantes y que estén representados en la mayoría de los niveles tróficos del suelo, con el fin de obtener una mayor y mejor información del sistema edáfico.

12. Literatura citada

Aerts R. (1997). Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, **79**: 439-449.

Baermann G. (1917). Eine einfache Methode Zur Auffindung von Ankylostomum (Nematoden) larven in Erdproben. *Geneesk.Tijdschr.Ned.-Indie*, **57**: 131-137.

Bakonyi G. and Nagy P. (2000). Temperature and moisture induced changes in the structure of the nematode fauna of a semiarid grassland—patterns and mechanisms. *Global Change Biology*, **6**: 697–707.

Barceló-Duarte J. (1978). Estratigrafía y Petrografía Detallada del Área de Tehuacán-San Juan Raya, Edo. de Puebla. Tesis (Licenciatura), Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería, México.

Bardgett R. D. (2005). *The Biology of Soil: A Community and Ecosystem Approach*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Bardgett R. D. and Griffiths B. (1997). Ecology and biology of soil protozoa, nematodes and microarthropods. In: *Modern Soil Microbiology* (eds. J.D. van Elsas, E. Wellington, and J.T. Trevors), Marcell Dekker, NY, USA.

Bardgett R. D., Speir T. W., Ross D. J., Yeates G. W. and Kettles H. A. (1994). Impact of pasture contamination by copper, chromium and arsenic timber preservative on soil microbial properties and nematodes. *Biology and Fertility of Soils*, **18**: 71–79.

Bardgett R.D., Frankland J.C. and Whittaker J. B. (1993). The effects of agricultural practices on the soil biota of some upland grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **45**: 25–45.

Belnap J. (2002). *Biological Soil Crusts: Webs of Life in the Desert*. Canyonland research bibliography. Paper 283. Disponible en:

http://digitalcommons.usu.edu/crc_research/283

Belnap J. and Lange O. L. (2003). *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Bisset A., Brown M. V., Siciliano S. D. and Thrall P. H. (2013). Microbial community responses to anthropogenically induced environmental change: towards a systems approach. *Ecology Letters*, **16**: 128-139.

Blaxter M. L. (1998). *Caenorhabditis elegans* is a nematode. *Science*, **282**: 2041–2046.

Bloemers G.F., Hodda M., Lamshead P.J.D., Lawton J. H. and Wanless F. R. (1997). The effects of forest disturbance on diversity of tropical soil nematodes. *Oecologia*, **111**: 575–558.

Bongers T. (1990). The Maturity Index: An ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, **83**: 14-19.

Bongers T. and Bongers M. (1998). Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology*, **10**: 239-251.

Bongers T. and Ferris H. (1999). Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *TREE*, **14 (6)**: 224-228.

Bongers T. and Korthals G. (1993). The Maturity Index, an instrument to monitor changes in the nematode community structure. *Summaries of the 45th International Symposium on Crop Protection, May 4, 1993, Ghent, Belgium*. 80.

Bonkowski M. (2004). Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited. *New Phytologist*, **162**: 617–631.

Chapin III F. S., Matson P. A. and Vitousek P. M. (2011). Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. 2nd edition, Springer, New York. USA.

Chen J. and Ferris H. (1999). The effects of nematode grazing on nitrogen mineralization during fungal decomposition of organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, **31**: 1265–1279.

Coleman D. C., Crossley D. A. and Hendrix P. F. (2004). Fundamentals of Soil Ecology. Elsevier Academic Press, San Diego, CA, USA.

Coleman D. C., Reid C. P. P. and Cole C. V. (1983). Biological strategies of nutrient cycles in soil systems. *Advances in Ecological Research*, **13**: 1–55.

Collins S. L., Belnap J., Grimm N. B., Rudgers J. A., Dahm C. N. D' Odorico P., Litvak M., Natvig D. O., Peters D. C., Pockman W. T., Sinsabaugh R. L. and Wolf B. O. (2014). A Multiscale, hierarchical model of pulse dynamics in arid-land ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **45**: 397-419.

