

## Producción, descomposición e invertebrados del mantillo en varias etapas de la sucesión en Ciudad Colón, Costa Rica

por

María Eugenia Herrera de Fournier\* y Luis Alberto Fournier O.\*

(Recibido para su publicación el 28 de julio de 1977)

**Abstract:** This work reports the changes occurring in production and decomposition of litter and its invertebrate fauna during succession in a pasture and three forest patches of different ages (11, 21 and 30 years) in Ciudad Colón, Costa Rica, at 800 m above sea level, with an annual rainfall of about 2000 mm, and a mean annual temperature of 23 °C. There is a severe dry season of approximately 6 months.

Litter production increases with the age of the forest, 65% and 87% respectively, in the 11- and 21-year old forests as compared with that of the 30-year-old patch. The rate of decomposition is very similar in the two older forests.

The invertebrate population is more diverse and stable in the 30 year-old forest, but an increment of this fauna was observed in the three forests when litter moisture increased with the first rains. Mites, ants and collembola were the most abundant groups found in the litter of the three forests and in the pasture.

El conocimiento de la dinámica del bosque tropical es de fundamental importancia desde el punto de vista científico, ya que la gran diversidad biológica y ambiental de estos sitios constituyen un reto mayor para el investigador que los ambientes más sencillos y menos diversos de las zonas extratropicales.

En el campo de la dinámica forestal es importante el conocimiento de la sucesión como una forma de entender la evolución de las masas forestales en los diferentes ambientes y los cambios que ocurren en todo el ecosistema. El estudio de la sucesión forestal ha interesado a numerosos investigadores tanto desde el punto de vista científico como tecnológico (Budowski, 1961, 1963; Fournier & Herrera de Fournier, 1977; Gómez Pompa *et al.* 1974; Sarukhán, 1964). Estos trabajos han permitido establecer ciertas tendencias en la manera en que los ecosistemas forestales se recuperan de las alteraciones naturales y artificiales, pero también muestran la necesidad de lograr una mejor comprensión del problema en diferentes ambientes.

---

\* Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Costa Rica.

Entre los aspectos importantes de la sucesión ecológica está la variación en la producción de mantillo en las varias etapas de este proceso (Golley *et al.*, 1976), así como la tasa de descomposición de este material (Fournier & Camacho de Castro, 1973). La información sobre estos aspectos es abundante para las regiones extratropicales (Bray & Gorham, 1964; Burges, 1967; Hurd, 1971; Shanks & Olson, 1961; Wiegert & Evans, 1964), pero en los trópicos el conocimiento es aún relativamente escaso (Blasco, 1970; De la Cruz, 1964; Fournier & Camacho de Castro, 1973).

En el proceso de descomposición del mantillo actúan no sólo la microflora (hongos, algas, bacterias) sino que también juegan un papel muy importante los invertebrados (Butcher, Spider & Spider, 1971).

En el presente trabajo se estudia la variación en la producción de mantillo y su descomposición en varias etapas en la sucesión en Ciudad Colón, Costa Rica. También se presenta una serie de observaciones sobre la variación de los invertebrados del mantillo en estas varias etapas del proceso.

## MATERIAL Y METODOS

Esta investigación se llevó a cabo en un lote de potrero y tres lotes de bosque de crecimiento secundario en Ciudad Colón, cantón de Mora, Provincia de San José, a una altura de 800 m sobre el nivel del mar. La región pertenece a la zona de vida del Bosque Húmedo de Premontano de acuerdo con la clasificación de Holdridge (1967); la precipitación anual supera los 2000 mm y está distribuida mayormente de los meses de mayo a principios de noviembre. Cabe anotar que durante la época seca se registran por lo general algunos aguaceros, durante los meses de enero a abril, que juegan un papel importante en la dinámica de la vegetación de la localidad.

Los suelos de los lotes estudiados pertenecen a la serie Purires, laterítico rojizos (Vargas & Torres, 1958) clasificados de acuerdo con la nomenclatura de la 7a. aproximación como orthent.

**Descripción de los lotes: Lote de potrero:** Se escogió como punto inicial de la sucesión forestal en la localidad un potrero cultivado durante más de 20 años de zacate gengibrillo (*Paspalum notatum*).

**Bosque de 11 años:** Este lote estuvo cultivado durante varios años con plantas anuales (maíz, frijoles) y a partir de 1965 se abandonó a la regeneración natural.