Cooper A. F. and VanGundy S. D. (1971). Senescence, quiescence, and cryptobiosis. In Zuckerman B. M., Mai W. F., and Rohde R. A. (eds.). *Plant parasitic nematodes*. Academic Press, New York, USA.

Crosswhite F. S. and Crosswhite C. D. (1984). A classification of life forms of the Sonoran desert, with emphasis on the seed plants and their survival strategies. *Desert Plants*, **5**: 131–161.

Crowe J. H., Hoekstra F. A. and Crowe L. M. 1992. Anhydrobiosis. *Annual Rev. Physiol.*, **54**: 579–99.

Curtis T. P., Sloan W. T. and Scannell J. W. (2002). Estimating prokaryotic diversity and its limits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. USA, **99**: 10494–10499.

Dávila P. (2003). La flora útil de dos comunidades indígenas del valle de Tehuacán-Cuicatlán: Coxcatlán y Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Unidad de Biotecnología y Prototipos FES-Iztacala, UNAM. CONABIO, México.

De Deyn G.B., Raaijmakers C.E., Van Ruijven J., Berendse F. and Van der Putten W.H. (2004). Plant species identity and diversity effects on different trophic levels of nematodes in the soil food web. *Oikos*, **106**: 576–586.

Ferris H. 2010. Form and function: Metabolic footprints of nematodes in the soil food web. *European Journal of Soil Biology*, **46**: 97-104.

Ferris H., Bongers T. and De Goede R. G. M. (1999). Nematode faunal indicators of soil food web condition. *Journal of Nematology*, **31**: 534–535.

Ferris H., Bongers T. and de Goede R.G.M. (2001). A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied Soil Ecology*, **18**: 13-29.

Ferris H., Lau S. and Venette R. (1995). Population energetics of bacterial-feeding nematodes: respiration and metabolic rates based on carbon dioxide production. *Soil Biology and Biochemistry*, **27**: 319–330.

Ferris H., Venette R. C. and Lau S. S. (1997). Population energetics of bacterial-feeding nematodes: carbon and nitrogen budgets. *Soil Biology and Biochemistry*, **29**: 1183–1194.

Ferris H., Venette R.C., van der Meulen H.R. and Lau S.S. (1998). Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes: verification and measurement. *Plant and Soil*, **203**: 159–171.

Freckman D. W. and Mankau R. (1977). Distribution and trophic structure of nematodes in desert soils. *Ecol. Bull.*, **25**: 511–514.

Giard A. (1894). L'anhydrobiose ou ralentissement des phénomènes vitaux. C.R. Soc. Biol. Paris, **46**: 497.

Google earth. Disponible en: <http://www.google.com.mx/intl/es/earth/>

Ingham E. R. (1999). The soil food web. *USDA-NRCS Soil Qual. Inst. PA* **1637**: A1-A8.

Jairajpuri S. and Ahmad W. (1992). *Dorylaimida: Free-living, Predaceous and Plant-parasitic Nematodes.* E.J. Brill, India.

Jost L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, **113**: 363- 375.

Keilin D. (1959). The Leeuwenhoek Lecture: The problem of anabiosis or latent life: History and current concept. *Proceedings of the Royal Society London*, **B150**: 149-91.

Klekowski R. Z., Wasilewska L. and Paplinska E. (1972). Oxygen consumption by soil-inhabiting nematodes. *Nematologica*, **18**: 391-403.

Knapp A. K., Beier C., Briske D. D., Classen A. T., Luo Y., Reichstein M., Smith M. D., Smith S. D., Bell J. E., Fay P. A., Heisler J. L., Leavitt S. W., Sherry R., Smith B. and Weng E. (2008). Consequences of more extreme precipitation regimes for terrestrial ecosystems. *BioScience* **58**: 811-21.

Laakso J. & Setälä H. (1999). Population- and ecosystem level effects of predation on microbial-feeding nematodes. *Oecologia*, **120**: 279-286.

Laboratorio de Nematología de la Universidad de Nebraska Lincoln (UNL). Disponible en: <http://nematode.unl.edu/nemaID.htm>

Liang W. and Steinberger Y. (2001) Temporal changes in nematode community structure in a desert ecosystem. *Journal Arid Environments*, **48**: 267-280.