**Bosque de 21 años:** Este terreno era en 1955 un repasto de jaragua (*Hyparrhenia rufa*) que se cercó y se protegió del pastoreo, de las quemadas y de otras actividades humanas.

**Bosque de 30 años:** Esta parcela se calcula que tiene por lo menos 30 años de estar cubierta de bosque y está localizada junto al bosque de 11 años.

**Procedimiento para la obtención de las muestras:** En cada uno de los lotes se marcó una área de 200 m<sup>2</sup> (20 x 10 m) orientada en su lado mayor de este a oeste. Para efecto del muestreo se estableció 5 puntos permanentes localizados mediante estacas con la siguiente distribución: una en el punto central del lote y las

otras cuatro restantes a la mitad de la distancia entre este punto y cada uno de los vértices del rectángulo.

A partir de marzo de 1976 se recolectó mensualmente muestras de mantillo tanto para determinar la cantidad producida como para extracción de microfauna. En total se recogió ocho muestras para la producción de mantillo y seis para la observación de microfauna. Se considera que las 8 muestras para producción de mantillo representan aproximadamente un período de 1 año, ya que la primera muestra, la de marzo, es el acumulo de los meses anteriores de la estación seca (noviembre-marzo). En cada fecha se recogió el mantillo en un total de 50 dm<sup>2</sup> distribuidos en 5 áreas de 10 dm<sup>2</sup> c/u localizadas cada una de ellas junto a los 5 puntos de muestreo. Para la extracción de microfauna se recogió en cada punto dos muestras de 1 dm<sup>2</sup> para un total de 10 dm<sup>2</sup>; en cada oportunidad las muestras se tomaron en áreas no muestreadas anteriormente. La extracción de la fauna se hizo con la ayuda de embudos de Berlese. A todas las muestras de mantillo se les determinó el peso fresco y el peso seco a 70 C. En el caso del lote de potrero, en lugar de mantillo se recolectó el crecimiento de las hierbas en cada período.

**Descomposición del mantillo:** Para el estudio de la capacidad de descomposición del mantillo de los tres lotes de bosque se empleó dos métodos; uno *in vitro* y otro de campo.

La técnica *in vitro* consistió en colocar en placas de petri una muestra de suelo en capacidad de campo sobre la cual se colocó un trozo de papel de filtro y uno de gelatina de 4 cm<sup>2</sup> de área y semanalmente se observó su descomposición.

El método de campo consistió en sustraer del total de mantillo las muestras de mantillo empleadas para la determinación de la microfauna, y se consideró esta diferencia como una medida de la tasa de descomposición de materia orgánica.

## RESULTADOS

**Condiciones climáticas:** La Figura 1 muestra la variación en precipitación para Ciudad Colón durante los meses que duró este estudio (noviembre 1975 a octubre 1976). La estación meteorológica de donde procede esta información pertenece al SENAS (Servicio Nacional de Aguas Subterráneas) y sólo registra precipitación.

En el Cuadro 1 se incluye un resumen de algunas observaciones sobre luminosidad y temperatura del suelo y de la atmósfera circundante en los varios estados de sucesión analizados en este estudio. En este cuadro se puede observar que conforme el bosque es más viejo el porcentaje de luminosidad disminuye y en igual forma sus fluctuaciones en el lote. Con respecto a la temperatura también se observa, tanto en la atmósfera como en el suelo, una disminución y menor fluctuación en las parcelas más viejas de bosque.

Al comparar ambos promedios de temperaturas se puede notar que la diferencia entre ellos es mayor en los lotes de bosque más desarrollados, siempre es más alto el de la atmósfera que el del suelo, con excepción del lote de potrero en que el suelo llega a ser más caliente que la atmósfera circundante.

**Producción y descomposición del mantillo:** Las Figuras 2 y 3 incluyen un resumen de la variación en la cantidad de mantillo producida por los tres lotes de bosque y el potrero.

Estas figuras muestran claramente, que la cantidad de mantillo producida por el bosque aumenta conforme éste avanza hacia el estado clímax. En el bosque de 11

## CUADRO 1

*Temperatura del suelo y de la atmósfera circundante y  
luminosidad en varios estados de sucesión en  
Ciudad Colón*

Parcela	% Luz*	Ambito	Temp. atmósfera		Temp. suelo		Difer. Temp. Atm. suelo.
			X	C Ambito	X	C Ambito	
Lote de 30 años	21	13-25	24,8	24-25	22,3	21-52,3	2,5
Lote de 21 años	28	25-39	24,8	24-25,8	23,0	0	1,8
Lote de 11 años	59	38-78	25,6	25-26,6	24,4	23-25,5	1,2
Lote de potrero	79	75-88	28,5	25-30,8	29,3	24-32,2	1,2

\* Se midió en un fotómetro Sekonic.

años se observa una diferencia de 35% con respecto al bosque de 30 años, mientras que en el lote de 21 años esta diferencia disminuye a un 13% (Figura 3). Por otra parte, es interesante hacer notar que en todos los casos, incluyendo el lote de potrero, la cantidad de materia seca producida muestra una notable disminución durante el mes de junio.