Liang W., Pinhasi-Adiv Y., Shtultz H. and Steinberger Y. (2000). Nematode population dynamics under the canopy of desert halophytes. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, **14**: 183–192.

López F., Muñoz D., Hernández M., Soler A., Castillo M. y Hernández I. (2003). Análisis integral de la toposecuencia y su influencia y su influencia en la distribución de la vegetación y la degradación del suelo en la subcuenca de Zapotitlán Salinas, Puebla. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana tomo LVI*, **1**: 19-41.

Magurran A.E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Chapman and Hall, UK.

Martinez N. D. (1992). Constant connectance in community food webs. *The American Naturalist*, **139**: 1208–1218.

Máster Europeo de Ciencia en Nematología (2014). Disponible en: <http://spark.rstudio.com/bsierieb/ninja/>

Millennium Ecosystem Assessment (2005). Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis. World Resources Institute, Washington, DC., USA.

Moore J. C. (1994). Impact of agricultural practices on soil food web structure: theory and application. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **51**: 239–247.

Muñoz D. I., Horta G. P., López F. G., Hernández M. M. y Soler A. A. (2007a). El valle de Zapotitlán Salinas, Puebla: marco geográfico regional en: Arizmendi M. C., G. Ávila, F. López, M. Murguía, S. Rodríguez y S. Solórzano (eds.). Deterioro ambiental en zonas áridas: Una década de experiencia multidisciplinaria del proyecto UBIPRO. FES Iztacala, UNAM. México, p. 322.

Muñoz D., Mendoza A., López, F. Hernández M. y Soler A. (2007b). Manual de análisis de suelos. Universidad Nacional Autónoma de México, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala.

Neher D. A. (2001). Role of nematodes in soil health and their use as indicators. *J. Nematol.*, **33**: 161–168.

Neher D. A. (2010). Ecology of Plant and Free-Living Nematodes in Natural and Agricultural Soil. *Annu. Rev. Phytopathol.*, **48**: 371-94.

Neher D. A. and Campbell C. L. (1996). Sampling for regional monitoring of nematode communities in agricultural soils. *J. Nematol.*, **28**: 196–208.

Neher D. A. and Powers T. O. (2004). Nematodes. In: Hillel D., Rosenzweig C., Powlson D., Scow K., Singer M. and Sparks D. (editors). *Encyclopedia of Soils in the Environment*, Vol. 3, pp. 1-5, Academic Press, New York, USA.

Neher D. A., Easterling, K., Fiscus, D., Campbell, C. L. (1998). Comparison of nematode communities in agricultural soils of North Carolina and Nebraska. *Ecol. Appl.*, **8**: 213–223.

NEMAPLEX de la Universidad de California, Davis. Disponible en: <http://plpnemweb.ucdavis.edu/nemaplex/>

Neri D. M. (2000). Caracterización hidrológica de la subcuenca baja del río Zapotitlán, en el valle de Zapotitlán, Puebla. Tesis (Licenciatura de Biología), FES Iztacala, UNAM. México.

Noy-Meir I. (1973). Desert ecosystems: environment and producers. *Annu Rev Ecol Syst.*, **4**: 25–51.

Noy-Meir I. (1985). Desert ecosystem structure and function. En: Evenari M., Noy-Meir I., Goodall D. W. (eds). *Ecosystems of the world 12a: Hot deserts and arid shrubland*, Elsevier, The Netherlands.

Orlóci L. (1978). *Multivariate Analysis in Vegetation Research*. Springer, 2da ed. Junk, The Hague, The Netherlands.

Oropeza O. O. (2007). Evaluación de la vulnerabilidad a la desertificación. Disponible en: <http://www2.ine.gob.mx/publicaciones/libros/437/oropeza.html>

Pavón N. P. and Briones O. (2001). Phenological patterns of nine perennial plants in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *J Arid Environ.*, **49**: 265–277.

Pen-Mouratov S., Barness G. and Steinberger Y. (2008b). Desert plant ecophysiological adaptation effect on soil free-living nematode community. *European Journal of Soil Biology*, **44**: 298-308.

Pen-Mouratov S., He X. L. and Steinberger Y. (2004a). Spatial distribution and trophic diversity of nematode populations under *Acacia raddiana* along a temperature gradient in the Negev Desert ecosystem. *Journal of Arid Environments*, **56**: 339–355.

Pen-Mouratov S., Rakhimbaev M., Barness G. and Steinberger Y. (2004b). Spatial and temporal dynamic of nematode population under *Zygophyllum dumosum* in arid environment. *European Journal of Soil Biology*, **40**: 31-46.

Pen-Mouratov S., Rodríguez Z. S. and Steinberger Y. (2008a). The effect of *Cercidium praecox* and *Prosopis laevigata* on vertical distribution of free-living nematodes communities in the Tehuacan Desert, Mexico. *Ecological Research*, **23**: 973-982.

Perroni V. Y. (2007). Islas de fertilidad en un ecosistema semiárido: nutrientes en el suelo y su relación con la diversidad vegetal. Tesis (Doctorado en Ciencias en Ecología y Manejo de Recursos Naturales), Instituto de Ecología, A. C. Veracruz, México.

Petersen H. (2002). General aspects of collembolan ecology at the turn of the millennium: Proceedings of the Xth international colloquium on Apterygota, České Budejovice 2000: Apterygota at the beginning of the third millennium. *Pedobiologia*, **46**: 246–260.

Porazinska D. L., Wall D. H., and Virginia R. A. (2002). Population age structure of nematodes in the Antarctic Dry Valleys: Perspectives on time, space, and habitat suitability. *Arct. Alp. Res.*, **34**: 159–168.

Read D. J. (1992). The mycorrhizal mycelium. In: *Mycorrhizal Functioning* (M.F. Allen, ed.). Chapman and Hall, London, UK.

Reynolds J. F., Stafford - Smith M. D. (Eds.) (2002). Global Desertification: do humans cause deserts? Dahlem Workshop Report 88. Dahlem University Press, Dahlem, Germany.

Reynolds R. L., Belnap J., Reheis M., Lamothe P. and Luiszer F. (2001). Aeolian dust in Colorado Plateau soils: nutrient inputs and recent change in source. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **98**: 7123–7127.

Rivera A. V., Godínez A. H., Moreno T. R. and Rodríguez Z. S. (2009). Soil physico-chemical properties affecting the distribution of biological soil crusts along an environmental transect at Zapotitlán drylands, Mexico. *Journal of Arid Environments*, **73**: 1023-1028.

Rivera A. V. y Manuell I. (2004). Las costras biológicas del suelo y las zonas áridas. *Revista Ciencias*, **75**: 24-27.

Scheu S. (2002). The soil food web: structure and perspectives. *European Journal of Soil Biology*, **38**: 11–20.

Schlesinger W. H., Reynolds J. F., Cunningham G. L., Huenneke L. F., Jarell W. M., Virginia R. A. and Whitford W. G. (1990). Biological feedbacks in global desertification. *Science*, **247**: 1043-1048.

Schmidt M. W. I., Torn M.S., Abiven S., Dittmar T., Guggenberger G., Janssens I. A., Kleber M., Kögel-Knabner I., Lehmann J., Manning D. A. C., Nannipieri P., Rasse D. P., Weiner S., Trumbore S. E. (2011). Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, **478 (7367)**: 49-56.

SEMARNAT (2002). La degradación de suelos en México. Inventario Nacional de Suelos. Disponible en:

http://app1.semarnat.gob.mx/dgeia/estadisticas_2000/compendio_2000/03dim_ambiental/03_03_Suelos/data_suelos/RecuadroIII.3.3.2.htm

Shreve F. (1931). Physical conditions in sun and shade. *Ecology*, **12**: 96-104.

SMN: Servicio Nacional Meteorológico. Disponible en: <http://smn.cna.gob.mx/>

Sokal R.R., Rohlf F.J. (1995). *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. W. H. Freeman, 3rd edition, New York, USA.