El Cuadro 2 presenta la capacidad de descomposición de mantillo, de celulosa y gelatina en los suelos de los lotes estudiados. La descomposición de la celulosa es similar en el lote de bosque de 30 años y en el potrero, mientras que los otros dos lotes de bosque de 11 y 21 años se comportan en forma semejante, siendo en ellos más lenta la descomposición. Con respecto a la gelatina (proteína) el tiempo de descomposición va en gradual aumento del bosque de 30 años al potrero (12 días en el primero y de 70 en el último). Por otra parte, la tasa de descomposición del mantillo fue muy similar en los bosques de 30 y 21 años y ligeramente menor en el de 11 años.

## CUADRO 2

*Descomposición del mantillo, gelatina y celulosa en cuatro suelos en lotes de sucesión de Ciudad Colón*

Parcelas de Estudio	Celulosa días	Gelatina días	Mantillo g/m <sup>2</sup> /mes
Bosque de 30 años	112	12	709,86
Bosque de 21 años	154	21	720,50
Bosque de 11 años	147	42	654,00
Potrero	112	70	—

**Microfauna del mantillo:** En las Figuras 4 y 5 se presenta un resumen gráfico de las observaciones sobre la variación en la microfauna del mantillo. También se incluye en estas figuras curvas que muestran la variación en el contenido de humedad del mantillo en los meses de observación. Es interesante anotar, que el lote de bosque más antiguo, el de 30 años, es el que muestra una menor fluctuación en cuanto a la cantidad de invertebrados presentes en el mantillo durante el año. Por otra parte, se observa también que en los 3 lotes de bosque (Fig. 4 A, B, C), la cantidad de invertebrados aumenta en el mes de mayo, después de registrarse un incremento tanto en la humedad del suelo como del mantillo. En el potrero ocurre lo contrario: en mayo hay menos invertebrados que en abril (Fig. 4D). Los lotes de 21 y 11 años (Fig. 4 B, C) muestran una tendencia bastante similar en cuanto a la fluctuación en el número de invertebrados, excepto en el mes de julio en que el lote de 21 años muestra un incremento notable que se debió a un mayor número de hormigas. Este incremento probablemente fue de carácter incidental.

El Cuadro 3 muestra que por lo general más de un 70% de los invertebrados en el mantillo en todos los lotes pertenecen a los grupos de ácaros, hormigas y coleópteros. Además, se observa también en forma clara que conforme avanza la sucesión, aumenta la diversidad de la microfauna del mantillo.

## CUADRO 3

*Grupos más numerosos de la microfauna del mantillo  
en los lotes de sucesión de Ciudad Colón*

Parcela de estudio	Acaros	Colémbolos	Hormigas	Coleópteros	No. total de grupos
Bosque de 30 años	34*	3	23	24	15
Bosque de 21 años	16	2	53	14	13
Bosque de 11 años	25	0	46	20	9
Potrero	55	9	6	12	6

\* Las cifras representan valores porcentuales del total de animales recolectados en cada lote en relación con el total de muestras.

## DISCUSION

La sucesión es un proceso continuo que se caracteriza por un gran número de cambios en la vegetación, la fauna, el sustrato y el microclima de una determinada área. Todos estos cambios ocurren a un mismo tiempo y por lo tanto se afectan mutuamente (Fournier, 1970).

Estos cambios afectan procesos de la comunidad, tales como: ciclos biogeoquímicos, productividad, tasas de descomposición de materia orgánica, actividad de los microorganismos e interacciones bióticas (Gómez Pompa, 1971).

Los resultados de esta investigación respaldan plenamente las afirmaciones de Fournier (1970) y de Gómez-Pompa (1971) ya que en las varias etapas de sucesión en Ciudad Colón se observó cambios en el microclima, la productividad y la fauna de invertebrados del mantillo.

Como se puede observar en la Figura 3, la productividad de mantillo va en aumento conforme el bosque se hace más viejo. En los bosques de 21 y 11 años la producción de mantillo es de 87% y de 65% respectivamente, al compararla con la del lote más viejo. Por otra parte, la biomasa producida por el potrero apenas alcanzó un 41% del total de mantillo producido por el bosque más viejo. Este aumento en la cantidad de mantillo ha sido observado por otros autores en condiciones tropicales, conforme avanza el proceso de sucesión (Golley *et al.*, 1976). Este fenómeno va asociado a un aumento en la cantidad de biomasa presente en el sitio. La mayor cantidad de mantillo producida por los bosques sucesionales más viejos se debe en gran parte a un aumento en la complejidad florística, estructural y fisonómica de estas comunidades a lo largo de un proceso que tiende a una estabilidad dinámica.

La Figura 2 muestra que la mayor cantidad de mantillo se produce en todos los casos durante la estación seca o sea de noviembre a mediados de mayo, época en que la lluvia en la región de Ciudad Colón alcanza niveles muy bajos (Figura 1). Es interesante hacer notar que este fenómeno se repite con mayor o menor intensidad en los diversos bosques del país que han sido estudiados desde el punto de vista fenológico (Fournier, 1976). Lo mismo fue observado por Fournier y Camacho de Castro (1973) en un estudio de producción de mantillo en San Pedro de Montes de Oca.

Al comparar las tasas de descomposición del mantillo en los tres lotes de bosque (Cuadro 2) se observa que el bosque de 30 años y el de 21 años tienen tasas

bastante comparables de descomposición de mantillo, 709,86 y 720,50 g/m<sup>2</sup>/mes respectivamente, pero en el bosque de 11 años esta tasa es de 654 g/m<sup>2</sup>/mes, o sea ligeramente inferior. Sin embargo, si se observa la comparación de la producción total de mantillo en los varios lotes (Figura 3) se puede ver con claridad que la cantidad de mantillo producida por el lote de 11 años es mucho menor que la de los otros lotes de bosque y aunque su tasa de descomposición sea más baja que en los otros lotes la desaparición del mantillo en el suelo es mucho mayor. O sea que en este estado de sucesión, no se mantiene durante todo el año una capa protectora de mantillo en el suelo.

Estas observaciones confirman la afirmación de **Fournier y Herrera de Fournier (1977)** que en suelos de baja fertilidad, que por muchos años estuvieron dedicados a la agricultura o a la ganadería es posible reestablecer un bosque mediante la sucesión forestal y que además, estos bosques llegan a ser una protección adecuada para el suelo, después de 20 años de establecidos.

Los datos de descomposición de celulosa y de gelatina (proteína) de las pruebas realizadas *in vitro* coinciden en términos generales con los datos de descomposición del mantillo (Cuadro 2).

**Microfauna del mantillo: De la Cruz (1964)** afirma que la microfauna y la microflora de los detritos del bosque son componentes ecológicos de importancia en el metabolismo de los ecosistemas forestales. Ese mismo autor indica que un pequeño porcentaje del material vegetal es consumido en fresco y que la mayor parte cae al suelo, donde la descomponen organismos heterótrofos. En un estudio realizado en un Bosque de Montano Bajo ese autor observó que el flujo de energía fue principalmente a través de la cadena de detritos, siendo ésta un componente muy importante del piso del bosque. Además, el detritus exhibe sucesión heterotrófica. Recientemente **Mattson y Addy (1975)** mostraron la importancia de los insectos fitófagos en la regulación de la producción primaria en el bosque. La importancia de los insectos en el metabolismo del bosque y en especial los artrópodos del mantillo es evidente en cualquier ecosistema forestal, como lo muestran **Golley et al. (1976)**.

La Figura 4 muestra que en los lotes de bosque el aumento en la humedad del suelo redundaba en un incremento notable en la población de artrópodos del mantillo, fenómeno bien marcado principalmente en los lotes de bosque de 21 y 11 años de edad. En el lote de 30 años el fenómeno se manifiesta también, pero con menor magnitud, lo que no es de extrañar, ya que en este bosque durante todos los meses observados, las poblaciones de artrópodos del mantillo son más estables que en todos los otros ambientes.

Esta relación positiva entre la cantidad de insectos presentes en el mantillo y la humedad de éste habían sido ya observados por **Williams (1941)** en un estudio realizado en la Isla de Barro Colorado, Panamá. La menor fluctuación en la fauna de artrópodos del mantillo en el lote de 30 años es una prueba más a favor de la idea de que este ecosistema es ya bastante estable y que a pesar de que la época seca es en la región de Ciudad Colón bastante crítica, se han desarrollado en este sistema mecanismos capaces de aminorar ese efecto.