St John M.G., Wall D. H. and Hunt H.W. (2006). Are soil mite assemblages structured by the identity of native and invasive alien grasses? *Ecology*, **87**: 1314-1324.

Sugihara G. (1980). Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. *American Naturalist*, **116**: 779-786.

Swift M.J., Heal O. W. and Anderson J. M. (1979). *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. University of California Press, Berkeley, USA.

Toledo y Ordoñez (1998). En: Instituto Nacional de Ecología (INE) disponible en: <http://www.ine.gob.mx/con-eco-ch/387-hc-zonas-ecologicas>

- Torsvik**, V., Ovreas L. and Thingstad T. F. (2002). Prokaryotic diversity—Magnitude, dynamics, and controlling factors. *Science*, **296**: 1064–1066.
- Treonis** A. M., Wall D. H. and Virginia R. A. (1999). Invertebrate biodiversity in Antarctic Dry Valley soils and sediments. *Ecosystems*, **2**: 482–92.
- Turner** R. M., Alcon S. M., Olin G. and Booth J. A. (1966). The influence of shade, soil, and water on Saguaro seedling establishment. *Bot. Gazette.*, **127**: 95-102.
- Universidad Autónoma de Chapingo (UACH)** (2011). Actualización de la delimitación de las zonas áridas, semiáridas y subhúmedas de México, a escala regional. Reporte final de proyecto de investigación. Departamento de suelos. Universidad Autónoma Chapingo. México.
- Valiente-Banuet** A., Casas A., Alcántara A., Dávila P., Flores-Hernández N., Arizmendi M.C., Villasenor J.L., Ortega-Ramírez J. (2001). La vegetación del valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Bol Soc Bot Mex.*, **67**: 24–74.
- Verstraete** M. M. and Schwartz S. A. (1991). Desertification and global change. *Vegetation.*, **91**: 3-13.
- Volz** P. (1951). Untersuchungen uber die Microfauna des Waldbodens. *Zool. Jahrb. Abt. Syst. Oekol. Geogr. Tiere*, **79**: 514–566.
- Wall** D. H. and Virginia R. A. (1999). Controls on soil biodiversity: Lessons from extreme environments. *Appl. Soil Ecol.*, **13**: 127– 150.
- Wallwork** J. A. (1976). *The distribution and diversity of soil fauna*. Academic Press, London, UK.
- Wardle** D. A. (2002). *Linking the aboveground and belowground components*. Princeton University Press, USA.

Wasilewska L. (1995). Differences in development of soil nematode communities in single species and multi-species grass experimental treatments. *Applied Soil Ecology*, **2**: 53–64.

Whitford W. G. (2002). *Ecology of desert systems*. Academic Press, New York, USA.

Wilson J.B. (1999). Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos*, **86**: 507–522.

Yeates G. W. and Boag B. (2006). Female size shows similar trends in all clades of the Phylum Nematoda. *Nematology*, **8**: 111–127.

Yeates G. W. and Coleman D. C. (1982). Role of nematodes in decomposition. In: D. W. Freckman (editor). *Nematodes in soil ecosystems*. Austin, TX, University of Texas, USA.

Yeates G. W., Bardgett R. D., Cook R., Hobbs P. J., Bowling P. J., and Potter J. F. (1997). Faunal and microbial diversity in three Welsh grassland soils under conventional and organic management regimes. *Journal of Applied Ecology*, **34**: 453–471.

Yeates G. W., Bongers T., De Goede R. G. M., Freckman D. W. and Georgieva S. S. (1993). Feeding habits in soil nematode Families and Genera-An outline for soil ecologist. *Journal of Nematology*, **25**: 315-331.

Yeates G. W., Ferris H., Moens T. and van der Putten W. H. (2009). The Role of Nematodes in Ecosystems. In: Wilson M. J. and Kakouli-Duarte T. (editors). *Nematodes environmental indicators*. CABI, London, UK.

Yeates G. W., Stannard R. E. and Barker J. M. (1983). Vertical distribution of nematode populations in Horotui soils. *NZ Soil Bureau Science Reports*, **60**: 1–14.