Mención especial merece el lote de potrero en el cual el aumento en la población de insectos en relación con la humedad fue mucho más retardada que los lotes de bosque. Esto probablemente se deba a que ese ambiente es el más crítico de todos los estudiados, debido al fuerte desecamiento del suelo y de la atmósfera, durante la época seca y además a las fuertes fluctuaciones microclimáticas que

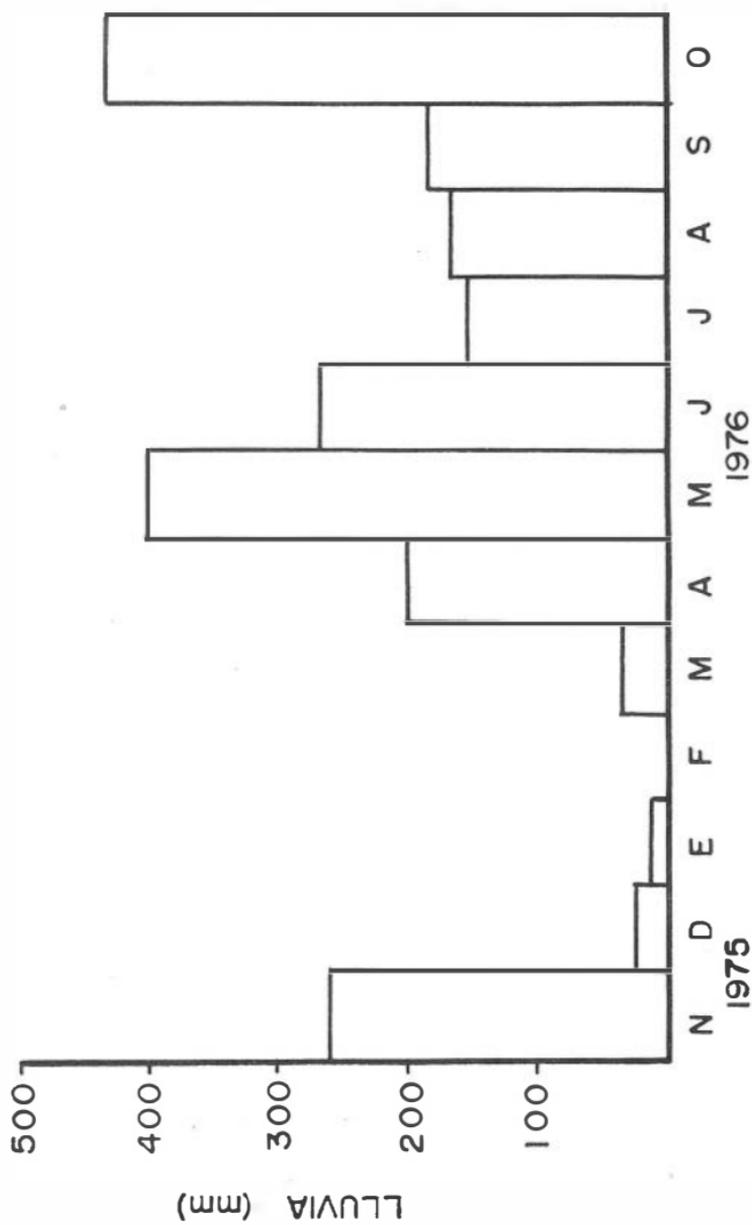
ocurren en ese sitio (Cuadro 1). La temperatura del suelo en este lote fluctúa entre 24-32,2 C mientras que en los otros ambientes la fluctuación es de menos de 3 C. **Kühnelt** (1963) y **Butcher, Spider y Spider** (1971) consideran que la temperatura y la humedad del suelo y de la atmósfera son factores determinantes sobre la densidad de las poblaciones de artrópodos.

La mayor cantidad de insectos y de grupos representados en los bosques de 30 y 21 años (Figura 5) es a no dudar un factor importante en la determinación de la mayor tasa de descomposición del mantillo que muestran estos bosques.

Otro hecho interesante es que en los tres lotes de bosque durante el mes de junio se registra una baja sensible en el número de insectos presentes en el mantillo (Figura 4A,B,C), lo que coincide con un descenso también en la cantidad de mantillo caído en ese mes (Figura 2A,B,C). Este descenso en el número de insectos podría deberse a una menor cantidad de substrato presente, lo que podría establecer cierta competencia entre las varias poblaciones de detritívoros con el consecuente efecto sobre parásitos y depredadores, pero también podría estar relacionado con el exceso de lluvia que cayó en ese período (Figura 1), que podría afectar negativamente a algunas poblaciones de insectos.

De nuevo, el lote de potrero presenta un comportamiento diferente a los de bosque, ya que es más bien en el mes de junio cuando se produce el primer aumento notable en la población de insectos. Por otro lado, en el mes de julio baja notablemente la densidad de insectos en el potrero, pero se mantiene muy semejante en los lotes de bosque de 11 y 30 años pero un aumento notable en el lote de 21 años, que se debió principalmente a la presencia de una alta población de hormigas.

El Cuadro 3 muestra como varían en los cuatro lotes de sucesión los tres grupos de animales mejor representados: los ácaros, las hormigas y los coleópteros. Un hecho bastante singular es la baja densidad de la población de colémbolos que, junto con los ácaros y las hormigas, son los grupos más abundantes en la microfauna del suelo y del mantillo (**Williams**, 1941; **Butcher, Spider & Spider**, 1971). Esto se debe tal vez a problemas de pH, ya que como afirman **Butcher, Spider y Spider** (1971) algunos de estos organismos tienen un ámbito bastante amplio de adaptación al pH y el punto óptimo para este grupo es de 6-7,8 y los suelos de este estudio tienen valores de pH que varían entre 5,2 y 5,6. Los ácaros y las hormigas sí son bastante abundantes en el mantillo de los cuatro lotes lo que coincide con las observaciones de **Williams** (1941) en Panamá.



1

## RESUMEN

En esta investigación se estudió los cambios en la producción, descomposición del mantillo, y de la población de invertebrados durante el proceso de sucesión en Ciudad Colón, Costa Rica en un lote de potrero y tres de bosques (de 11, 21 y 30 años de edad).

Se observó que la producción del mantillo aumenta conforme el bosque se hace más viejo, ya que en los lotes de 11 y 21 años es respectivamente de 65% y 87% del valor observado en el bosque de 30 años. La tasa de descomposición del mantillo es parecida en los bosques de 30 y 21 años, pero es ligeramente menor en el bosque de 11 años.

La población de invertebrados del mantillo es más diversa y estable en el bosque de 30 años, y en los tres lotes de bosque el aumento de humedad con el inicio de las lluvias favorece un incremento en la microfauna. Los grupos de invertebrados representados en el mantillo de los tres bosques y en el potrero fueron los ácaros, las hormigas y los coleópteros.

## REFERENCIAS

**Blasco, M.**

1970. *Microbiología de suelos*. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA. Turrialba, Costa Rica, 247 p. (mimeografiado).

**Bray, J. R., & E. Gorham**

1964. Litter production in forests of the world, p. 101-157. In J. B. Cragg (ed.) *Advances in ecological research*. Academic Press. Vol. 2.

**Budowski, G.**

1961. *Studies on forest succession in Costa Rica and Panamá*. Tesis doctoral, Yale University, Estados Unidos de Norte América. 189 p.

**Budowski, G.**

1963. Forest succession in tropical lowlands. *Turrialba*, 13: 42-44.

**Burges, A.**

1967. The decomposition of organic matter in the soil, p. 479-492. In A. Burges & F. Raw (eds.) *Soil biology*. Academic Press.

**Butcher, J. W., R. Spider, & R. J. Spider**

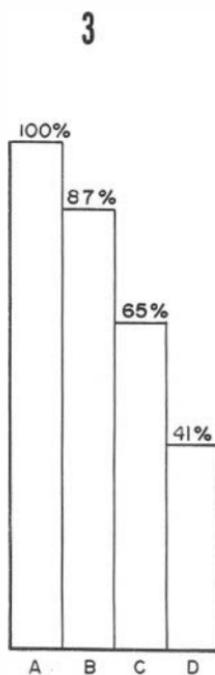
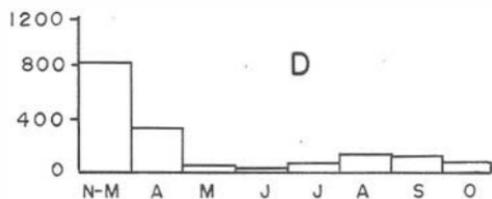
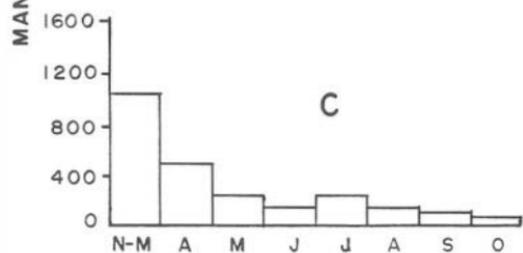
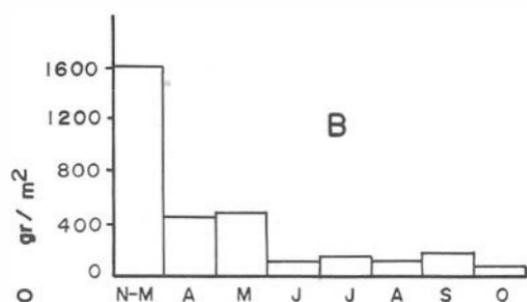
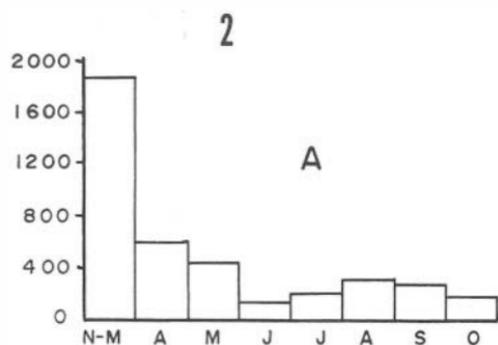
1971. Bioecology of edaphic collembola and acarina. *Ann. Rev. Ent.*, 16: 249-288.

**De la Cruz, A.**

1964. A preliminary study of organic detritus in a tropical forest ecosystem. *Rev. Biol. Trop.*, 12: 175-185.

Fig. 2. Producción de mantillo o de biomasa en varias etapas de la sucesión en Ciudad Colón, Costa Rica. A. Bosque de 30 años; B. Bosque de 21 años; C. Bosque de 11 años y D. Potrero de gengibrillo.

Fig. 3. Comparación porcentual de la producción de mantillo y de biomasa en los cuatro lotes de sucesión de Ciudad Colón, Costa Rica.



**Fournier, L. A.**

1970. *Fundamentos de ecología vegetal. II., Sinecología.* Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. p. 135-142. (mimeografiado).

**Fournier, L. A.**

1976. Observaciones fenológicas en el bosque húmedo de premontano de San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. *Turrialba*, 26: 59-67.

**Fournier, L. A., & Lucía Camacho de Castro**

1973. Producción y descomposición del mantillo en un bosque secundario húmedo de premontano. *Rev. Biol. Trop.*, 21: 59-67.

**Fournier, L. A., & María Eugenia Herrera de Fournier**

1977. La sucesión ecológica como un método eficaz de recuperación del bosque en Costa Rica. *Agronomía Costarricense*, 1: 26-29.

**Golley, F. B., J. T. McGinnis, R. G. Clements, G. I. Child, & M. J. Duever**

1967. *Mineral cycling in a tropical forest ecosystem.* University of Georgia Press. 248 p.

**Gómez-Pompa, A.**

1971. Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. *BioTropica*, 3: 125-135.

**Gómez-Pompa, A., Ana Luisa Anaya, F. Golley, E. Hartshorn, D. Janzen, M. Keilman, L. Neuling, J. Peñalosa, P. Richards, C. Vásquez, P. Zinke, S. Guevara**

1974. Recovery of tropical ecosystems, p. 113-138. In E. G. Farnworth & F. B. Golley (eds.) *Fragile ecosystems.* Springer Verlag.

**Holdridge, L. R.**

1967. *Life zone ecology.* 2a ed. Tropical Science Center, San José, Costa Rica. 206 p.

**Hurd, R. M.**

1971. Annual tree litter production by successional forest stands, Juneau, Alaska. *Ecology*, 52: 881-884.

**Kuhnelt, W.**

1963. Soil inhabiting arthropoda. *Ann. Rev. Ent.*, 8: 115-136.

**Mattson, W. J., & N. D. Addy**

1975. Phytophagous insects as regulation of forest primary production. *Science*, 190: 5-15.

**Sarukhán, J.**

1964. *Estudio sucesional en una área talada de Tuxtepec, Oaxaca.* Publicaciones Especiales Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, México, 3: 107-172.

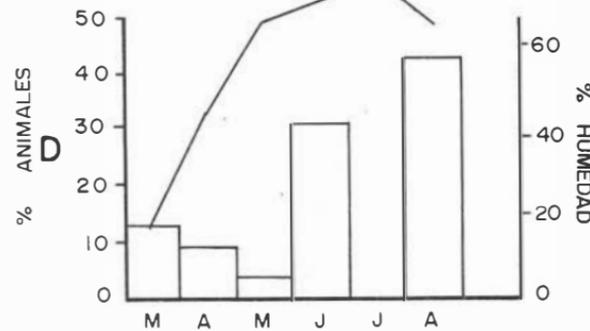
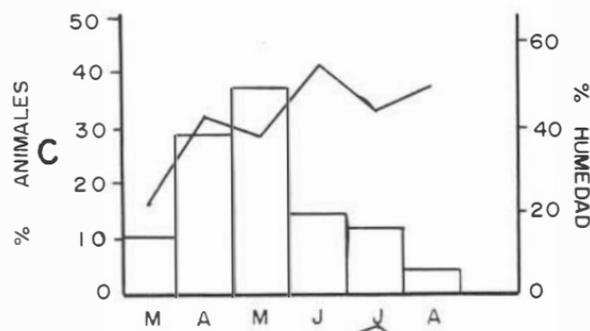
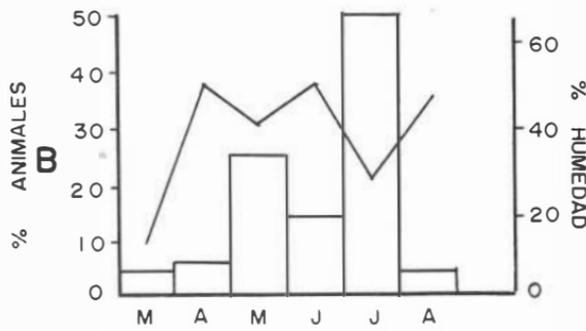
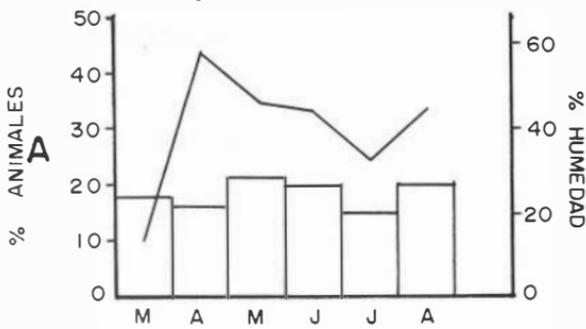
**Shanks, R. E., & J. S. Olson**

1961. First year break-down of leaf litter in southern Appalachian forests. *Science*. 134: 194-195.

Fig. 4. Variación porcentual de la fauna de invertebrados del mantillo y del zacate durante los meses de marzo a agosto de 1976. A. Bosque de 30 años; B. Bosque de 21 años; C. Bosque de 11 años y D. Potrero de gengibrillo.

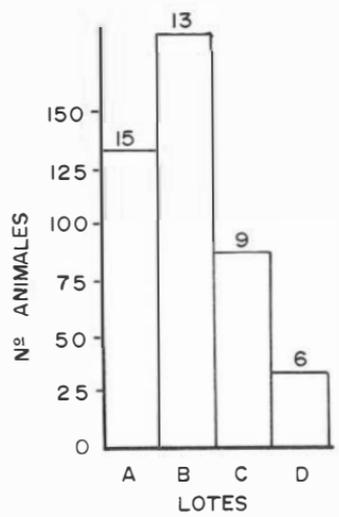
Fig. 5. Número de invertebrados recolectados durante los meses de marzo a agosto de 1976 en los varios lotes de sucesión de Ciudad Colón. Las cifras en la parte superior de las barras representan el número de grupos de animales en cada sitio.

4



MESES

5



**Vargas, O., & J. A. Torres**

1958. *Estudio preliminar de suelos de la región occidental de la Meseta Central*. Ministerio de Agricultura e Industrias, San José, Costa Rica. Boletín Técnico No. 22. 64 p.

**Wiegert, R. G., & F. C. Evans**

1964. Primary production and disappearance of dead vegetation on an old field in southern Michigan. *Ecology*, 45: 49-63.

**Williams, E. C.**

1941. An ecological study of the floor fauna of the rain forest. *Bull. Chicago Acad. Sci.*, 6: 63-121.